

Common Redshank foraging model

The usefulness of an existing
model
for optimal foraging and bird
distribution in tidal areas

Wageningen IMARES Texel
Work document

AG Brinkman

November 2006



Common Redshank foraging model

The usefulness of an existing model
for optimal foraging and bird distribution in tidal areas

AG Brinkman
Wageningen IMARES-Texel

November 2006

Rijkswaterstaat Rijksinstituut voor Kust en Zee
Order nr 4500045369
Dd 09-06-2006

Wageningen IMARES project nr 439 61062 01

Contents

1	Summary	5
2	Introduction.....	6
3	Software description	7
3.1	Description and analysis of the optimal foraging program SlikOft.....	8
3.2	Short description of the program SlikTijk	10
4	Discussion of special features of the program SlikOft	12
4.1	Introduction	12
4.2	The effect of random prey distribution on potential food intake.....	12
4.2.1	Method	12
4.2.2	Using SlikOft.....	12
4.2.3	Computing the frequency of the prey distribution, and from that, the potential intake rate.....	13
4.3	Conclusion	15
4.4	Discussion	15
4.5	The future	16
5	Denouement.....	17
6	References	19
7	Appendix I Software bundle on the delivered CD	21
8	Appendix II Memo dd 1995-01-15 by H. Baptist. Program SLIK.....	23
9	Appendix III Raammodel draagkracht Steltlopers. Concept paper by H. Baptist, dd. 1995-06-25. 27	
10	Appendix IV Energy uptake computation	41
11	Appendix V Data needed for WebTics.....	45
12	Appendix VI Some questions answered by H. Baptist as developer of the foraging model.....	47

1 Summary

An existing software program consisting of two modules SlikOft and Sliktijk were studied in order to check whether the programme was worth to revive. The programme described the foraging behaviour of the Common Redshank on an intertidal area. Twenty different prey species or types may be distinguished, each with their own energetic content and handling time needed by the bird.

First, the code was checked on consistency, and it had to be concluded that the programme contained a number of errors, inconsistencies, and some incomprehensible choices. Nevertheless, there was one feature in the programme that was different to most other optimal foraging descriptions, namely the random distribution of prey in the intertidal area.

The effect of such a random distribution for the potential energetic uptake rate by a bird was computed and compared to the potential intake rate in case of an even distribution, the one being normally applied in optimal foraging descriptions. The differences appeared to be small and in fact not relevant to support a random prey distribution in stead of an even distribution.

The programme is not worth to revive. If needed, other programmes may serve as basis for more sophisticated descriptions.

Some ideas of the developer are worth to be considered, and to be developed further. It is suggested to study the usefulness of other foraging descriptions on possible food intake, in which birds do not know the best foraging areas, learn from each other while searching for food, and in which food is found in certain areas and not spread over a large area.

2 Introduction

The Research Institute for Coastal Zone Management (RIKZ), a part of Rijkswaterstaat, stated in the project plan LTV O&M (Lang Term Vision Research and Monitoring; RIKZ, 2006) that it is necessary to have reliable information about the relationships between physical, chemical and biological processes and habitats, and between habitats and organisms on intertidal areas in the Western Scheldt estuary.

One route to come to better descriptions of such relationships is to develop dynamical models of bird foraging behaviour, in which it is implemented how birds search and handle prey and interact intraspecifically.

Roughly 10 years ago, a Redshank foraging model has been developed at RIKZ that contained descriptions of such relationships, but it has not been tested thoroughly or used afterwards. The goal of the present project is to study whether it is useful to revive this piece of software, or, if not, to check whether the model contains specific parts that may contribute to a better description of the foraging process, and thus could add to other existing models.

Tasks

Since the major question of the project is whether it is worthwhile to revive the model, the scientific content of the model is studied first. The second question to be answered is whether the technical implementation of the description of bird foraging and distribution is free from inconsistencies and/or bugs.

After the development of the foraging model (in 1995), other models have been constructed. Even if the scientific content of the model is valuable, it might be better to implement such a scientific approach in a modern model environment instead of reviving the 1995 model code. This is the third question to be answered.

For the study, a bundle of software modules and programmes (written in the QuickBasic language), input and output files, and two short documents (in Dutch) were available. These documents are added to this report.

3 Software description

Introduction

The project started with a bulk of software and data files received on a CD. As an overview, textbox 1 (appendix III) gives a list of the software modules and programmes found on the CD. Just SlikOft and SlikTijk appeared to be the relevant parts to be studied.

The two relevant parts

The developed model contains two major parts: the module SlikOft, that computes how available food is used by a bird species and delivers as output the potential energetic uptake rate by a bird. The module SlikTijk computes the distribution of birds in a tidal area based on these potential energetic uptake rates. SlikTijk thus uses output from SlikOft as input.

SlikOft distinguished a number of prey animals (20 maximal), and needs a description of these prey animals present in each subarea in terms of prey density, handling time by the bird (in this case redshanks, but theoretically it might be any species), energetic content and availability to the birds. A bird is characterised by its searching velocity ($\text{m}^2 \text{s}^{-1}$) and its energetic demands.

SlikOft asks: the number, the energetic content, handling time, availability, and a damping factor for each prey type. The latter describes the effect of the tide on prey availability, although it is not effectively used by the program.

The output produced by SlikOft is needed by SlikTijk. Besides the computation of potential food (ie energy) intake (as computed by SlikOft), SlikTijk needs the tidal characteristics of the area, i.e. the emersion time for the tidal area that are to be distinguished. The number of different areas is set to 10 in the program.

The three questions to be answered

Since the major question of the project is whether it is worthwhile to revive the model, the scientific content of the model is studied first. The technical implementation of the description of bird foraging and distribution is, if relevant, the second part of the study.

After the development of the SlikOft and SlikTijk model (in 1995), other models have been constructed. Even if the scientific content of SlikOft and/or SlikTijk is valuable, it might be better to implement such a scientific approach in a modern model environment instead of reviving the 1995 model code. Answering these questions is the third part of the study.

3.1 Description and analysis of the optimal foraging program *SlikOf*

An overview fo the SlikOf program is given in Figure 1, and a list of the needed tables in Table 1.

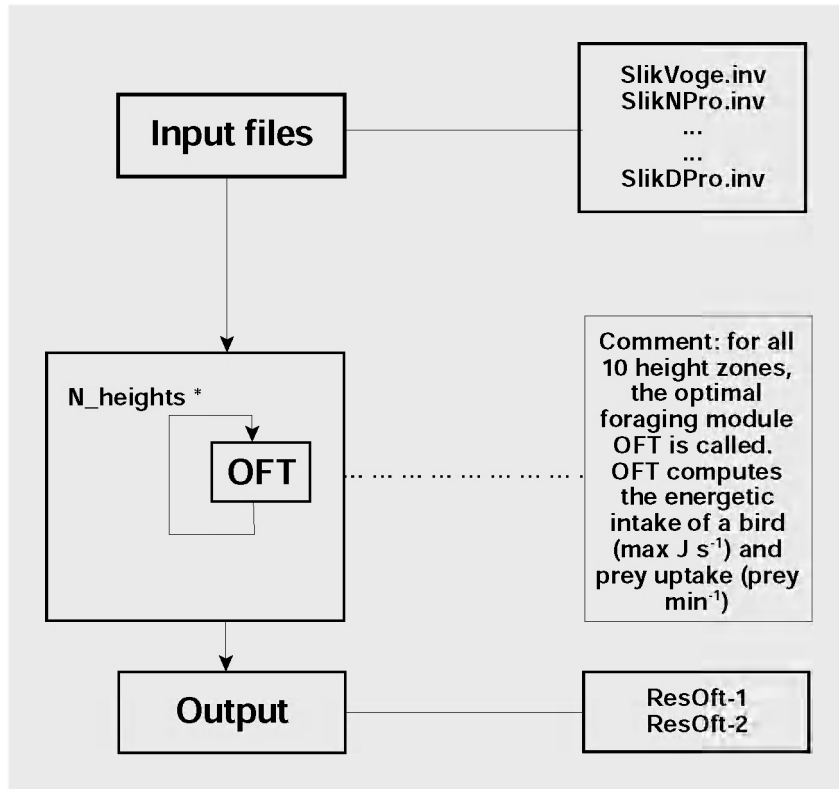


Figure 1 Overview of SlikOf program. SlikOf computes foraging behaviour per tidal sub-area. The output (ResOf-1 and -2) is used by the SlikTijk-module

Table 1 Input files for SlikOf-program

Name	Description
SlikVoge.inv	Time step, path width, velocity & search rate (= path width * velocity)
SlikNPro.inv	20 prey species or types may be distinguished. For each of the 10 flat elevation zones (% emersion time) data are needed.
SlikJPro.inv	density in # m ⁻²
SlikHPro.inv	Energetic content of the prey: J prey ⁻¹
SlikBPro.inv	Handling time of the prey: s prey ⁻¹
SlikDPro.inv	Contains the percentage of the prey available to predators (-).
	Damping factor (-). Describes tidal effect on availability. Not effectively used in the model.

A detailed description of the way SlikOft is constructed will not be given here. Only those parts that are different from what generally is done in optimal foraging computations are discussed. The reason is that the program itself is not complete; there are several parts that appeared to be under construction, and therefore, the second question asked ("what is the technical status of the model") has to be answered negatively.

Different from other model descriptions is the way the available food is distributed and used to compute a possible energetic intake by birds.

Usually, optimal foraging theory uses prey densities and foraging behaviour to compute a maximum food intake (in g (individual predator)⁻¹ d⁻¹, or something similar). Since this depends on the predator density, the latter can be computed when predators have to be distributed over several areas with different prey densities in such a way that the prey intake rate is the same for all the areas.

There are three options to be mentioned.

1- In SlikOft, the first interesting option is that not *one* prey type is implemented, but 20 types (different species, or several size classes of the same species) are assumed. Each prey type has its own availability (burying depth, etc), energetic content, handling time, and density. In the model (see Table 1) also a damping factor is defined, describing the effect of tide on the availability, but this factor is not activated in the program.

2- In SlikOft, the second interesting option is that the available food is not evenly distributed over an area. The author has chosen a number of sub-areas, and the (say, N) number of prey animals is randomly assigned to these sub-areas. Sub-areas may contain no prey animals, some may contain more than one prey animal.

3- Third, in SlikOft not the prey intake is computed, but the possible energetic intake. This possible energetic intake is used by the second part of the computation, modelled in program SlikTijk.

Option 1: The way the 20 prey species are handled is described in appendix III. The software itself is not bug-free, and the way the possible intake rates are computed needs to be improved. Possible methods are shortly mentioned in the Discussion-section.

Option 3: This is straight-forward; instead of prey density (as used in most functional response equations) possible energy uptake is used. This accounts for preys of different size and value. As said, this possible energetic uptake rate is used in SlikTijk (see below).

Thus, option 2 (the random distribution of prey) is the one to be discussed here. The major questions now are whether

- a) the result of the whole algorithm describing a random food distribution and effects of that on potential food intake really differs from a computation that uses average prey densities instead of these randomised distribution;
- b) the way the possible energetic intake is computed in the model is OK.

This discussion is described in section 4.

3.2 Short description of the program SlikTijk

SlikTijk computes the predator distribution for the several tidal areas, and the food intake that is achieved by the predators. Note that the SlikOft module computed the potential energy uptake, where any presence of other birds is not accounted for. The intake is computed following a standard optimal foraging description according to Beddington. Other descriptions (see eg. Van der Meer, 1997) are possible as well, but are not implemented.

Basically, the model divides the area into a number of smaller areas (it uses 10 different sub-areas) (see Figure 2), each with their own submersion period, prey densities and prey profitability, the latter in terms of potential energy uptake rate (J s^{-1}). There is other input asked, but not used.

During each loop, the model finds that compartment that provides the highest potential intake rate.

The first computation step computes

- a) the bird density: $\text{dichth} = \text{number of birds} / \text{area of the first sub-area (one of the hundred sub-areas)}$
- b) a correction factor for the intake rate of the birds: $\text{factor} = 1 - 0.075 \cdot \ln(\text{bird density})$
- c) the real intake rate of the birds: $\text{opname}[1] = \text{factor} * \text{maximum potential energetic uptake rate}$

The model/program is not analysed further, since other programs are available that provide a better possibility to simulate birds distribution and food depletion during a longer period, i.e. months of a whole year. Two possibilities are mentioned in the discussion section.

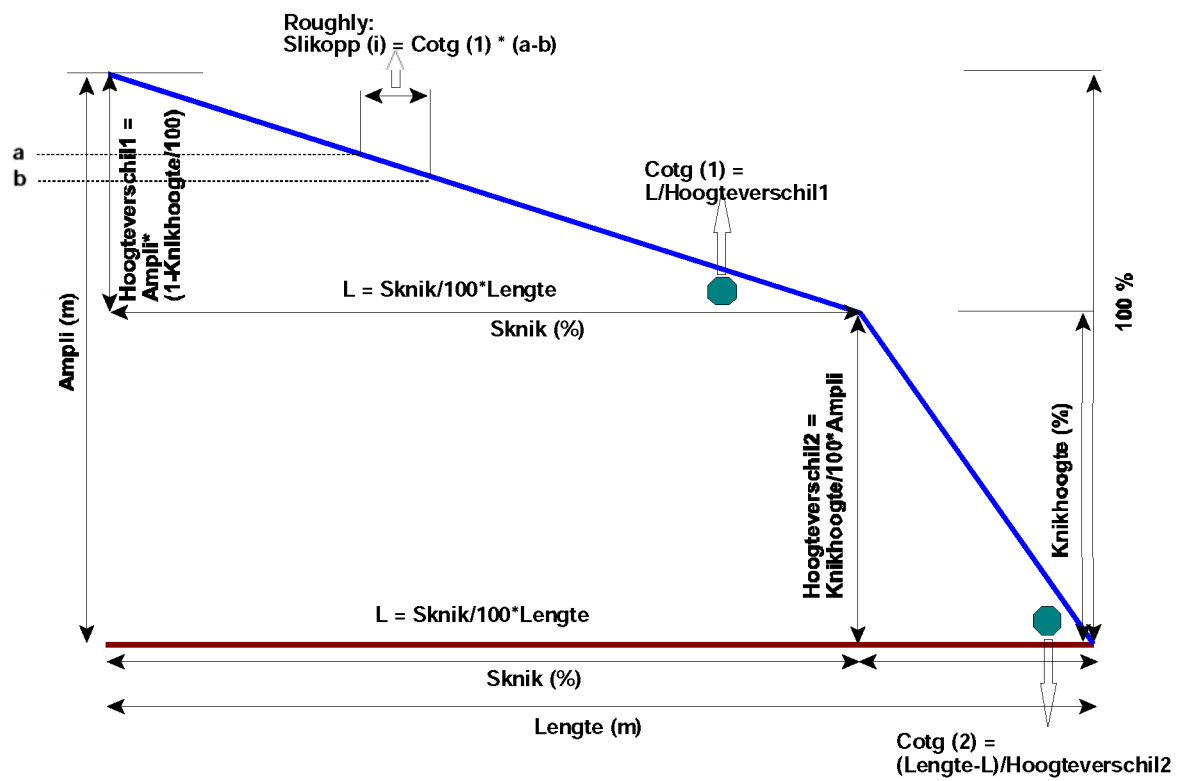


Figure 2 Tidal flat schematisation. Two types of areas are distinguished, defined by their slope.

4 Discussion of special features of the program SlikOft

4.1 Introduction

In the general part above it is argued that SlikOft contains one special feature, namely a random distribution of prey. The way the prey is distributed, is described in Appendix III, here only the effects of such a random distribution on potential food intake is discussed. The second question mentioned in the general section, whether the description of potential energy (or food) intake is described correctly, is answered in Appendix III as well. The answer is negative: there is a number of inconsistencies in the program code.

Thus, the major question is whether the result of the whole algorithm describing a random food distribution and effects of that on potential food intake really differs from a computation that uses average prey densities instead of these randomised distribution, and whether it might be beneficial or not to introduce such a description in other programs.

4.2 *The effect of random prey distribution on potential food intake*

4.2.1 Method

The effect of random prey distribution on potential food uptake was checked in two ways. First, the SlikOft module was altered in such a way that the potential food intake rate for each of the 20 prey species was computed separately. Then, one version with an evenly prey distribution was produced, and one version with the existing random prey distribution. The last one was run 8 times, and the results compared with the evenly distributed results.

Second, for a high and for a low prey density situation, the evenly and random distribution frequencies were both computed, and their average effect on the potential prey intake rate then resulted from an assumed searching rate and handling time.

4.2.2 Using SlikOft

In Table 2, the SlikOft results are shown. It is assumed that each sub-area is searched again after a prey is found and more preys are present. So, the animal does not benefit from its (possible) knowledge of the existence of other prey animals in the same sub-area. Table 2 shows that there is only a small difference between both approaches (random or evenly distributions). An evenly distributed prey provides a bit higher potential intake rate than a randomly distributed prey.

Table 2 Potential prey intake rate (AVG, # ind⁻¹ min⁻¹) and standard deviation (STD, # ind⁻¹ min⁻¹)

Distribution	AVG	STD
Random	53.68	1.15
Evenly	54.31	

4.2.3 Computing the frequency of the prey distribution, and from that, the potential intake rate.

The second method was to compute the frequency distribution of the prey first. In the random distribution case, the N preys are assigned to the 1..M sub-areas by simple drawing. This results in a Poisson-distributed prey, with average N/M animals per sub-area, and an equally sized variance.

In the evenly distribution case, the average density is N/M animals per sub-area, and thus it is necessary that

$$x * M * y + (1 - x) * M * (y + 1) = N \quad (1)$$

with

$$x = \text{frac}(\text{INT}(N / M)) \quad (1b)$$

$$y = \text{INT}(N / M)$$

The equations say that if the average prey density is N/M, fraction x of the sub-areas is filled with y animals (the integer value INT(N/M) (=N/M truncated)), and fraction (1-x) is filled with 1 animal more. The total number has to be N, and thus x can be computed.

Thus, there are x*M sub-areas with y animals, and (1-x)*M sub-areas with (y+1) animals. In the first case, the handling time is y*handling_time, in the second case it is (y+1)*handling_time. In case the search time is assumed for each prey, the total search time is MIN(1,y)*search_time for the areas with y preys, and (y+1)*search_time for the areas with (y+1) preys. The MIN-function says that in case there are no prey animals present, the search time for that sub-areas is still needed. In case the search time is only needed once for each sub-area, the total search time equals M*search_time.

The intake rate IR is computed from

$$IR = \frac{\text{total preys}}{\text{total time needed}} \quad (2)$$

The computation of the intake rate IR for the random distribution case follows the same eq.2, only the distribution of animals is different. The Poisson distribution is computed using R (R-code in Textbox 2).

The computation does not take

depletion of prey animals into account, but this question is not relevant for this exercise.

```
prey<-67000
subareas<-32000
t<-s.data.frame(table(round(runif(preymax,1,subareas),0)))
zeros<- subareas-dim(t)[1]
freq<-as.vector(t[,2])
freq=c(freq,rep(0,zeros))
sum(freq)
mean(freq)
sd(freq)
var(freq)
hist(freq)
qq<-as.data.frame(table(freq))
list(qq)
! qq contains the frequency of the filled sub-areas
```

Textbox 1 R-code used to compute the random distribution of 67000 prey animals over 32000 boxes.

As a first example, 67000 prey animals were distributed over 32000 sub-areas. Handling_time 0.2 s, search_time 0.1 s area⁻¹ (this resulted in unrealistic high possible intake rates, but that is not an item to be discussed).

The resulting distribution is shown in Figure 3.

The prey catch appears to be slightly higher when preys are evenly distributed. However, differences are small. Obviously, intake rates are higher in case a sub-area only has to be searched once also if more preys are present (Figure 3^C, left bars denote one search per sub-area, right bars denote one search per prey). The difference between evenly and randomly distributed preys become even less in this last case.

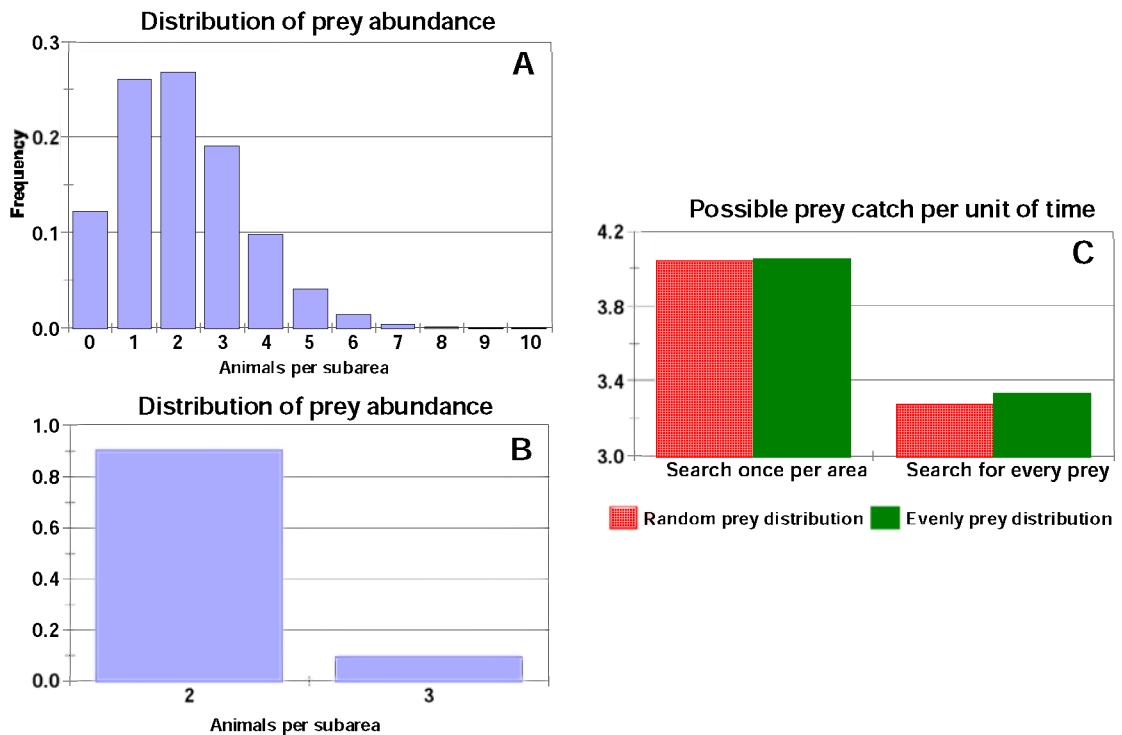


Figure 3 Prey distribution (A,B) and potential prey catch (C) in case of a random prey distribution (A) and an even prey distribution (B). High prey density: 67000 preys in 32000 sub-areas. Searching_rate 0.1 s sub-area⁻¹, handling time 0.2 s prey⁻¹. In C: search once per area= the search_time per sub-area is the same independent of the number of preys in that sub-area; search for every prey= the search_time is minimal 0.1 s (0 or 1 prey in a sub-area), but increases with the number of animals.

As a second example, a much less dense prey population is used: 1700 prey animals in 32000 sub-areas. Handling_time 0.2 s prey⁻¹, search_time 0.1 s sub-area⁻¹. As in the high density example, two cases were computed: one search per sub-area, irrespective the number of prey animals, and one search per prey animal, with a minimum of one search (those sub-areas without or with one prey animal).

In Figure 4, results are shown. The difference between an evenly and a randomly distributed prey situation is very small. There are a few sub-areas with two prey animals, but this portion is that small that it is not visible in the frequency distribution (Figure 4^A), nor in the potential prey intake (Figure 4^C).

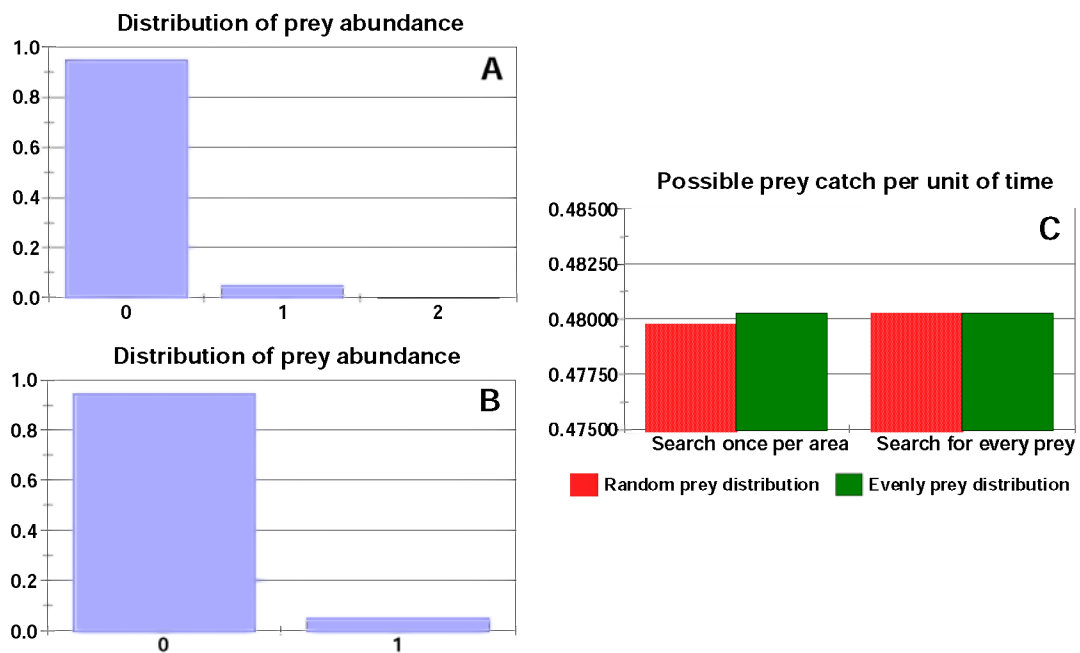


Figure 4 Prey distribution (A,B) and potential prey catch (C) in case of a random prey distribution (A) and an even prey distribution (B). Low prey density: 1700 preys in 32000 sub-areas. Searching_rate 0.1 s sub-area⁻¹, handling time 0.2 s prey⁻¹. In C: search once per area= the search_time per sub-area is the same and independent of the number of preys in that sub-area; search for every prey= the search_time is minimal 0.1 s (0 or 1 prey in a sub-area), but increases linearly with the number of animals.

4.3 Conclusion

The main conclusion from the examples is that

- there is only a small potential prey intake difference between a randomly distributed prey population and an evenly distributed one
- the differences become (even) smaller in case a predator only has to search a sub-area once, also when there are more prey animals present in that sub-area
- the differences are smaller in case the prey densities are lower.

4.4 Discussion

The results from the examples reveal only small differences between both prey distribution possibilities, and even smaller differences in case of a low prey density. In all examples an evenly distributed prey results in a slightly higher (or at least equal) potential intake rate than with randomly distributed prey animals.

The main reason for this last observation is the occurrence of 'empty' sub-areas. For example: the high prey density case has no empty sub-areas in case the prey is evenly distributed, but roughly 10% of all sub-areas is empty under a random prey distribution. In the even distribution case, a predator never searches without success, whereas in the random situation 10% of the searches is useless. In case it is assumed that a 'hit' *always* needs the standard search time (also when there are

more prey animals in one sub-area), the presence of more animals per sub-area than averaged does not increase the potential intake rate.

The average intake rate is the total number of prey caught, divided by the time needed for that number of catches.

In case the predator needs a search_time for every prey, it follows that

$$IR_{avg} = \frac{\sum_{i=1}^M y_i}{\sum_{y=0}^{FM} (MAX(y,1) * search_time + y * handlingtime) * Freq(y) * M} \quad (3)$$

In case the predator needs to search a sub-area only once, it follows that

$$IR_{avg} = \frac{\sum_{i=1}^M y_i}{\sum_{i=1}^M search_time + \sum_{y=0}^{FM} y * handlingtime * Freq(y) * M} \quad (4)$$

y_i = number of animals in a sub-area i

y = number of animals in a sub-area

FM = maximum occurring number y

$Freq(y)$ = frequency of occurrence of y

M = total number of sub-areas

IR_{avg} = average intake rate (prey s^{-1})

The nominator of course equals the total number of prey animals.

In case $Freq(0) = 0$, and a search is needed for every prey, there is no difference between an evenly distributed case and a randomly distributed one.

In the example given with the low prey densities, it appeared that there was no difference between an evenly distributed case and a random one. The reason is that in that particular case, the handling time was exact twice the search time, and the frequency distribution (Figure 4) showed a few sub-areas with two animals. This exactly equals out the search time loss because of the zero sub-areas and the gain in prey catch as a result of two animals per sub-area. This teaches us that in case the ratio between search_time and handling_time becomes different, the results become different as well. But still, these differences stay small (a few test were done to check this), and are not relevant to support this alternative approach to a standard even prey distribution.

4.5 The future

From the above results and discussion it may become clear that a purely randomized prey distribution hardly adds to a different prey uptake rate by a bird. It is of no use to put modelling effort into a simply randomized distribution.

However, other possible prey distributions and/or search techniques may be more promising. First, one may argue that many prey species do not show a random distribution, nor an even distribution, but are clumped together. Furthermore, birds will not search 'at random' but probably will learn from each other, and find a better feeding area by reacting upon each other. The latter is translated in the ideal free distribution theory that assumes that birds distribute themselves exactly in such a way that all birds reach the same food intake rate. Ethological aspects (intraspecific behaviour) are incorporated in this approach (see e.g. Van der Meer, 1997).

Brinkman & Ens used this approach to compute the effect of soil subsidence on

foraging possibilities of oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) in the Dutch Wadden Sea (Model DEplete, Brinkman & Ens, 1998). Although the latter study assumes several tidal areas with different prey densities, these approach still assumes an even prey distribution in each sub-area. Rappoldt et al (2003^a) also assume an evenly distributed prey population in each sub-area for their WEBTICS-model. WEBTICS describes prey differences throughout the seasons in terms of abundance and mass, and includes GSI-based information for small sub-areas in a larger tidal system. The Dutch Wadden Sea case (Rappoldt et al, 2003^b) assumes many hundreds of sub-areas.

Still, the emphasis is laid upon the food uptake possibilities, depletion and food requirements of the birds. But a non-uniform distribution and a more realistic foraging behaviour implying that a bird does not a-priori finds the best foraging areas is not part of that model. Individual based modelling combined with a small scaled patchy prey distribution may be a future development that comes closer to the real foraging behaviour of birds. Examples from robotized foraging studies (Van Dartel et al, in prep), the travelling salesman analogy (see e.g. Stanley & Buldyrev, 2001) and Barritt et al (2005) may provide an introduction to such an approach. The project did not allow a further research into those fields.

5 Denouement

In this short research, the applicability of an existing piece of software for computing the low tide distribution of Common Redshanks was studied. Three questions had to be answered:

A is it worthwhile to revive the model? The answer is no. The model hardly contains specific process descriptions not available in other programs. There are two exceptions:

- the food is not evenly distributed in each tidal sub-area that is distinguished, but Poisson-distributed.
- a maximum of 20 prey species is allowed, each with their own size, energetic content, handling time, etc.

The analysis, however, revealed that a Poisson-distributed prey hardly makes any difference for the potential energetic uptake of a bird. The decision process: what prey is to be taken first, is not very well elaborated in the software; although it is worthwhile to consider a multi-prey species approach in a foraging model.

B is the technical implementation of the models free from inconsistencies and/or bugs? The answer is no; there is a number of inconsistencies in the code, and some decisions taken are not clear to the user.

C are there better possibilities to compute low tide foraging distributions of birds. The answer is yes. Since 1995, better models have become available that allow more detailed or more extensive computations on low tide foraging birds. The seasonal development of the food is one of such improvements, as is the much better spatial refinement.

Thus, the multi-prey species approach may be useful part to be implemented in other foraging models. Finally it is suggested to study how birds handle a initially unknown patchy prey distribution.

6 References

Barritt J, Hartley S, Frean M & Hasenbank M. 2005 Spatially explicit simulation of individual foraging behaviour across patchy resources. Presented SIRC 2005. 17th Ann. Colloquium Spatial Informational Centre Univ Otago, Dunedin, New Zealand.

Brinkman, A.G. & B.J. Ens. 1998. Effecten van bodemdaling in de Waddenzee op wadvogels. IBN-DLO rapport 371, 249 pp.

Rappoldt, C., Ens, B., Kersten, M., Dijkman, E., 2003^a. Wader Energy Balance & Tidal Cycle Simulator WEBTICS, technical documentation version 1.0. Rapport voor de deelprojecten B1 en D2 van EVA II, de tweede fase van het evaluatieonderzoek naar de effecten van schelpdiervisierij op natuurwaarden in de Waddenzee en Oosterschelde 1999-2003. Technical report, Alterra, Wageningen, the Netherlands. Alterra-rapport 869.

Rappoldt C, Ens BJE, Bult TP & Dijkman EM. 2003^b. Scholeksters en hun voedsel in de Waddenzee. Alterra-Wageningen. Rapport 882

RIKZ, 2006: Projectplan LTV O&M 2006

Stanley HE & Buldyrev SV. 2001. The salesman and the tourist. Nature 413: 373-374.

Van Dartel M, Postma E & Van den Herik J. In prep. Macroscopic analysis of robot foraging behaviour. IKAT/Univ of Maastricht

Van der Meer, J. 1997. A handful of feathers. PhD Thesis. University of Groningen

7 Appendix I Software bundle on the delivered CD

Software structure and short description of file contents

The software consists of a number of files. The files are listed below, including a short description of their content.

Slik	Preliminary piece of software (24-10-1992); not studied in detail. Code is changed in newer versions.
Oftxx & Tuut Tuutkern	Oft stands for Optimal foraging theory. Oft01, Oft02, Tuut & TuutKern concern Common Redshanks; Oft03 concerns Oystercatchers. See TuutZwab, TuutA and Scholoft, below. Oft02 is the most developed Oftxx Redshank-version. Tuut and Tuutkern are follow-ups, of which TuutKern is the latest one. . The module describes the behaviour of the birds in a small area, and on a short time scale. It optimizes the intake rate of a bird, in terms of energy per unit of time: $J s^{-1}$. Tuutkern is included in SlikTijxx and SlikTijk.
SlikOftxx	SlikOftxx is the general model, containing subroutines like Oft03.bas. Three versions (00, 01, 02) are present, of which Slikoft02 is the newest one. SlikOft02 appears in Sliktij1 and SlikTijk, in a modified form: many loops are made more compact and efficient. So, SlikOftxx can be omitted completely.
SlikTijxx	Three versions present (0, 1, 2), of which SlikTij1 is the most complete one. SlikTij0 and Sliktij2 are not studied further. SlikTij1 contains Slikft02 in a modified version.
SlikTijk	A program like SlikTij1, but with a shortened output. This is, the previous programs contain a lot of intermediate output, causing long output lists. Most of it is out-commented. SlikTijk is the program to be analysed.
SlikVogxx	
SIRoggxx	Describes Roggenplaat; this is meant to be (or: become) a special application of the model.
Extra Modules/program parts:	
Oft03	
TuutZwab,	
TuutA	concerns Oystercatchers
Scholoft	further developed version of TuutZwab/TuutA; so both first versions are not relevant.

Textbox 2 Overview of software modules present. The code files as received from RIKZ are listed. Next to these files, a number of data files was sent; these are not explained in detail here. The files comprised the whole trajectory from first program versions to the final version of SlikOft (computing the potential energetic intake rate of a single bird) and SlikTijk (that computes the bird distribution following an optimal foraging description and tidal characteristics of the foraging areas). Also, some special version had been produced,. One for example describes the Roggenplaat area, another is meant to be used for computing an oystercatcher distribution. In the main text, only SlikOft and SlikTijk are discussed.

8 Appendix II Memo dd 1995-01-15 by H. Baptist. Program SLIK

Inleiding

De ontwikkeling van een draagkrachtmodel voor steltlopers binnen RIKZ (en haar voorgangers) is gestart in 1984. Door de versnipperdheid van de organisatie en de tussentijdse stagnatie in het onderzoek is de hoofdlijn, c.q. het einddoel bij diverse medewerkers niet meer duidelijk in beeld. Dit memo is bedoeld om dit doel, naar de huidige stand van zaken te schetsen.

In een tweede hoofdstuk zal worden gezien welke onderzoeken reeds hebben plaatsgevonden. Op de derde plaats zal een voorstel worden gedaan voor voortzetting van de onderzoeken.

Programma SLIK

Het doel is het ontwikkelen van een draagkracht-model dat zo universeel mogelijk toepasbaar is. Het totale concept is inmiddels tamelijk complex en daardoor moeilijk in zijn totale context te beschrijven.

Het beschrijven van een modelopzet kan top-down of bottom-up; hieronder volgt eerst een globale topdown en daarna een meer gedetailleerde bottom-up beschrijving.

Tijddimensie

De dimensie op het hoogste niveau is de tijd in dagen. Omdat het model is bedoeld om uitputting van een voedselbron te beschrijven zal het veelal worden toegepast over een periode van een top in bodemdierbiomassa tot een moment waarop het voedselaanbod minimaal is; bijvoorbeeld augustus t/m maart. De twee hoofdlijnen van verandering zijn het veranderend voedselaanbod en een veranderende vraag naar energie.

ten aanzien van het voedselaanbod spelen de volgende verschijnselen een rol :

1. De aantallen (aanwezige) prooidieren veranderen.

Als regel zullen ze in aantal verminderen of zelfs verdwijnen. Diverse processen spelen daarbij een rol: migratie, natuurlijke(?) sterfte, sterfte door extremen (vorst), antropogene invloeden (visserij), predatie door 'derden', predatie door de "modelsoort". Binnen de modelomgeving wordt de laatstgenoemde als een intern proces beschouwd (depletie) en vormt onderdeel van het model. De overige moeten door een ingreep als invoervariabelen worden toegevoegd.

Het model biedt de mogelijkheid om binnen een prooi-soort verschillende grootteklassen te onderscheiden; zowel depletie als externe invloeden moeten/kunnen per grootteklasse worden bepaald.

2. De energieopbrengst per prooi verandert.

Als regel zullen prooien (per grootteklasse) vermageren gedurende de winter.

3. Vooralsnog is aangenomen dat de hantestijd per prooi(grootte) niet in de tijd verandert. Nader onderzoek hiernaar is gewenst.

4. Niet alle aanwezige prooien zijn beschikbare prooien.

De beschikbaarheidsfactor in het model wordt uit meerdere factoren samengesteld. Een deel van de prooien(grootte) is in het geheel en permanent niet beschikbaar; ze kunnen bijvoorbeeld in een deel van het jaar te diep zijn ingegraven. Prooien kunnen een gedrag vertonen waardoor ze maar een deel van de tijd beschikbaar zijn. Prooien moeten worden gevonden. Binnen een stochastisch proces kan, afhankelijk van de fouragemethode een fractie worden gevonden. Bijvoorbeeld, de zichtjager ziet (sporen van) 3% procent van de prooien, de tastjager heeft 50 % binnen tastdiepte. Te grote of te kleine prooien kunnen naar keus, (afhankelijk van de modeltoepassing) niet als prooi worden opgenomen of een lage of nihil beschikbaarheidsfactor krijgen. Te grote of te kleine prooien vallen bovendien af binnen de OFT-module (komt verderop).

5. Beschikbaarheid van prooien varieert binnen een getijdencyclus.

Ook deze factoren kunnen in de loop van het jaar veranderen.

Per dag, globaal per dag- + nachttij bepaalt het model hoeveel energie kan worden opgenomen. Dit moet worden getoetst aan de energievraag. De energievraag kan worden bepaald aan de hand van factoren als gewicht, temperatuur, wind, vraag om opvetten etc.

Het slikmodel geeft aan hoeveel energie kan worden opgenomen en bij welk fourageergedrag.

In veel gevallen zal de basisvraag slechts zijn of wel of niet aan een energievraag kan worden voldaan. Voor meer geavanceerde toepassingen, bijvoorbeeld verband houdend met dominantie verhoudingen, opvetting en interen dienen aparte, daarop toegesneden modules te worden ontwikkeld.

Een tijdfactor op lager niveau is het verschil tussen dag en nacht. Een OFT-module kan voor beide situaties de voedselopnamesnelheid bepalen. Naar keuze of eventueel aan de hand van ware gegevens kan de combinatie van tij en daglicht worden gesimuleerd.

Voor alle bovenstaande tijdfactoren geldt dat met jaargemiddelden kan worden gewerkt of dat een extreme koudeperiode met de daarbij behorende beperkte voedselaanbod en vraag moet kunnen worden gesimuleerd.

De hoogtedimensie

Een voor dit model specifieke modellering is het integreren van getij en hoogte van een slik.

Met als belangrijkste variabelen het voorkomen en het gedrag van bodemdieren over de getij wordt voor tijdstappen over de getijdecyclus de mogelijke voedselopname bepaald. Belangrijke variabelen die hierbij een rol spelen zijn:

1. Aantallen per prooi.

De dichtheid van de bodemdieren is niet regelmatig verdeeld over de hoogte van een slik.

Binnen een als homogeen gekwalificeerd stuk slik bodemsamenstellingen en/of waterkwaliteit/kwantiteit zijn de verschillen vaak uit te drukken als een relatie met overspoelingsduur. Hoog in de getijdezone komen veelal meer jonge exemplaren voor; laag meer de grote exemplaren.

2. Energieinhoud.

Voor enkele soorten bestaan aanwijzingen dat de dieren (van gelijke afmetingen) in de hogere delen een geringere energieinhoud hebben dan in lagere delen.

3. Beschikbaarheid.

Het gedrag van bodemdieren kan per leeftijd, maar ook per hoogtezone verschillend zijn. Als voorbeeld is te noemen dat schelpdieren in de hoge delen dieper ingegraven zijn om zich beter te beschermen tegen koude als gevolg van het langer droogvallen. Ook hiervoor is nader onderzoek gewenst.

4. Gedrag na droogvallen.

Afgezien van mogelijke verschillen per hoogtezone, bepaalt dit gedrag in hoge mate de beschikbaarheid van de prooien in een bepaalde fase van het getij. Op het laagwatertijdstip zijn de lagere delen net drooggevallen doch liggen de hoogste delen al enige uren droog en hebben veel bodemdieren daar zich teruggetrokken of zijn anderszins minder actief.

Middels de OFT-module wordt de optimale voedselopname per hoogtezone, per tijdstap berekend. Over een geheel getij resulteert dit in een matrix die de mogelijkheden van de individuele vogel aangeeft om te fourageren. Bij een redelijk hoogwater zijn deze mogelijkheden m.n. in de ruimte beperkt. Bij laagwater heeft de vogel in principe de keus tussen vele zones op het slik.

Voor vrij simpele vragen/toepassingen zal veelal kunnen worden volstaan met sommeren van de mogelijke voedselopnamesnelheden per tijdstap. Het resultaat levert een energieopname per getij op, welke kan worden vergeleken met de energievraag van de vogel. Als het aanbod geringer is dan de vraag, lijkt de conclusie gerechtvaardigd dat die vogel niet in het betreffende gebied kan leven.

De gesommeerde energieopname blijkt te variëren met aangebrachte veranderingen in de verhoudingen van de diverse hoogtezones (slikvorm). Uit modelresultaten vallen conclusies te trekken dat een vogelsoort alleen in een gebied kan leven wanneer de slikvorm aan bepaalde eisen voldoet. Ook is te berekenen welke slikvorm optimale fourageermogelijkheden biedt.

Veelal zal een vraag betrekking hebben op een maximaal aantal vogels dat in een gebied met bepaalde eigenschappen kan leven.

Het uitgangspunt voor een berekening vormt het geconstateerde effect dat meer vogels leidt tot verminderde individuele voedselopname. Op dit gebied is nog veel studie noodzakelijk.

Op basis van een aantal metingen kan met behulp van een soort interferentiefactor de vermindering van de voedselopname bij Scholeksters worden geschat (Bos 1994).

Ontwikkeld wordt een module waarbij een toenemend aantal vogels leidt tot verminderde beschikbaarheid van bodemdieren door verstoring en daardoor tot verminderde voedselopname.

Dergelijke modules moeten per tijdstap worden toegepast eventueel met aangepast gedrag. Bijvoorbeeld bij het begin van de eb fourageren veel Scholeksters in de waterlijn en zijn daarbij nauwelijks territoriaal of anderszins asociaal; bij laagwater zijn de dichtheden veel lager doch zijn er veel sociale interacties en een mogelijk met dominantie samenhangende verdeling.

De OFT - module

De kleinste functionele eenheid in het model is de module waarin de potentiële energieopname wordt berekend. De module is te beschouwen als een verder uitbouwen en middels simulatie benaderen van een functionele respons volgens Charnov (1976). De module wordt toegepast voor verschillende prooi-soorten c.q. grootteklassen. Bij gegevens van de bodemdieren, zoals hiervoor aangegeven en met behulp van in het veld gemeten parameters van de vogelsoort, voorspelt het model een optimale opnamesnelheid en de aantallen opgenomen prooien per soort c.q. grootteklassen van de prooien die daarbij horen. Het model geeft veelal aan dat optimale opnamesnelheid wordt behaald wanneer alleen een beperkt aantal prooien uit het potentiële aanbod wordt opgenomen, bijvoorbeeld alleen kokkels groter dan xx mm. In de praktijk blijkt dat de vogels deze grenzen in beperkte mate overschrijden. Dit kan worden verklaard door de noodzaak tot exploratie van potentiële voedselbronnen. Uit initiele runs blijkt dat opnamesnelheid snel tendeert naar een plateau-waarde waarbij nog maar weinig verandering optreedt. Bij lage, afnemende dichtheden blijkt dat de prooikeuze soms sterk verandert en daardoor de opnamesnelheid in veel mindere mate.

Studies en modelontwikkeling tot nu toe.

Mede naar aanleiding van de onderzoeken van de RUGent op de Slikken van Vianen is in 1984 begonnen met specifiek onderzoek naar gedrag van benthos in relatie tot hun beschikbaarheid als prooi voor vogels. Een eerste resultaat was de beschikbaarheid in een getijdefase van de Arenicola als prooi voor de Wulp (van Nispen 1984). Omdat al veel studie gaande was naar de relaties tussen mossels/kokkels en Scholeksters keek Snoek (1984) naar de alternatieve prooi Scrobicularia.

Twee hoofdproblemen die nog niet zijn opgelost zijn:

- de invloed van inter- en intraspecifieke relaties van de vogels op de mogelijkheden tot voedselopname, en mede daarmee samenhangend,
- limieten van draagkracht binnen een populatie.

9 Appendix III Raammodel draagkracht Steltlopers. Concept paper by H. Baptist, dd. 1995-06-25

Werkdocument

Ministerie van Verkeer en Waterstaat
Directoraat-Generaal Rijkswaterstaat
Rijksinstituut voor Kust en Zee / RIKZ

Aan
belangstellenden

Van
Henk Baptist
Datum
27-06-95
Nummer
RIKZ/
Onderwerp
concept artikel slikmodel

Doorkiesnummer
01180-72311
Bijlage(n)
geen
Project

Raammodel draagkracht steltlopers.

Henk Baptist
Rijksinstituut voor Kust en Zee / RIKZ

Inhoud

0. Abstract
1. Inleiding
2. Algemene beschrijving van het model
 - 2.1. Algemeen
 - 2.2. OFT - module
 - 2.3. getijmodule
 - 2.4. seizoenmodule
3. Procesbeschrijving
4. Parameterschattingen
5. Resultaten
6. Gevoeligheidsanalyse
7. Validatie
8. Discussie

0. Abstract

1. Inleiding

In het zuidwesten van Nederland is de oppervlakte intergetijde-gebied door grote waterstaatkundige werken in de jaren 1970 - 1987 sterk afgenomen. In eerste instantie namen de aantallen steltlopers die in het gebied overwinterden niet af, waaruit de conclusie kan worden getrokken dat de resterende getijdegebieden intensiever door steltlopers worden gebruikt. Na de laatste reductie van oppervlakte, door de compartimentering en getijdereductie van het Oosterscheldebekken is wel een achteruitgang in aantallen steltlopers opgetreden. Mogelijk kan nu de conclusie worden getrokken dat de draagkracht van het gebied, (what ever it may be,) voor steltlopers is bereikt. Welk deel van de invloed op de draagkracht aan de getijdereductie moet worden toegeschreven en welk deel aan de compartimentering is echter onduidelijk. Na de voltooiing van de deltawerken en de eerste evaluaties van de nieuwe toestand komt de vraag aan de orde naar het optimaliseren van beleid en beheer ten aanzien van de overwinteringsfunctie voor steltlopers. Als uitgangspunt voor het beheer geldt het duurzaam gebruik; de mens is dus wel medegebruiker van het systeem. Wanneer dit uitgangspunt wordt gehanteerd komen diverse vragen aan de orde. Op de eerste plaats wordt gekeken hoe de (negatieve) invloed van het menselijk gebruik, direct of indirect, kan worden gekwantificeerd en welke maatregelen welk effect sorteren. In dit kader wordt o.a. onderzoek gedaan naar de invloed van verstoring, m.n. door recreatie en de invloed van pierenspitterij. In de Oosterschelde is door uitvoering van de natuurbeschermingswet al veel gedaan aan het minimaliseren van deze vormen van verstoring. Schelpdiervisserij en schelpdiercultuur blijken een grote invloed te kunnen uitoefenen op het voedselaanbod van de vogels van getijdegebieden. In de structuurnota Zee- en kustvisserij zijn een aantal maatregelen genomen gericht op het bereiken van een evenwicht tussen exploitatie en de bescherming van de vogels. In 1997 moet een eerste evaluatie plaatsvinden van de tot nu toe genomen maatregelen. Daarnaast vinden een aantal ontwikkelingen plaats die kunnen worden samengevat onder de noemer verandering, meest verlaging, van intergetijdegebieden in Nederland. Oorzaken zijn een zeespiegelrijzing in het algemeen, gaswinning onder de Waddenzee en de 'zandhonger' in de Oosterschelde, waardoor de platen in de geulen dreigen te verdwijnen. Maatregelen om de oppervlakte slik te kunnen behouden zijn denkbaar; echter de effecten van zowel de verlaging als van de maatregelen zijn nog onvoldoende te prognostiseren.

In de Westerschelde doen zich bijzondere fenomenen voor. Als gevolg van het voortdurend baggeren en dumpen om de vaargeul naar Antwerpen op diepte te houden, verandert de vorm van platen en slikken. Sommige krijgen een bolle, andere een meer holle vorm. Daarnaast werd geconstateerd dat op verschillende plaatsen de bodem wel rijk was aan benthische organismen doch dat de aantallen hierop fouragerende steltlopers laag was en tussen het begin van de jaren zeventig tot heden was afgenomen.

Dit leidde tot een hypothese dat veranderingen in de vorm van een slik tussen de hoogwaterlijn en de laagwaterlijn van invloed kunnen zijn op de fourageermogelijkheden van steltlopers.

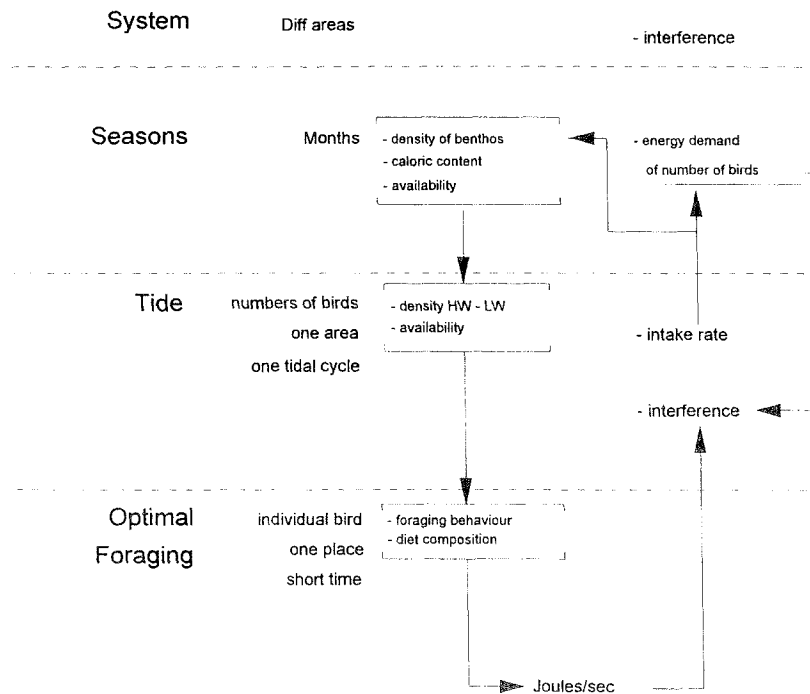
Aangezien een verdere verdieping van de Westerschelde gewenst is worden maatregelen overwogen bewuste invloed te gaan uitoefenen op de geomorfologie van slikken en platen. De kennis en ervaring daarbij opgedaan kunnen mogelijk ook in andere probleemvelden worden toegepast.

De specifieke problematiek maakte een toepassing van reeds bekende modellen rond draagkracht van intergetijdegebieden voor vogels moeilijk omdat deze modellen steeds uitgaan van grotere eenheden die niet of onvoldoende zijn/worden beschreven in relatie tot het getij. Direct toepasbare modellen zijn niet voorhanden.

Om deze reden is gestart met het ontwikkelen van een model waarin specifiek veranderingen in getijdesituatie en of geomorfologie als belangrijke beïnvloedende variabelen zijn opgenomen. Het concept van dit model wordt hieronder beschreven.

General framework SLIK

module



2. Algemene beschrijving van het model.

2.1. Doelstelling

Als hoofddoelstelling is voorlopig gekozen voor een raammodel om antwoorden te formuleren op beleidsvragen rond de volgende onderwerpen:

- veranderingen in het voedsel.

Door diverse invloeden kunnen veranderingen optreden in de aanwezigheid van het benthos. Een van de belangrijkste vragen is het effect van schelpdiervisserij op de vogels.

- geomorfologische veranderingen.

Hieronder worden alle invloeden begrepen die effect hebben op de oppervlakten slik die voor de vogels beschikbaar komen. Te denken valt aan afname van oppervlak door bedijkingen en deltawerken, slikverlaging door gaswinning of zeespiegelrijzing, of vormveranderingen van intergetijdegelden als gevolg van baggeren en dumpen van slik.

- verstoringen.

Dit is gelijk te stellen aan het (tijdelijk) niet beschikbaar zijn van slikken met als gevolg verhoging van dichtheid van de vogels.

Het model is in zijn opzet modulair. Tijdens de eerste ontwikkelingsfasen groeide het inzicht in zowel de toepassingsmogelijkheden als het aantal beïnvloedende factoren. Daarom is vanaf de aanvang rekening gehouden met toepassing van meer of minder modules en is het model zodanig open van structuur gehouden dat extra modules kunnen worden toegevoegd, bijvoorbeeld om specifieke optredende fenomenen te kunnen simuleren.

Het totaalmodel is gebaseerd op drie niveaus van functioneren.

2.2. De optimal Foraging Module

De Optimal Foraging Module (**OFT-module**) beschrijft het gedrag van de vogel in een zeer beperkt gebiedje (m^2) en op een tijdschaal van seconden. Deze module heeft als output een beschrijving van de voedselopname van een individuele vogel die ongestoord fourageert in een gebied met een gegeven beschikbaarheid van benthos en een gedefinieerde zoekstrategie, wanneer deze vogel fourageert conform de optimal foraging theory. Hierbij wordt een zodanige voedselkeuze gesimuleerd dat de input in Joules per seconde maximaal is. Tevens geeft het model aan welke prooien in welke hoeveelheid worden benut. Op korte termijn zal deze module ook suboptimaal kunnen worden toegepast, waarbij rekening wordt gehouden met de praktijk van exploratie van veranderende voedselbronnen, die de theoretisch mogelijk optimalisatie tot een biologisch te starre aanname maakt.

In voorkomende gevallen kan deze module in zijn geheel worden vervangen door een uit het veld gemeten of uit literatuur gehaalde **functionele respons**, de relatie tussen het voedsel en de voedselopname van een individuele vogel.

De uitvoer kan worden beschouwd als een **mogelijke individuele opname (MIO)**.

2.3. Getijmodule

De **getijmodule** beschrijft het gedrag van meerdere vogels op een plaat gedurende een getijdecyclus van afgerond 12 uren. De plaat (slik, wad) wordt vooralsnog als homogeen beschouwd per hoogtezone. De module berekent de voedselopname van een aantal vogels op de plaat gedurende een getijdecyclus. De invoervariabelen zijn de MIO per hoogtezone, de oppervlakte van de plaat per hoogtezone en een interferentiefactor.

De basisopzet van deze module is weergegeven in figuur (getij). Na ingaan van de eb valt in een tijdstap een oppervlakte plaat droog. Het aantal vogels (100) wordt gesimuleerd in het drooggevallen gebied te gaan fourageren. Het aantal gedeeld door de oppervlakte bepaalt de dichtheid van vogels; door de interferentiefactor wordt de voedselopname dan een deel van de MIO. In een volgende tijdstap valt een volgend gebied droog; de vogels zullen zich gaan herverdelen over de totale oppervlakte volgens een verdelingsfunctie. Stel dat deze verdelingsfunctie er toe leidt dat de vogels zich zodanig verdelen dat ze alle een gelijke, zo groot mogelijk input realiseren. De verdeling van de vogels is dan (omgekeerd) evenredig met de MIO's en de oppervlakten met als verdelingsleutel de interferentiefactor. Bij een toename van de oppervlakte neemt in het algemeen de fractie van de MIO dat wordt opgenomen, toe.

De **dovingsmodule** is niet als aparte module geprogrammeerd maar vormt een combinatietoepassing van de modules OFT en getij. De beschikbaarheidsfractie van het benthos kan veranderen gedurende de droogligperiode. Dit heeft gevolgen voor de MIO en mogelijk ook voor de prooikeuze. Veelal zal de MIO lager worden gedurende de droogstand en pas weer toenemen met het weer overspoelen. Binnen de getij-module moet dan voor elke hoogtezone voor elke tijdstap een MIO beschikbaar zijn.

De einduitkomst van de getijmodule is een te realiseren input bij een gegeven aantal vogels. Wanneer aan de te realiseren input minimale eisen worden gesteld kan een daarbij behorend aantal vogels worden bepaald.

Het effect van verstoring kan als een negatieve beschikbare oppervlakte aan de module worden toegevoegd. Het effect is een grotere dichtheid in het overgebleven beschikbare gebied en verminderde input.

2.4. Seizoenmodule

In de seizoenmodule wordt gerekend met een veranderend aanbod van benthos als gevolg van migratie, beschikbaarheidsfractie, calorische waarde, aanwas en depletie. Bovendien kan rekening worden gehouden met een veranderende energievraag vanuit de vogel waarbij temperatuur en wind, alsmede opvetting en vermageren een rol kunnen spelen.

Om het model voorlopig te completeren wordt een tool toegevoegd om vogels over verschillende gebieden, met verschillende eigenschappen, te verdelen volgens opgegeven verdelingscriteria.

Een van de belangrijkste terugkoppelingen in het model is de depletie. Wanneer de OFT-module wordt toegepast kan de depletie zelfs per prooiklasse worden ingeschat. Soorten, aantallen en prooikeuze van de vogels in het najaar zijn van invloed op de draagkracht in de winter.

3. Procesbeschrijving

3.1. de OFT - module

De basis van het model wordt gevormd door een module, Optimal Foraging Theory Module (OFT-module) genoemd. Deze module prognosticeert uit gegevens omtrent het voorkomen en het gedrag van benthos alsmede het voedselzoekgedrag van de vogel een optimum in de voedselopname.

De werking van de module is schematisch weergegeven in figuur xx.

In deze module wordt een gebied met daarin een aantal prooiorganismen gesimuleerd. Voor elke prooi-soort, waaronder mede wordt verstaan diverse grootteklassen van één soort, worden de volgende parameters gebruikt:

- de dichtheid in aantallen (aanwezig) per oppervlakte,
- een factor voor de aard van de verdeling (clumpingfactor),
- de energieinhoud van de prooi in Joules,
- de hannestijd van de prooi voor de betrokken vogelsoort,
- de basis beschikbaarheidsfractie,
 - hieronder wordt verstaan het deel van de prooien dat voor de vogel detecteerbaar is bij het droogvallen,
- de dovingsfactor,
 - hieronder wordt verstaan de verandering die optreedt in de beschikbaarheidsfactor als gevolg van uitdroging.

Het fourageergedrag van de vogel wordt beschreven met behulp van de volgende parameters:

- de oppervlakte die per tijdstap door de vogel wordt afgezocht.

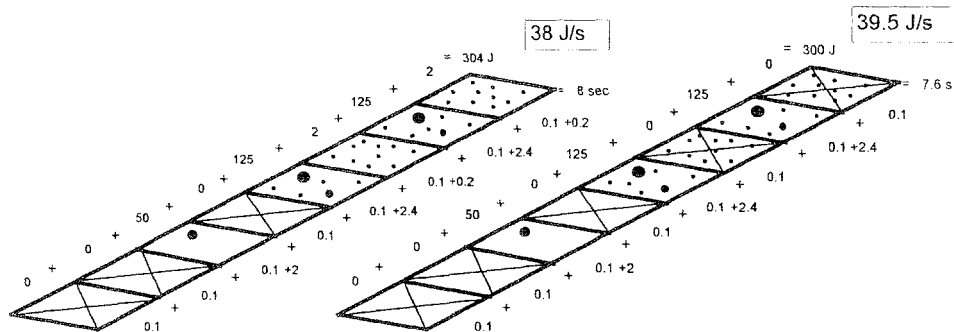
In het algemeen wordt voor een kleinere vogel een tijdstap van 0.1 seconde, voor een grote van 1 seconde gebruikt. Er bestaat een wisselwerking tussen de beschikbaarheid van de prooi en de fourageermethode. Is dit visueel dan wordt de beschikbaarheidsfractie bepaald door zichtbaarheid van de prooi of effecten van activiteit van de prooi. Bij tactiel fourageren dienen in subprogramma's trefkansen van prooien te worden berekend met parameters als snavelopening en prooidiameter.

Eén simulatiestap bestaat uit een simulatie van de voedselzoekpraktijk van de vogel.

Per tijdstap onderzoekt de vogel een oppervlakte. Door Monte-Carlo technieken wordt een prooiaanbod gesimuleerd. Dit aanbod kan bestaan uit:

- geen prooi;
 - het programma neemt een volgende tijdstap,
- één prooi;
 - de prooi kan worden geaccepteerd,
 - het programma simuleert dan een hannestijd en de opname van een hoeveelheid energie die behoort bij de betreffende prooi,
 - de prooi wordt genegeerd,
 - een instelling binnen het programma is dat een prooi die minder dan een bepaalde waarde oplevert wordt genegeerd.
- meer prooien;
 - de prooi met de hoogste opbrengst (J/sec) wordt genomen.

Een alternatief is dat de prooi met de hoogste energieinhoud wordt genomen.



Nadat een vooraf ingesteld aantal zoekstappen is afgewerkt wordt een balans opgemaakt. De totale energieopname wordt gedeeld door de totale tijd die de opname van die energie (zoektijd + hannestijd) heeft gekost. Omdat toevalsfactoren zijn ingebouwd moet een aantal herhalingen plaatsvinden om een redelijk betrouwbare waarde te verkrijgen. De uitkomst zou analytisch te berekenen zijn bij een random verdeling. Er is ons geen methode bekend dit ook te doen voor geclusterde verdelingen.

Wanneer meerdere prooi-soorten tegelijk worden aangeboden kan variatie plaatsvinden in de acceptatievoorwaarden; prooiën worden dan genegeerd. De optimal foraging theory gaat er van uit dat de vogel de meest optimale fourageermethode kiest, die waarbij de opbrengst per tijdeenheid (J/sec) het grootste is.

Het beter kunnen negeren van de kleinere prooien kan worden veroorzaakt doordat de opbrengst van de prooi lager is dan de geïnvesteerde energie. De aanname is dat de vogel deze keuze bewust kan maken. Het kan ook voordeliger zijn een prooi te negeren wanneer de kans dat daardoor een betere prooi kan worden gevonden toeneemt. Deze benadering is mogelijk wat te theoretisch; de vogel zal altijd exploratie van andere prooien behoeven om flexibel op veranderingen in het prooiaanbod te kunnen reageren.

De aanname in het model is dat één vogel voor de gesimuleerde situatie de optimum uitkomst van opnamesnelheid kan realiseren.

Deze uitkomst wordt aangeduid met - mogelijke individuele opname -, afgekort MIO.

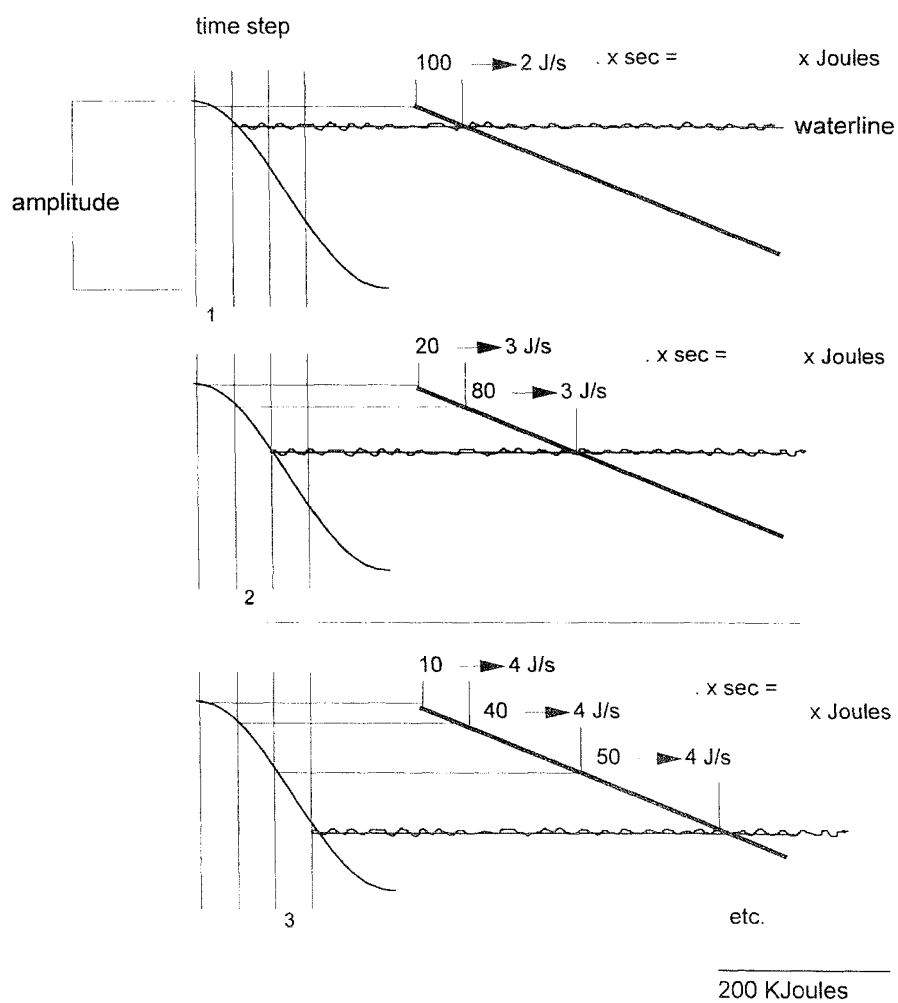
Het getijdemodel.

Example

100 birds in the area

functional response 5 J/sec

interference lead to equal intake rate



De OFT-module simuleert een optimum voedselopname voor één bepaalde situatie. In het getijdemodel wordt een logische sequentie van situaties gesimuleerd.

In eerste instantie zal de beschrijving betrekking hebben op één individu die in het simulatiegebied fourageert. Zaken als dominantie, storing etc. zijn nog genegeerd. De simulatie volgt een cosinuskromme, hij start op een tijdstap van hoog water. De volledige cyclus wordt in tijdstappen doorlopen. Na de eerste tijdstap is een gebied nabij de hoogwaterlijn drooggevallen. Met behulp van de OFT-module kan aan de hand van de (zeer lage) dichtheid aan bodemdieren een potentieel optimum voedselopname worden bepaald. Wanneer dit optimum lager is dan het verschil van het energiebudget van de fouragerende vogels met de rustende vogel kan worden gesimuleerd dat de vogel niet fourageert.

Na een aantal tijdstappen (bijvoorbeeld 10) is de zich terugtrekkende waterlijn op een bepaalde hoogte gekomen. Boven deze waterlijn zijn nu een aantal zones te onderscheiden elk met een verschillende situatie. De zone 1 heeft een bodemdierdichtheid die behoort bij die hoogte (HW-lijn) en een bodemdiergedrag dat behoort bij een droogligtijd van 10 tijdstappen. De zone 5, bijvoorbeeld, heeft een bodemdierdichtheid behorend bij de hoogteligging van het gebied en een bodemdiergedrag dat behoort bij een droogligtijd van 5 tijdstappen. De zone 10 heeft zijn specifieke benthosdichtheid en een gedrag dat behoort bij het net droogvallen. Voor elk van de zones kan middels de OFT-module een optimum worden berekend. De OFT gaat er bij de aanname van één vogel in het gebied van uit dat deze vogel daar fourageert waar zijn input maximaal is.

De situatie tijdens de vloed is in principe hetzelfde. In de praktijk heeft de vogel dan de keuze tussen het volgen van de waterlijn waar een mogelijk toenemend bodemdiergedrag extra beschikbaar voedsel met zich brengt, of het fourageren in een zone waar de bodemdierdichtheid maximaal is, doch de activiteit laag vanwege het al langer droogliggen. Ook hier kan de OFT-module het optimum aangeven.

Na het doorrekenen van een gehele getijdencyclus kan de optimale voedselopname van elke tijdstap worden gesommeerd. Wanneer de som hoger is dan een bepaald minimum (gesimplificeerd; de helft van de benodigde dagelijkse opname) kan worden geconcludeerd dat minimaal één vogel in het gebied kan leven.

Samengevat: de OFT-module predicts the intake rate for a particular situation from (1) the height in the tidal-cycle and the density of benthos there, (2) exposure time and the behaviour of benthos which determines the harvestable fraction. The main model just calculate (1) and (2) and summarise the predictions of the module.

Social interaction

Tot dus ver is het model steeds uitgegaan van één vogel. Zoals uit de intermezzo's is af te lezen kan het model in dit stadium worden gebruikt om een aanwijzing te krijgen of een soort in een gedefinieerde situatie (seizoen, benthos, slikvorm) wel of niet in het studiegebied zou kunnen leven. Meestal zijn we geïnteresseerd in de draagkracht van een gebied voor een bepaald aantal vogels. Kunnen er 10, 100, 1000 of 10000 in het gebied leven?

Om dit te kunnen bepalen moeten meer dimensies aan het model worden toegevoegd. De resultaten van de basisrun dienen als basis. Deze resultaten zijn opgeslagen in een

matrix waarbij van elke tijdstap en elk zone de optima zijn vastgelegd. De (mogelijk) totale voedselopname is berekend door sommatie van de maxima per tijdstap van die optima.

Dit maximale optimum per tijdstap wordt als uitgangspunt genomen voor een berekening met meer vogels.

Helaas is onze kennis over de processen die de mogelijke intake rate van soorten vermindert als gevolg van hogere dichtheden zeer beperkt.

Momenteel kunnen slechts enkele processen worden geprogrammeerd.

Sociale interacties leiden tot verlies aan fourageertijd. De mate wordt bepaald door de dichtheid van vogels. In het programma wordt een mogelijkheid opgenomen om random een sociaaltijd in te voeren. In deze tijd wordt geen voedsel gezocht; de intake rate neemt dus af.

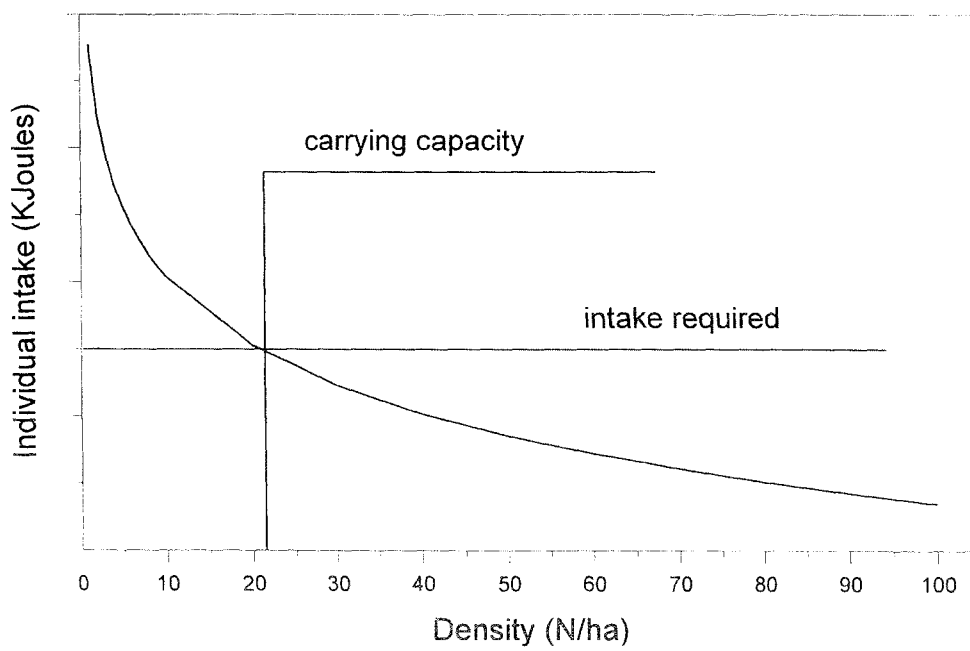
Het Daan-model kan worden toegepast, waarbij aan de tijdzone/gebieden, afhankelijk van de vorm van het slik, een reële oppervlaktemaat kan worden toegekend.

Andere vogels kunnen leiden tot verstoring van de bodemdieren waardoor deze hun gedrag veranderen. Dit komt er meestal op neer dat een bodemdier geen oppervlakteactiviteit vertoont in een bepaalde periode na het passeren van een vogel. In dit geval is het feitelijk niet relevant of die andere vogel van dezelfde of een andere soort is. Een module wordt ontwikkeld waarmee kansen worden berekend dat een toenemende dichtheid aan vogels leidt tot een afnemende beschikbaarheidsfactor van daarvoor in aanmerking komend benthos. In de OFT-module bestaat dan de kans dat de beschikbare fractie zo laag is dat meermalen geen enkele prooi beschikbaar is. De intake rate neemt daardoor af.

Een basismodule is al beschikbaar voor een veiligheidsfactor. De basisaanname is dat een bepaalde tijd verloren gaat door uitkijken naar mogelijke predatoren en dat deze tijd afneemt met toenemende groeps grootte. In dit geval leidt een grotere groep, als gevolg van deze factor tot een hogere opname. Of de dichtheid ook tot verminderde opname leidt hangt af van het gedrag van predator en prooi.

De basis voor verder modelleren is een proces waarbij de dichtheid in het optimale gebied wordt verhoogd totdat na herberekening blijkt dat de intake-rate daalt tot onder het niveau van het suboptimale gebied. Daarna wordt daar weer een vogel toegevoegd, er wordt weer gesorteerd, etc.

Dit moet telkens in een loop over de gehele getijdencyclus plaatsvinden. Theoretisch kan dit worden herhaald totdat de over de tijdstappen gesommeerde energieopname een minimum (half dagwaarde) heeft bereikt.



10 Appendix IV Energy uptake computation

A: Compute prey distribution through a randomizer (for all 20 prey species)

```
' INITIALIZING *****
  RANDOMIZE TIMER
  aant = 180 ' maximum aantal vakjes      ! meant is: number of sections per side
  size = tijdruimte * tijdstap             ! area searched per time step (m²)
  side = SQR(size)                         ! length of side of searched area
  s = INT(aant * side)                     ! length of area
  DEFINT V                                 ! define integer matrix V
  DIM vak(aant, aant)                     ! is to contain the number of prey
                                          ! animals of species i

' aantal herhalingen van de simulatie *****
FOR keer = 1 TO maal                       ! "maal" is set to 3 in the program

' begin berekening voor de 20 prooi-soorten *****
  FOR p = 1 TO 20
    d = Nprooi(hoogte, p)                  ! density of prey p at height "hoogte"
    IF d = 0 THEN GOTO volgende            ! skip everything if d=0

    tot = d * s * s * Bprooi(hoogte, p) / 100
                                          ! Bprooi is availability of prey (in %,
                                          ! therefore division by 100).
                                          ! -> tot is number of prey per area s*s

    FOR i = 1 TO aant                      ! set all vak to zero (no prey present)
      FOR j = 1 TO aant
        vak(i, j) = 0
      NEXT j
    NEXT i

    FOR i = 1 TO tot                       ! divide all "tot" prey over the 180*180
      x = INT(RND * aant)                  ! possibilities vak
      y = INT(RND * aant)                  ! some vak may contain more
      vak(x, y) = vak(x, y) + 1            ! than one prey
    NEXT i

    FOR i = 1 TO 100                       ! set all prey "prooi" to zero
      prooi(i, p) = 0
    NEXT i

    FOR i = 1 TO 100                       ! assign 100*10 (out of 180*180)
      FOR j = 1 TO 10                      ! contents of "vak" to "prooi"
        prooi(i * j, p) = vak(i, j)       ! Note that some elements are
      NEXT j                               ! overwritten.
    NEXT i

  volgende:
    NEXT p                                ! repeat loop with next p-value.
```

In the program mentioned above, the prey animals are randomly distributed over 180*180 areas. The areas are chosen according to what a bird may search per time step. Thus, the animal searches one sub-area per time step, and will find prooi(vak-number,p) present, i.e. the number of prey p in sub-area "vak-number".

B: Next, the several possibilities of food uptake are checked.

```

FOR gang = 0 TO 19                                ! several checks
  jtot = 0                                          ! sum energetic uptake = 0
  ttot = 0                                          ! total handling time = 0
  ntot = 0                                          ! number of prey = 0

FOR stap = 1 TO 1000                                ! 1000 probings
  FOR prooi = 1 TO 20 - gang    ! de 20 verschillende prooien
    !-----
    ! For prooi = 1, it is check whether the area contains one. If so,
    ! then the bird may take it, and the possible energetic uptake is
    ! increased with Jprooi, the handling time is increased with
    ! Hprooi, the number of prey is increased by 1 and the number of prey ! per
    ! prey species is increased as well with 1
    ! Then the rest is skipped, en the second 'stap' (= subarea) is
    ! checked. After completion of all 1000 probings (=subareas)
    ! the result is stored.
    !-----
    IF prooi(stap, prooi) > 0 THEN    ! The language QBasic allows
                                      ! 'prooi' to be an integer and
                                      ! an array at the same time
      jtot = jtot + Jprooi(hoogte, prooi)
      ttot = ttot + Hprooi(hoogte, prooi)
      ntot = ntot + 1
      npik(gang + 1, prooi) = npik(gang + 1, prooi) + 1
      GOTO verder
    END IF
  NEXT prooi

verder: NEXT stap
  !-----
  ! Total energetic uptake ('opbrangst') is computed per unit time.
  ! The time needed
  ! is 1000* the time step, plus the handling time ttot.
  ! The number of pecks ('pikken') is handled the same way
  !-----
  opbrengst(keer, gang + 1) = jtot / (ttot + 1000 * tijdstap)
  pikken(keer, gang + 1) = ntot / (ttot + 1000 * tijdstap) * 60
  !-----
  ! Now, the next step is done by increasing 'gang' with 1.
  ! Then, not all 20 prey species are tested, but only the first (20-gang).
  ! This step is not understood by the reviewer. The last step is
  ! that only prooi 1 is considered.
  ! In case the algorithm was such that
  ! FOR prooi = gang to 20
  ! was searched, then it would have been more realistic: what if the first
  ! available prey was NOT taken? Etc.
  !-----
NEXT gang

```

C: Comment

The search algorithm implies that

- a- first all preys are considered, but each step only one prey is taken
- b- at the end only prey species nr 1 is considered. This may be a very abundant one, but also a very rare one. Suppose, species 1 is a very abundant one, then all or most of the searches tell us that species 1 is taken, and the other species are not 'reached' by the algorithm. The result is the same for all values of 'gang'. Suppose species 1 is

very rare (hardly present in a sub-area) then the last search will tell us that the potential energetic uptake is almost zero.

The randomization plus search computation is repeated a number of times (3 times in the present version), and the average of these three repetitions is stored and used in the SlikTijk-program.

Thus:

- There is NOT an optimisation in terms of: should the bird leave a prey and search for a better one, or should it take that prey.
- Note that the alternative loop (FOR prooi=gang to 20) would have been a better possibility. In the first loop of 'prooi' the search stops as soon as a prey is encountered. Removal of that prey from the search-loop implies that the effect of the next available prey species is studied, and so on.

D: suggestion for alternative random search

A better possibility would have been to compute for each position (the random distribution of prey is set according to the code as described above) what the change would be for a bird to find a certain prey, and thus, what the average seek time would have been for that particular prey == energy source. Including the handling time.

Thus, a better way seems to be the next procedure. A bird is somewhere (certain x,y). It searches the subarea for a prey species, and one can compute how much time is needed to find one specimen of this species, and what the energetic uptake would have been. This is done for all 20 possibilities, and that possibility with the highest energetic uptake rate is taken. For the chosen prey the number in that sub-area is reduced with 1. The time needed is the search time (may be less than 1 time step in case the prey taken is in the same subarea, with number above 1 (in that case a prey is found in $1/\text{number} \times \text{time step (seconds)}$), plus the handling time. After that, the bird searches for the next prey. May be the same prey species in the same subarea is taken, but it becomes less profitable since the density is reduced, and thus the search time has increased.

11 Appendix V Data needed for WebTics

Invoergegevens WEBTICS

Kees Rappoldt, EcoCurves
Bruno Ens, SOVON

14 maart 2006

De Wader Energy Balance and Tidal Cycle Simulator simuleert het foerageren van steltlopers gedurende een winterseizoen, het afnemen van het prooibestand door predatie, een zekere achtergrondsterfte en vermagering van de prooien tijdens de winter. Berekend wordt uiteindelijk de stress index, een getal tussen nul en één dat aangeeft hoe hard de vogels moeten werken om hun energiebehoefte te dekken. Die energiebehoefte is afhankelijk van de temperatuur en van de grootte van de vogels.

De berekeningen worden uitgevoerd voor een bepaald gebied of regio, bijvoorbeeld het Waddengebied of de Oosterschelde. Een gebied wordt verdeeld in deelgebieden waarvoor de eigenlijke simulaties worden gedaan. Bij ieder deelgebied horen vogels die zich vrij (en met verwaarloosde kosten) kunnen verplaatsen binnen dat deelgebied. De indeling van een gebied of regio in deelgebieden dient zoveel mogelijk te gebeuren uitgaande van het getijderitme van de vogels. Een samenhangend oppervlak aan wadplaten dat bezocht wordt door vogels die op bepaalde (en bekende) hoogwatervluchtplaatsen overtijen is het uitgangspunt.

Abiotische gegevens

De geografische breedte en lengte van een gebied worden gebruikt om te bepalen of het op een zeker moment dag is of nacht. In de nacht wordt er namelijk niet binnendijs op grasland gevoerd.

Van de weersgegevens van een standaard weerstation wordt alleen de dagelijkse minimum en maximum temperatuur gebruikt. Met behulp van deze minima en maxima kan het dagelijks temperatuurverloop voldoende goed geschat worden om de energiebehoefte te kunnen uitrekenen. Verder wordt de temperatuur nog gebruikt om een het effect van langdurige vorst op de beschikbaarheid van de prooien in rekening te brengen.

Voor de simulatie van een seizoen zijn historische waterstanden nodig zoals die door Rijkswaterstaat op basis van een 10 minuten interval worden geregistreerd. Aan ieder deelgebied wordt een getijdestation toegekend. Als er “gaten” zitten in de tijdseries, dan kan dat opgevangen worden door de hoog- en laagwatertijden en standen te schatten aan de hand van gegevens voor een naburig meetstation.

Ieder deelgebied wordt verdeeld in zogenaamde “spots”. Een spot is een deel van het gebied dat een bepaalde hoogte heeft en een bepaald oppervlak, en bij voorkeur ook een gemiddelde droogvalduur. Hoogte en gemiddelde droogvalduur worden verkregen door interpolatie tussen kaartgegevens voor verschillende jaren. De kaartgegevens staan als kolommen op een datafile die door WEBTICS wordt ingelezen. In het bijzonder als het aantal droogvallende spots klein is, is het van belang dat voor spots die vlak naast geulen liggen alleen het droogvallend oppervlak wordt opgegeven. Ook de gemiddelde droogvalduur heeft dan betrekking op alleen het droogvallende gedeelte van de spot. Aan de hand van de waterstand op ieder moment wordt bepaald of een spot op dat moment droog ligt of niet. Indien een gemiddelde droogvalduur bekend is kan (in plaats van de echte hoogte) een gecorrigeerde hoogte worden gebruikt die met de waterstanden van het gebruikte getijdestation precies de juiste gemiddelde droogvalduur oplevert.

Spots hebben verder een X en Y coördinaat op de kaart. Die zijn in de berekeningen niet persé nodig omdat verplaatsingskosten (nog) niet worden meegenomen. Illustratieve kaartjes van de verspreiding van voedsel en vogels zijn echter alleen te maken als ook coördinaten kunnen worden ingelezen. Het maakt daarbij niet uit of dat hoekpunten of centripunten zijn voor alle spots, als er maar een keuze wordt gemaakt.

Voedsel

Voor ieder deelgebied zijn voedselgegevens nodig, per spot en per prooi. Dat betekent dat de ruimtelijke resolutie waarmee deze gegevens bekend zijn in het algemeen bepalend is voor de grootte van de spots. De

voedselgegevens worden door het model gebruikt om de maximale voedselopname te berekenen die de vogels op die spot (en op een bepaald moment) kunnen realiseren. De mate van detail in de voedselgegevens kan verschillend zijn en de simulaties worden daar dan op aangepast. Voor de scholekster wordt gewerkt met zowel dichtheid als prooigewicht voor kokkels in verschillende jaarklassen. De dichtheden nemen in de loop van de winter af door predatie en “natuurlijke sterfte”, maar ook de individuele prooigewichten nemen af door vermagering tijdens de winter. Indien er in de wetenschappelijke literatuur aanknopingspunten te vinden zijn voor berekeningen op basis van bijvoorbeeld een voedseldichtheid in gram per eenheid oppervlak, dan kan er ook op basis van minder gedetailleerde gegevens gerekend worden.

Afhankelijk van de mate van detail wordt, zoals ook hierboven uiteengezet, een “**natuurlijke sterfte**” van de prooien in rekening gebracht in combinatie met **vermagering**. Voedselgegevens kunnen in allerlei eenheden worden ingelezen, maar wat er uiteindelijk toe doet is de energie-inhoud van de eetbare delen. Dat vereist nogal eens **ijklijnen om maten en gewichten in elkaar om te rekenen**.

Voor **visserij gegevens** geldt dat zowel gedetailleerde gegevens per spot als ook een totaal gevist tonnage gebruikt kunnen worden. In dat laatste geval wordt de visserij door het model gesimuleerd. Ook mengvormen zoals een totaal gevist tonnage en een relatieve visserij-inspanning per spot (“black-box data”) kunnen gehanteerd worden.

Vogels

Vanwege het effect dat de vogels hebben op hun voedsel en vanwege het effect van interferentie rekent WEBTICS voor ieder deelgebied met een aantal vogels. Tussen de **maandelijkse aantallen** wordt geïnterpoleerd. Ten behoeve van draagkrachtberekeningen kunnen simulaties worden gedaan met andere aantallen dan de historische.

De **energiebehoefte** van steltlopers is goed bekend en wordt, als de omgevingstemperatuur onder een bepaalde waarde komt, verhoogd met extra kosten voor thermoregulatie. Daarmee wordt in WEBTICS rekening gehouden, maar er wordt geen rekening gehouden met de invloed van wind en straling. Dat is ook uiterst moeilijk omdat die invloeden afhangen van zeer lokale omstandigheden, zoals de bewolgingsgraad en de mate van beschutting op 15 centimeter boven de grond. De energiebehoefte van scholeksters hangt enigszins af van hun eigen gewicht. Dat effect wordt in rekening gebracht met behulp van (in het veld) gemeten gewichtsverlopen gedurende de winter. Dit effect is echter relatief klein en lijkt niet essentieel.

Om de maximale voedselopname (de **functionele respons**) op een bepaald tijdsip uit te rekenen moet de functionele respons bekend zijn in een vorm die past bij de voedselgegevens. Naast de maximale voedselopname per vogel en per tijdseenheid wordt een **interferentie** effect in rekening gebracht: een lagere voedselopname naarmate de vogeldichtheid hoger is. Dit effect wordt niet in detail gemodelleerd. Er wordt dus geen gedrag gemodelleerd. Er wordt slechts een vermindering in rekening gebracht die afhangt van de vogeldichtheid op de betreffende spot.

Naast gegevens over het hoofdvoedsel kan in WEBTICS de bijdrage van **marginale voedselbronnen** worden meegenomen, zoals (voor scholeksters) het foerageren tijdens hoogwater op wormen in grasland. Dat wordt op eenvoudige wijze gedaan, zonder interferentie effect, slechts als een functionele respons die onder voorwaarden haalbaar is (geen vorst en alleen overdag).

EcoCurves

Kamperfoelieweg 17

9753 ER Haren (gn)

kees.rappoldt@EcoCurves.nl

12 Appendix VI Some questions answered by H. Baptist as developer of the foraging model

Questionnaire Common Redshank model SlikOft & SlikTijk Answers by H. Baptist

Introduction

The questions asked concern some technical aspects of the model, the reason to develop the model, and the reason why certain decisions have been taken.

The model was developed in the period 1994-1995, using optimal foraging theory in order to describe the low tide foraging distribution of waders. The Common Redshank was chosen as an example species.

Maximal 20 prey species or prey types could be distinguished. These prey animals were randomly distributed over the tidal flats, not evenly as was and still is common procedure in OFT-modelling.

Questions

What was the basic idea behind developing the model

1. Het model is een conceptueel model, tevens te beschouwen als een hypothese. Het uitgangspunt is dat er eerst een model moet zijn, een uitgewerkt idee, waardoor doelgericht gegevens kunnen worden verzameld om het model te voeden en daarmee de hypothese al of niet te bevestigen.
2. Het model is ontwikkeld om prognoses te kunnen geven over de verandering van draagkracht voor steltlopers van litoraal dat wordt beïnvloed door morfologische ontwikkelingen, visserij en verstoring.
3. Het model is modulair opgebouwd op zodanige wijze dat een module apart kan worden vervangen, verbeterd, gekalibreerd, etc. Dit simulatiemodel is gericht op zaken die we niet of onvoldoende kennen; het opvullen van hiaten. Als er wel kennis is, bijvoorbeeld over een functionele respons, benader je dit niet met de simulatie, maar met de werkelijke kennis.
4. Een basisidee achter de benaderingswijze is het probleem complex is door de vele mogelijk verbanden dat we te weinig weten over correlaties. Daarom is geen analytische benadering gekozen maar een benadering die is gebaseerd op vele herhalingen. Dan zal blijken of een factor een kleine of grote invloed heeft. Tevens wordt een idee verkregen over de variabiliteit.
5. In de Optimal Foraging Module is, naast een aantal (toen) bekende beïnvloedende factoren, het idee opgenomen dat vogels hun opname kunnen optimaliseren door, op zich eetbare prooien, te negeren en verder te zoeken naar prooien die meer opbrengen.
6. Tevens is een hypothese, diving genoemd, opgenomen dat het gedrag van benthos een belangrijke factor is in de detectie en dit gedurende een getijdencyclus verandert.
7. Het idee van het getijdenmodel is dat één vogel in een gebied foerageert. De vogel heeft dan ruimtelijk vrije keus te foerageren waar hij wil. In eerste instantie één dimensionaal (hoog-laag) met al ruimte voor een twee dimensionale benadering (clustering). Dit geeft als uitkomst dat er in een gebied of zone minimaal één vogel kan leven.
8. De laatste module is er op gericht meer vogels in een gebied te laten samenleven. Het idee is dat door toenemende dichtheid de intake-rate

- terugloopt. Er moet een curve ontstaan die de relatie beschrijft tussen de dichtheid en de intake-rate.
9. Ten tijde van de bouw van het model was "Groningen" incl Theunis, druk in de weer met metabolisme. Het idee was dat deze gegevens beschikbaar zouden komen. Dit basisonderzoek ging te ver voor waterstaatstoepassingen.
 10. De toepassingsmogelijkheden grijpen op verschillende punten aan:
 - a. Verstoring kan worden gesimuleerd door een zone vogelvrij te verklaren, waardoor de dichtheden elders toenemen met alle gevolgen van dien.
 - b. Voor morfologische factoren was een simpele mogelijkheid ingebouwd om de hoogteverdeling van een slik te beschrijven.
 - c. Visserij betekent een rechtstreekse afname van de aanwezigheid van benthos.
 11. Het probleem draagkracht kan door de modulaire opzet worden opgedeeld in overzichtelijke hapjes, waarvoor studenten kunnen worden aangetrokken op of opdrachten worden verleend.

What is your idea about the status of the model as it is (was)

Het model sec weg gooien (of spiekbrieff) en opnieuw beginnen. De ideeën zijn naar mijn mening goed, maar behoeven ook een heroverweging en aanpassing naar de huidige kennis.

What has to be done more to arrive at a fully operating model for foraging bird distributions

Zie verderop bij ontwikkeling van het model

The model uses a random prey distribution. Was there a particular reason to implement such a distribution? And what is or what was meant to be the benefit of this implementation?

De ruimtelijke verdeling van benthos is met opzet random gesteld. Dit geeft theoretisch binnen dit conceptmodel de zelfde uitkomst als een gelijkmatige verdeling, mits het vele malen wordt herhaald. Het zou dan beter zijn de uitkomst analytisch te berekenen.

Het idee achter deze opzet is, dat benthos noch random, noch gelijkmatig is verdeeld, maar een geclusterde verdeling vertoont.

De random verdeling en de hele opzet van herhalingen is opgezet om de verdeling te kunnen vervangen door geclusterde verdelingen. Ten tijde van het ontwikkelen van het model had ik hiervoor modules, waarin de aard en zwaarte van de clustering kon worden gevarieerd. Er was me toen geen methode bekend waarbij hetzelfde resultaat analytisch met onzekerheden kon worden berekend.

What suggestions (on prey distribution) do you have to improve the model and to represent reality better?

Ik denk dat het probleem van de prey distribution een key-factor is in het begrijpen van de vogels en de draagkracht. Daarbij spelen drie processen een hoofdrol.

1. De aanwezigheid van een prooi die zeer waarschijnlijk een geclusterde verdeling heeft.
2. De getijdenwerking waardoor wisselend een deel van de aanwezige prooien droog valt en tevens een wisselende oppervlakte voor vogels beschikbaar is; dus wisselende dichtheden.

3. Het gedrag van het benthos gedurende de droogvaltijd, waardoor een variërend beschikbaar zijn van aanwezige prooien. .

Een vraag is welke fout de aanname van een gelijkmatige of random verdeling veroorzaakt in verband met de niet-lineaire correlatie met de dichtheid van vogels. De praktijk voor de vogel is dat de verdeling van de beschikbare prooien gedurende een getijdencyclus op een andere wijze varieert dan uit een theoretische gelijkmatige of gradient verdeling zou volgen.

Bovendien verschilt zowel het gedrag van de vogel als van sommige benthos in licht en donker.

Je moet dus eerst een hypothetisch beeld hebben hoe met het probleem om te gaan. Dan moet je, met een hypothetisch model, bepalen welk aandeel de variatie in de diverse factoren spelen ten opzichte van het geheel. Pas dan kun je gericht veldmetingen doen.

The birds in the model choose between 20 prey species. From the model code it is not completely clear how the birds choose (what are the rules). Can you explain the idea behind the algorithm? See appendix IV for a specification of the question.

Het idee is dat de vogel slimmer is dan de onderzoeker en wel weet welke prooien hij moet negeren. Het idee is tevens dat de vogel moet exploreren en de grens niet nauwkeurig kan leggen. Dit is echter nog niet uitgewerkt.

De module is er op gericht dat uit vele herhalingen blijkt welke strategie het meest oplevert.

Voor zover ik kan reproduceren zijn steeds vele herhalingen geprogrammeerd. Per vakje wordt gezien welke prooien aanwezig zijn (vanwege (random) verdeling). Van elk van de prooien wordt de opbrengst bepaald. De aanname is dat de vogel de prooi met de hoogste opname per vak uiteindelijk kiest.

Ik weet niet meer precies reproduceren of en hoe de keus zit ingebakken om geen prooi te nemen om daarmee tijd = energie te besparen.

Ik denk dat ook hier een simulatie van grote getallen is gebruikt. Per prooi weet je wat de hantestijd en opbrengst is. Wanneer je de prooien met laagste opbrengst weglaat, kun je bepalen op de gesimuleerde opbrengst toeneemt of afneemt.

Slotopmerkingen Henk

Het model is toegepast op kokkel-etende Scholeksters op de Roggenplaat en bleek daar de afname door morfologische verandering goed te reproduceren.

Toegepast op Tureluurs bleek de voedselopname overdag redelijk gereproduceerd.

Bij een niet op echte gegevens maar op gevoel ingestelde versie bleek de Zilverplevier nachts meer op te nemen dan overdag.

Het model (hypothese) werkte alleen voor zichtjagers. Een vergelijkbare benadering voor tastjagers stond in de kinderschoenen.

Het model was niet bedoeld als resultaat maar als sturingsmiddel om gericht veldwerk te kunnen doen. Als gevolg van intern genomen RIKZ-besluiten is dit nimmer van de grond gekomen.