

A&W-rapport 330

**DE SAMENHANG TUSSEN
BODEMGESTELDHEID, DROOGLIGTIJD EN
FOERAGEERDICHTHEID VAN VOGELS BINNEN
DE INTERGETIJDENZONE**

A.M. Blomert



Projectnummer	Projectleider	Status
305ste.02	E. Wymenga	Eindrapport
Autorisatie	Naam	Datum
Goedgekeurd	E. Wymenga	12-3-2002

Blomert, A. M. 2002.

De samenhang tussen bodemgesteldheid, droogligtijd en foerageerdichtheid van vogels binnen de intergetijdenzone. A&W-rapport 330. Altenburg & Wymenga ecologisch onderzoek bv, Veenwouden.

Opdrachtgever
Rijksinstituut voor Kust en Zee
Postbus 8039
4330 EA, Middelburg
tel: 0118-672200

foto voorplaat
Zwarte ruiter, Benny Klazenga, Natuurfotografie, Katlijk

Uitvoerder
Altenburg & Wymenga ecologisch onderzoek bv
Postbus 32, 9269 ZR Veenwouden
Tel. (0511) 474764, Fax (0511) 472740
e-mail: info@altwym.nl

Dank aan de begeleiding vanuit het RIKZ door Joris Geurts van Kessel, Jaap Graveland en Peter Meiniger. De basis voor dit rapport, en de daarin opgenomen onderbouwing en denklijnen, is gelegd door Leo Zwarts. Zonder zijn doorwrochte kennis en hulp had dit rapport onmogelijk geschreven kunnen worden. Ook heeft hij al zijn gegevens beschikbaar gesteld.

INHOUD

SAMENVATTING	ii
1. INLEIDING	1
2. VOGELDICHTHEID	3
2.1. Geografische verspreiding	3
2.2. Vogeldichtheid bepaald met hoogwatertellingen	3
2.3. Vogeldichtheid bepaald met laagwatertellingen	5
2.4. Vogeldichtheid in homogene steekproefgebieden	7
3. DROOGLIGTIJD, SEDIMENTSAMENSTELLING EN VOEDSELAANBOD	9
3.1. Droogligtijd	9
3.2. Sedimentsamenstelling	10
3.3. Voedselaanbod	12
4. VOGELDICHTHEID, BODEMGESTELDHEID EN DROOGLIGTIJD	15
5. DISCUSSIE EN CONCLUSIES	21
6. AANBEVELINGEN	23
LITERATUUR	25
BIJLAGEN	
Appendix 1: Vogeldichtheden in de Waddenzee	
Appendix 2: Literatuurbronnen	

Samenvatting

Het rapport beschrijft het resultaat van een literatuuronderzoek naar de kwantitatieve relaties tussen het voorkomen van vogels binnen de getijdenzone en twee abiotische factoren: droogligtijd en bodemgesteldheid. Een uitvoerig literatuuroverzicht leverde slechts drie publicaties met bruikbare gegevens.

Binnen de intergetijdenzone is de vogeldichtheid laag in de zones die heel kort en heel lang droog liggen en maximaal in de zone die tijdens de laagwaterperiode gemiddeld 4 tot 6 uur droog ligt. Ook de relatie met de bodemgesteldheid is klokvormig: weinig vogels komen voor op zeer slikkig en zeer zandig substraat en de dichtheid is maximaal in de zone met gemengd substraat.

De verspreiding van de vogels kan worden verklaard met het feit dat het voorkomen van hun voedseldieren samenhangt met de droogligtijd en de bodemgesteldheid. Daarmee is echter de verspreiding niet geheel verklaard. Sommige vogelsoorten mijden zacht slik omdat ze daar niet kunnen lopen. Andere soorten zijn daarentegen gebonden aan zacht slik omdat ze alleen daar hun voedsel kunnen vergaren.

Er worden vijf voorstellen gedaan hoe het onderzoek het beste kan worden voortgezet:

- Ten eerste, analyseer de reeds verzamelde Waddenzee-gegevens in meer detail dan nu is gebeurd;
- Ten tweede, heranalyseer de relaties tussen laagwatervogeldichtheden, bodemgesteldheid en droogligtijd, gebruik makend van de gegevens bij elkaar gebracht door Van Kleunen (1999);
- Ten derde, gebruik de gemiddelde vogeldichtheid per lutumgehalte en droogligtijd, zoals bepaald voor de Waddenzee om op basis van de abiotische gegevens bijeen gebracht door van Kleunen (1999) de voorspelde vogeldichtheid te berekenen en die te vergelijken met de waargenomen dichtheid;
- Ten vierde, herhaal de laagwatertellingen uit 1990 voor de Westerschelde.

1. INLEIDING

Aanleiding en doel

In de Westerschelde worden drempels in de vaargeul regelmatig verwijderd. Ook in de toekomst zal de vaargeul worden verdiept en verruimd, waardoor het areaal aan intergetijdengebieden afneemt en tevens de samenstelling van het sediment van deze platen en slikken verandert. De vraag welk effect dit heeft op de vogelbevolking is alleen te beantwoorden wanneer bekend is of de dichtheid waarin de verschillende vogelsoorten hier foerageren, samenhangt met abiotische variabelen als hoogteligging (of droogligtijd) en bodemgesteldheid. Door deze relaties per vogelsoort te bepalen, kan een model worden ontwikkeld waarmee voorspeld kan worden hoe diverse vogelsoorten zullen toe- of afnemen onder invloed van morfologische veranderingen. Zo'n model is in principe niet alleen toepasbaar in de Westerschelde maar eveneens in de Oosterschelde en andere getijdengebieden.

Kluten en Wintertalingen foerageren alleen in slikkig intergetijdengebied en Drieteenstrandlopers alleen in zandige gebieden. Die voorkeur voor een specifiek habitat is min of meer bekend voor alle vogels die in de getijdenzone voorkomen (zie b.v. Cramp & Simmons 1983, Cramp 1985), maar zulke aanduidingen zijn te weinig gespecificeerd om een model te ontwikkelen. Om werkelijk voorspellingen te kunnen doen, zijn kwantitatieve relaties nodig. Dit betekent dat niet alleen de dichtheden van de vogels op het foerageergebied, maar tevens de hoogteligging (of droogligtijd) en de bodemgesteldheid bekend moeten zijn. Het RIKZ wil in het kader van het project Zeekennis dergelijke gegevens bijeenbrengen om te kunnen werken aan het ontwerpen van bovenbeschreven voorspellingsmodellen. Dit rapport geeft een overzicht van gepubliceerde en ongepubliceerde beschrijvingen van bovengenoemde relaties, maar ook enige ecologische achtergrondinformatie ter verklaring van deze relaties. Voorts worden voorstellen gedaan voor verder onderzoek in deze richting.

Leeswijzer

Hoofdstuk 2 beschrijft eerst in welke dichtheden steltlopers voorkomen. Dat is goed bekend omdat van veel intergetijdengebieden vogeltellingen beschikbaar zijn. Die meeste tellingen zijn echter verricht tijdens hoogwater en kunnen in slechts beperkte mate gebruikt worden om de relatie tussen vogeldichtheid en abiotische omstandigheden te onderzoeken. Daarvoor zijn tellingen op het voedselgebied nodig. Dit soort laagwatertellingen zijn in veel mindere mate beschikbaar. Bovendien betreft het vaak deelgebieden, waarbinnen verschillende habitat-typen voorkomen. Uiteindelijk bleek slechts één studie beschikbaar waar vogeldichtheid was gemeten in een aantal homogene proefvelden waar ook de hoogteligging en de sedimentsamenstelling was bepaald.

Hoofdstuk 3 laat zien waarom er, onafhankelijk van het voedsel, een samenhang te verwachten is tussen vogeldichtheid en droogligtijd en vogeldichtheid en bodemgesteldheid. In de laatste paragraaf wordt er op ingegaan hoe de verspreiding van de vogels binnen de intergetijdenzone samenhangt met het voorkomen van hun belangrijkste prooidieren.

Hoofdstuk 4 laat voor drie studies zien wat de relatie is tussen vogeldichtheid, droogligtijd en bodemgesteldheid. In hoofdstuk 5 vindt een discussie plaats als synthese

van de verzamelde gegevens en beschikbare literatuur. Het rapport wordt afgesloten met aanbevelingen voor verder onderzoek.

Veel voor het betoog belangrijke informatie wordt samengevat in Appendix 1 en 2. Appendix 1 geeft drie essentiële tabellen met gemiddelde vogeldichtheden, terwijl appendix 2 een aantal belangrijke tekstfragmenten bevat uit boeken en tijdschriften die zijn geselecteerd omdat ze in essentie betrekking hebben op het onderwerp van dit rapport. Bovendien bevat appendix 2 een aantal relevante grafieken en tabellen.

2. VOGELDICHTHEDEN

2.1. GEOGRAFISCHE SPREIDING

Als algemene introductie en kader gaan we hier kort in op de verspreiding van steltlopers langs de waddenkusten van de Oost-Atlantische trekroute. In totaal ligt er langs de Europese en Afrikaanse waddenkust zo'n 900.000 ha intergetijdengebied (van de Kam *et al.* 1999, blz. 12-13; zie appendix 2). Dankzij de internationale vogeltellingen weten we dat ca. 7 miljoen steltlopers van deze gebieden gebruik maken en daarnaast honderdduizenden aalscholvers, sterns, meeuwen, ganzen, eenden en flamingo's. Een deel van de laatst genoemde vogels foerageert ook beneden de laagwaterlijn in de geulen of boven de hoogwaterlijn in de kwelders en op aangrenzend cultuurland. Dat maakt het moeilijk om aan te geven in welke dichtheden deze soorten in het intergetijdengebied voedsel zoeken. Al met al kan geschat worden dat gemiddeld tien watervogels per ha aanwezig zijn, waarvan acht steltlopers. Dat is een gemiddelde waarde voor alle wadgebieden langs de gehele Oost-Atlantische kust, maar er is een grote variatie tussen de gebieden (Zwarts 1988a, Wolff 1991, Zwarts & Wanink 1993).

In de wintermaanden is de vogeldichtheid in de (sub)tropische intergetijdengebieden 10 tot 20 vogels per ha, tegen 1 tot 10 vogels per ha in de gematigde streken (tabel 2 in Zwarts 1988a; zie appendix 2). De grote variatie in de Europa is nauwelijks te verklaren met de breedtegraad. Veel belangrijker is de zeewatertemperatuur (zie Zwarts & Wanink 1993, hun Fig. 16; zie appendix 2). In gebieden waar de gemiddelde zeewatertemperatuur beneden de 4 °C blijft, neemt de vogeldichtheid significant lineair toe van 0.4 tot 5 vogels/ha binnen de range van 0.4 tot 4 °C. Tussen 4 °C en 8 °C is er geen verband en is de gemiddelde vogeldichtheid 5 vogels/ha. Voor de kust van ZW-Nederland is de gemiddelde zeewatertemperatuur 4 °C. Met een gemiddelde vogeldichtheid van 5 vogels/ha wijkt ZW-Nederland niet af van andere intergetijdengebieden in Groot-Brittannië met een vergelijkbare zeewatertemperatuur. De belangrijkste verklaring voor de relatie tussen zeewatertemperatuur en vogeldichtheden is het ontwijken van vorstvluchten (zie verder Zwarts & Wanink 1993, appendix 2).

2.2. VOGELDICHTHEID BEPAALD MET HOOGWATERTELLINGEN

De vergelijkingen die gemaakt zijn in de vorige paragraaf zijn gebaseerd op zgn. hoogwatertellingen, waarbij de aantallen vogels worden geschat wanneer ze geconcentreerd zijn op overtijingsplaatsen (hoogwatervluchtplaatsen). Om die tellingen om te zetten naar dichtheden, moet bekend zijn welke voedselgebieden worden gebruikt en welke oppervlakte ze beslaan. Hoewel vogeltellers hun gegevens vaak systematisch noteren per telgebied, is het niet mogelijk om op basis van dit soort gedetailleerde gegevens, op eenzelfde schaal de tellingen om te zetten in dichtheidsschattingen (Zwarts 1996). Vogels kunnen vanaf eenzelfde voedselgebied naar verschillende overtijings- of hoogwatervluchtplaatsen vliegen en ook andersom: vogels vanaf een voedselgebied kunnen op verschillende plekken overtijen. Die problemen zijn te ondervangen door overtijingsplaatsen voor grote gebieden samen te nemen of door een selectie te maken van min of meer geïsoleerde intergetijdengebieden.

Om de aantallen daarna om te kunnen zetten naar vogeldichtheid binnen de intergetijdenzone, moet de oppervlakte daarvan worden bepaald. Dit areaal varieert

binnen de maancyclus. Gebruikelijk is om het maximale oppervlak te nemen, zoals dat met springtij droogvalt. Aangezien deze zgn. spring-laagwaterlijn op zeekaarten, en ook op topografische kaarten, wordt gegeven, is voor heel veel intergetijdengebieden het oppervlak op een vergelijkbare manier te bepalen (e.g. Tye 1987).

Zeekaarten geven soms globale aanduidingen over het substraat als “sandy” of “muddy”. Veelal is ook op andere manier wel te achterhalen of een intergetijdengebied zandig of slikkig is. Benthos-onderzoekers geven in hun publicaties vaak beschrijvingen van de bodemgesteldheid. Bovendien hoeft je geen sedimentoloog te zijn om te kunnen voorspellen dat een bepaald gebied slikkig of zandig zal zijn. Getijdengebieden binnen riviermondingen zijn over het algemeen slikkig. Geëxponeerd gelegen, open wadgebieden zijn over het algemeen zandig.

Tye (1987) en Zwarts (1988a) vonden dat de vogeldichtheid langs de Oost-Atlantische kust in zandige getijdengebieden significant lager was dan in slikkige gebieden. Kwantitatieve gegevens over de bodemgesteldheid ontbraken echter, zodat deze vergelijking niet verder kon worden uitgewerkt.

De gegevens verzameld door Davidson *et al.* (1991) kunnen wel voor een nadere analyse worden gebruikt. De auteurs geven de oppervlakte van 155 Britse getijdengebieden (Davidson *et al.* 1991: blz. 398-401; zie appendix 2). De vogelaantallen in die estuaria worden al sinds decennia regelmatig geteld. Davidson *et al.* (1991) doen daarvan ook verslag, maar geven onvoldoende details om kwantitatieve relaties te kunnen destilleren. Ze geven wel een aantal interessante grafieken, waaruit blijkt dat weliswaar meer vogels vertoeven in grote gebieden, maar dat deze toename minder is dan evenredig. Met andere woorden, de dichtheid van de vogels is systematisch geringer in de grotere gebieden (Davidson *et al.* 1991: blz. 220-224; zie appendix 2). Hiervoor kunnen meerdere verklaringen worden gegeven. Zoals uit hun eigen classificaties blijkt (Davidson *et al.* 1991: blz. 74-75; zie appendix 2), komen slikkige platen vooral voor in kleinere estuaria en worden zandbanken meestal in de grote estuaria gevonden. De relatie tussen totaal oppervlak en vogelaantallen, zouden daarom apart moeten worden berekend voor gebieden met een vergelijkbare bodemgesteldheid.

Ens *et al.* (1993) kwamen een belangrijke stap verder. Deze auteurs gebruikten de integrale hoogwatertellingen in de Nederlandse Waddenzee voor de winters 1966-1984 om de gemiddelde vogelaantallen in 15 deelgebieden te berekenen. Het gemiddeld aantal steltlopers varieerde in die 15 deelgebieden tussen 10 000 en 50 000 vogels en was nauw gecorreleerd met het wadoppervlakte in die 15 deelgebieden (variërend tussen 2000 en 20 000 ha). Voor elk deelgebied werd berekend hoeveel ha van het getijdengebied kon worden gekarakteriseerd als zandig en slikkig, d.w.z. daar waar het lutumgehalte kleiner of groter was dan 5% (gebaseerd op de Glopper 1967 en Dijkema 1989). Daarnaast werd het oppervlak bepaald van hoog en laag wad, d.w.z. daar waar de gemiddelde droogligtijd meer of minder was dan 50% (gebaseerd op lodingskaarten). Er werd, naast de vier “wadtypen” - hoog-slikkig, laag-slikkig, hoog-zandig en laag-zandig - nog een vijfde habitat onderscheiden, namelijk mosselbank. Daarna werd voor acht steltlopersoorten over de 15 deelgebieden de correlatie berekend tussen vogelaantallen en het oppervlakte van de vijf wadtypen. Het aantal Scholeksters bleek vooral samen te hangen met het voorkomen van mosselbanken. Bonte Strandlopers kwamen het meeste voor in gebieden met uitgestrekte laaggelegen slik en Rosse Grutto's vooral op plaatsen waar veel laaggelegen zand was te vinden.

De analyse van Ens *et al.* (1993) laat zien dat met een set relatief eenvoudige, abiotische gegevens al redelijk goed het voorkomen van steltlopers is te kwantificeren. Het probleem in hun analyse blijft echter, dat ze per definitie niet in staat zijn om de

vogeldichtheden per afzonderlijk wadtype te bepalen (dus apart voor zand, slik e.d.). Binnen elk deelgebied komen de vijf wadtypen voor en omdat de analyse noodzakelijkerwijs gebaseerd is op de gesommeerde aantallen binnen een deelgebied, is het niet mogelijk om aan te geven hoe de vogels zich over die terreintypen zullen verdelen. De enige manier om die relatie met behulp van hoogwatertellingen te bepalen is een strenge selectie te maken voor gebieden die min of meer homogeen zijn. Dat lukt misschien wel wanneer het gaat om de bodemgesteldheid, maar het zal niet lukken voor de droogligtijd, omdat binnen elke intergetijdgebied hoge en lage platen voorkomen.

2.3. VOGELDICHTHEID BEPAALD MET LAAGWATERTELLINGEN

Wadvogels worden meestal met hoogwater geteld. Ze zijn dan geconcentreerd en grote aantallen vogels kunnen binnen enkele uren worden geteld. In feite gaat het niet om tellingen, maar om ruwe schattingen, waarbij soms aanzienlijke fouten worden gemaakt. De gemiddelde telfout bedraagt gemiddeld 37% en blijkt niet systematisch te zijn: vogeltellers zitten met hun schattingen even vaak te hoog als te laag (Rappoldt *et al.* 1985). Bovendien worden vogels bij dit soort tellingen, soms dubbel geteld, maar vaker worden groepen geheel gemist. Dit is in ieder geval de conclusie die getrokken kan worden wanneer hoog- en laagwatertellingen met elkaar worden vergeleken (Yates & Goss-Custard 1991).

Er is dus een alternatief voor hoogwatertellingen: de vogels kunnen ook met laagwater worden geteld wanneer ze verspreid zijn over het intergetijdgebied. In dat geval kunnen de vogels stuk voor stuk worden geteld, maar is het probleem dat de waarnemer zich moet verplaatsen over grote gebieden om voldoende vogels te kunnen tellen, bij voorkeur ook nog zonder hen te verstoren. In de praktijk blijkt het erg belangrijk te zijn om met laagwater telgebieden te selecteren die tijdens het veldwerk ook als zodanig te herkennen zijn, zodat de getelde aantallen ook zonder probleem kunnen worden omgezet in vogeldichtheden. Bovendien moet van die steekproefgebieden de hoogteligging en de bodemgesteldheid worden bepaald.

Achtereenvolgens worden vijf studies besproken. De relaties tussen vogeldichtheid, bodemsamenstelling en vogeldichtheid worden voor de eerste twee studies verder uitgewerkt in hoofdstuk 4.

(1) Ooster- en Westerschelde

Van Kleunen (1999) laat zien, dat de benadering van laagwatertellingen in principe ook toepasbaar is voor de Ooster- en Westerschelde. Hij analyseerde een integrale laagwatertelling die in januari en februari 1990 is uitgevoerd. In die periode werden de vogels in de Oosterschelde geteld in 235 telgebieden (samen 10205 ha) en in de Westerschelde in 117 deelgebieden (samen 7339 ha). De vogeldichtheden werden berekend en in verband gebracht met een groot aantal abiotische variabelen betrekking hebbend op het bodemreliëf (mega, micro, vlak, geul, pier, dam), bodem (slib, zand, mossel, kokkel), vochtigheid (plas, droog, lawa), begroeiing (zeesla, wieren, slijkgras), verstoring, droogvalduur en chloridegehalte. In de analyse van de uitgebreide dataset relateert van Kleunen (1999) de vogeldichtheid aan het al of niet voorkomen van juist genoemde gebiedseigenschappen, maar geeft voor de Westerschelde ook de relatie tussen vogeldichtheid en slibgehalte en vogeldichtheid en droogligtijd.

(2) Guinee-Bissau

Om een schatting te kunnen doen van de vogelaantallen die de winter doorbrengen in het waddengebied van Guinee-Bissau (156.832 ha) werden de vogels met laagwater geteld in honderden telgebieden, die samen 23% van dit totaaloppervlak besloegen (Zwarts 1988a).

Elk telgebied werd op de topografisch kaart nauwkeurig ingetekend. Om de gemiddelde bodemgesteldheid van elk telgebied te kwantificeren werd een subjectieve score gemaakt die mede gebaseerd was op de mate waarin een terrein te belopen was:

- 1 - grof zand
- 3 - fijn zand
- 5 – slikkig zand
- 7 – zacht slik
- 9 – nauwelijks beloopbaar slik.

Er werden 27 grondmonsters genomen om deze subjectieve scores om te kunnen zetten naar lutumgehalte en mediane korrelgrootte. De correlatie bleek uitstekend te zijn (Zwarts 1988a, zijn Fig. 2; zie appendix 2). Dit betekende dat er nauwelijks een meetfout werd geïntroduceerd bij de omzetting van de sediment score in lutumgehalte of mediane korrelgrootte voor alle telgebieden. Dankzij deze ijklijn is de vogeldichtheid in verband te brengen met de bodemgesteldheid.

(3) Wash

Yates *et al.* (1993) onderzochten in de Wash de relaties tussen vogeldichtheid, sediment, voedselaanbod en afstand van proefgebied ten opzichte van de laagwaterlijn. De vogeltellingen zijn niet erg kwantitatief. Zo werden de getelde vogels ingetekend en later opgesplitst in kwadranten; de dichtheden zijn vrij ruw berekend. De resultaten werden in een groot aantal correlatie-matrixen samengevat. Deze zijn niet erg bruikbaar voor dit rapport, mede omdat de basisgegevens in het rapport ontbraken. Het werk van Yates *et al.* (1993) maakt wel duidelijk dat de vogelverspreiding significant samenhangt met de bodemgesteldheid en de hoogteligging. De verspreiding van de kanoet hing even nauw samen met het slibgehalte als met de dichtheid van hun hoofdprooi, het nonnetje. De verspreiding van het nonnetje hing echter ook nauw samen met het slibgehalte, zodat het de vraag blijft of bodemgesteldheid nog iets toevoegt onafhankelijk van het voedselaanbod.

(4) Severn estuary

Een tweede Britse studie betreft werk verricht door Clark (1990) in the Severn Estuary. Hoewel gebaseerd op tellingen die op de drooggevalen slikken en platen zijn verricht, bevat het rapport geen cijfers over de vogeldichtheden en is daarmee niet bruikbaar voor de analyse in dit rapport. Op zich is dat jammer omdat in dezelfde studiegebieden uitvoerig onderzoek is gedaan naar het sediment (Ravensrodd 1989) en het voedselaanbod (Warwick *et al.* 1989).

(5) Oosterschelde

Tot slot het werk van Meire en zijn studenten in de Oosterschelde (o.a. Meire 1993). Ook hier werden systematische laagwatertellingen verricht en op verschillende permanente kwadranten de bodemfauna regelmatig bemonsterd. Voor dit rapport van belang zijn echter de aanvullende metingen aan hoogteligging en de bodemgesteldheid. Beide werden bepaald, maar in geen enkele publicatie werden daarvan de basis-gegevens vermeld. Dit betekent dat de gegevens van Meire nu niet kunnen worden gebruikt. In principe zijn ze echter wel bruikbaar, aannemende dat de basisgegevens te achterhalen zijn.

2.4. VOGELDICHTHEDEN IN HOMOGENE STEEKPROEFGEBIEDEN

Hoewel met de laagwatertellingen in Guinee-Bissau de relatie tussen vogeldichtheid en bodemgesteldheid gekwantificeerd kan worden, zijn er twee beperkingen te noemen. Ten eerste was de hoogteligging van de telgebieden onbekend en zou een deel van de variatie dus mogelijkverwijs verklaard kunnen worden met droogligtijd. Ten tweede werden de

telgebieden uitgezocht op basis van een route die gevaren of gelopen kon worden en werd steeds gezocht naar bakens (rotsen, mangroven, geulen) die zowel in het veld als op de topografische kaarten te vinden waren. Binnen zo'n gebied werd de vogels geteld en daarna een gemiddelde sedimentscore bepaald. Het lukte niet altijd om, wat het sediment betreft, met volledig homogene steekproefgebieden te werken. Ook Van Kleunen (1999) liep tegen dit probleem aan bij de analyse van de laagwatertellingen die in het Deltagebied waren uitgevoerd.

In het oostelijk deel van de Waddenzee werden tussen 1976 en 1986 een serie metingen verricht in proefveldjes die wel homogeen waren. De keuze werd gemaakt om de gegevens te verzamelen in veldjes van slechts 1000 m². De hoogteligging werd met een theodoliet in de vier hoekpunten bepaald. Het hoogteverschil bedroeg meestal niet meer dan 1 of 2 cm. Daarnaast werden in elk veldje meer dan eens grondmonsters genomen om de bodemgesteldheid te bepalen. In een aantal gevallen werd de bodemgesteldheid bepaald in verschillende sectoren binnen het proefveldje. De verschillen waren zeer klein. Dat was ook te verwachten omdat wanneer de bodemgesteldheid van de proefveldjes onderling werd vergeleken, er over het algemeen kleine verschillen waren tussen aangrenzende veldjes. Met andere woorden de gekozen proefveldjes waren homogeen wat betreft hoogteligging en bodemgesteldheid.

Binnen de veldjes werden de vogels elk half uur geteld vanaf het moment van droogvallen tot het moment van onderstromen. Om de vogels ongestoord te kunnen tellen werden torens gebouwd van waaruit de waarnemers vanaf een hoogte van 6 meter de vogels ongestoord konden tellen en waarnemen. Vanuit een toren konden de vogels in 70 tot 120 veldjes worden geteld. Per twee weken werden de tellingen gedurende een tot vier laagwaterperiodes uitgevoerd. Vrijwel alle tellingen werden uitgevoerd in de periode juni – november.

Het voedselaanbod in de veldjes werd gemeten door de bodemfauna intensief te bemonsteren, waarbij alle individuele bodemdieren werden gedetermineerd, gemeten en gewogen. De bemonsteringen werden maandelijks uitgevoerd en in een aantal onderzoeksgebieden gedurende een aantal jaren het hele jaar rond.

Daarnaast werden dezelfde gegevens verzameld voor 53 telgebieden die samen een oppervlak besloegen van 400 ha. Deze tellingen werden vanaf de dijk uitgevoerd rond het moment van laagwater. Gedurende de gehele waarnemingsperiode werd deze telling twee maal per maand verricht, gedurende alle maanden van het jaar.

De resultaten zijn op verschillende wijze gebruikt (o.a. Zwarts 1988b, Zwarts 1997). Ten behoeve van het onderzoek naar het effect van bodemdaling op de wadvogels (Brinkman & Ens 1998, Ens & Brinkman 1998) werden de gemiddelde vogeldichtheden van de veldjes per jaar berekend. Daarbij werd een selectie gemaakt voor de tellingen die verricht zijn in de periode 1 juli – 15 september. Bovendien werden alleen de tellingen gebruikt die werden verricht tussen 2 uur voor tot 2 uur na het moment van laagwater. Bij deze analyse werden ook betrokken de laagwatertellingen die Cor Smit had verricht in de Mokbaai en zes proefveldjes waar het toenmalige IBN elders in de Waddenzee metingen had uitgevoerd.

Ten behoeve van dit rapport werden de gegevens opnieuw bewerkt. Een heranalyse leerde dat bij een aantal tellingen voor een paar soorten niet-getelde vogels als 99.999 waren ingevoerd en daarna bij de verrichte analyse niet - zoals bedoeld - als “missing values” waren verwerkt. De ruwe bestanden zijn daarom opnieuw aangemaakt.

In de IBN-rapporten (Brinkman & Ens 1998, Ens & Brinkman 1998) werd gekozen voor de mediane korrelgrootte als maat voor de bodemgesteldheid. Daarmee wordt echter een meetfout geïntroduceerd. Voor alle veldjes was het lutumgehalte bepaald en voor slechts een aantal de mediane korrelgrootte. Hoewel mediane korrelgrootte en lutumgehalte nauw zijn gecorreleerd, is dat verband niet algemeen geldig en moest per onderzoeksgebied een andere relatie worden aangehouden (Zwarts 1988b: zijn Fig. 3.14 op blz. 36; zie appendix 2). Het ligt daarom meer voor de hand het lutumgehalte als maat voor de bodemgesteldheid te gebruiken. Bovendien werden bijna alle metingen verricht in fijnzandige gebieden, waar het lutumgehalte waarschijnlijk een betere maat is voor de bodemgesteldheid dan het mediane korrelgrootte van alle bodemdeeltjes groter dan 16 μ m.

Appendix 1 geeft een overzicht van de relaties tussen de dichtheid van de vogels met laagwater, de bodemgesteldheid en de droogligtijd. Een verdere bespreking wordt gegeven in hoofdstuk 4.

3. DROOGLIGTIJD, SEDIMENT-SAMENSTELLING EN VOEDSELAANBOD

3.1. DROOGLIGTIJD

Wanneer vogeldichtheid in verband wordt gebracht met droogligtijd, moet altijd duidelijk worden aangegeven op welke wijze de vogeldichtheid is bepaald. Twee mogelijke bepalingen van de dichtheid zijn:

- de vogeldichtheid wordt gebaseerd op tellingen die zijn verricht op het moment van laagwater, de laagwaterdichtheden.
- de vogeldichtheid wordt bepaald op basis van systematisch verrichte tellingen gedurende de gehele getijdencyclus of de gehele laagwaterperiode. In het laatste geval, kunnen de tellingen bij voorbeeld elke 30 of 60 minuten worden uitgevoerd vanaf het moment dat de intergetijdenzone begint droog te vallen en de eerste vogels verschijnen tot het moment van onderstromen en alle vogels naar de hoogwatervluchtplaats zijn vertrokken. Op basis van deze tellingen, kan het gemiddeld aantal “vogel-uren” per laagwaterperiode worden berekend en daarmee ook de predatiedruk.

De hoogteligging kan nauwkeurig worden bepaald met landmeetapparaat, maar wanneer een globale aanduiding voldoende is, is het mogelijk deze af te lezen vanaf zeekaarten. “Hoogteligging” is geen relevante ecologische maat. De hoogteligging kan echter worden omgezet in gemiddelde droogligtijd op basis van de gemiddelde getijdenkromme, die de relatie geeft tussen de waterhoogte en de tijd ten opzichte van hoog- en laagwater. De getijdenkromme verschilt per gebied (zie www.getij.nl). Voor het oostelijke deel van de Nederlandse Waddenzee, kon de gemiddelde droogligtijd (in minuten per getijdencyclus) met een derdegraads polynoom exact worden beschreven aan de hand van de hoogte (cm t.o.v. NAP) :

$$\text{Droogligtijd (min)} = 342.66 + 2.252\text{cm} + 0.00681\text{cm}^2 + 0.0000479\text{cm}^3$$

Omdat de gemiddelde getijdencyclus 12 uur 25 minuten duurt, kan de droogligtijd als % worden uitgedrukt door de uitkomst van deze formule te delen door 625/100.

Van Kleunen (1999) verwijst naar interne rapporten van Mulder (1996) en Verschoore de la Houssaye (1998) waar de relatie tussen hoogteligging en droogligtijd wordt uitgewerkt voor het Deltagebied.

Indien de vogels die op de intergetijdenzone foerageren zich gelijkelijk over het gebied zouden verspreiden, bestaat er per definitie voor de verschillende deelgebieden geen enkele relatie tussen de droogligtijd en de dichtheid waarin de vogels foerageren tijdens laagwater. Wanneer echter de vogeldichtheid wordt berekend over de gehele droogligperiode, zal bij een uniforme vogelverspreiding, de berekende dichtheid altijd samenhangen met de droogligtijd. Immers: wanneer de vogels op een hoog en laag gelegen gebied respectievelijk 10 en 2 uur kunnen foerageren, is de verwachting dat de over de gehele getijdencyclus berekende, gemiddelde vogeldichtheid al of niet uitgedrukt in termen van vogel-uren of predatiedruk, in de hoge zone vijf maal hoger zal zijn dan in de lage zone.

Wat is nu de beste maat voor vogeldichtheid? Op basis van laagwatertellingen wordt de betekenis van de hoge zone systematisch onderschat, omdat de vogels hier tijdens afgaand water al kunnen voedsel zoeken terwijl de lage zone nog overspoeld is en de vogels ook met opkomend water nog enige tijd terecht kunnen op de hoge zone. Zeker wanneer het de bedoeling is de totale predatiedruk te berekenen, of de betekenis van diverse platen en slikken als voedselgebied te vergelijken, is het dus altijd beter om de vogeldichtheid te bepalen door tellingen te doen tijdens zowel afgaand water, laagwater en opkomend water. Dat kost dus wel veel tijd. De laagwaterdichtheid kan worden bepaald met slechts één telling gedurende een getijdencyclus, maar de predatiedruk zal altijd gebaseerd moeten zijn op een serie tellingen gedurende een periode van 6 tot 10 uur. Als men toch de predatiedruk wil meten en de mogelijkheden voor dergelijke frequente tellingen beperkt zijn, dan kan de predatiedruk geschat worden. Dit kan door voor verschillende deelgebieden (als steekproef) de relatie vast te stellen tussen 1) de vogeldichtheid tijdens laagwater en 2) de dichtheid berekend over de gehele getijdencyclus en vervolgens 3) die relatie te gebruiken om andere laagwaterdichtheden om te rekenen naar dichtheden geldend voor de gehele droogligperiode.

3.2. SEDIMENTSAMENSTELLING

De sedimentsamenstelling van het littoraal heeft op verschillende manieren effect op fysieke omstandigheden waarin de vogels voedsel zoeken. De sedimentsamenstelling wordt normaliter beschreven aan de hand van de cumulatief uitgezette slib- en zandfracties. Dat maakt het echter lastig om monsters met elkaar te vergelijken. Vandaar dat vaak als maat de mediane korrelgrootte wordt genomen, en/of de fractie met fijn materiaal (lutumgehalte: % < 2 μ , slibfractie: % < 16 μ).

Lutum- en slibgehalte hangen zeer nauw samen: lutum is 65,63% t.o.v. slib (Veenstra 1969, Zwarts 1988b: blz. 31; appendix 2) en zijn dus onderling uitwisselbaar. Lutum- en slibgehalte zijn ook nauw gecorreleerd met de mediane korrelgrootte van de zandfracties. In de Waddenzee bleken die relaties echter pleksgewijs te verschillen (Zwarts 1988b: blz. 36; zie appendix 2). De voor de Nederlandse Waddenzee berekende gemiddelde relatie tussen mediane korrelgrootte (bepaald voor de fractie > 16 μ) en het lutumgehalte is gegeven in van de Kam *et al.* 1999, blz. 18: hun Figuur 1.5a; zie appendix 2).

Er zijn allerlei andere parameters die (nauw) samenhangen met het lutumgehalte: kalkgehalte, gehalte aan organisch materiaal (van de Kam *et al.*, blz. 18; hun Fig. 1.5b; zie appendix 2), watergehalte (van de Kam *et al.*, blz. 18; hun Fig. 1.5c; zie appendix 2), de mate waarin de bodem bedekt is met waterplasjes (van de Kam *et al.*, blz. 18; hun Fig. 1.5d; zie appendix 2), de ribbeligheid van de bodem (van de Kam *et al.*, blz. 18; hun Fig. 1.5e; zie appendix 2), en de dikte van de zuurstofrijke laag onder het oppervlak (van de Kam *et al.*, blz. 18; hun Fig. 1.5f; zie appendix 2). Wanneer er een relatie wordt gevonden tussen vogeldichtheid en lutumgehalte, is het heel goed mogelijk, dat het voorkomen in werkelijkheid samenhangt met de aanwezigheid van plasjes, bijvoorbeeld in het geval dat een vogelsoort visjes en garnalen uit ondiep water oppikt.

Plasjes

Een in ieder geval belangrijke, met lutumgehalte nauw samenhangende, variabele is het watergehalte van de bodem. Wanneer met laagwater een monster wordt genomen van een zandbodem, zal dit voor 20% uit water bestaan en voor 80% uit sediment. Bij een slikmonster is dat 70% water en 30% sediment. Dat heeft velerlei consequenties. Slik is meer vloeibaar is dan zand. Daardoor ontstaan er door golfwerking wel ribbels op een zandplaat, maar niet op het meer fluïde slik. Door de zandribbels komen op een zandplaat ondiepe waterplasjes voor tussen de ribbels, die meestal ontbreken op een echte slikplaat.

Voor een verdere beschrijving van deze abiotische omstandigheden zie van de Kam *et al.* 1999 (blz. 17-19; zie appendix 2).

Beloopbaarheid

Slik is veel moeilijker te belopen dan zand. Dat geldt voor mensen, maar ook voor vogels, hoewel niet voor alle soorten. Sommige vogelsoorten, zoals wintertaling en bergeend, zwemmen door het zachte slik. Steltlopers daarentegen moeten lopen en het vermogen om zich op zacht slik te verplaatsen, blijkt per soort te verschillen. Swennen (pers. med.) liet een juist door hem gevangen drieteenstrandloper los aan de rand van een slikplaat met een heel hoog lutumgehalte. De vogel landde, zakte tot zijn buik weg en wist met moeite los te komen. Deze waarneming laat zien een vogelsoort die altijd op zandig substraat foerageert, op zacht slik niet uit de voeten kan. Om te onderzoeken of vogels die altijd op stevige bodem lopen, andere voeten hebben dan vogels die op weke bodems foerageren, heeft reeds lang geleden Kirchner (1963) voor 8 steltlopersoorten het gewicht bepaald en de lengte van de middenteen en daarvan de ratio bepaald als maat voor aanpassing aan een weke ondergrond. In onderstaande tabel zijn de vogelsoorten gerangschikt naar de ratio "middenteen:gewicht":

Soort	Middenteen (cm)	Gewicht (g)	m : g
Oeverloper	2,4-2,5	45-60	1 : 18.25
Bosruiter	2,9-3,0	61,5	1 : 21.2
Witgat	2,9-3,1	80	1 : 26.7
Poelruiter	3,0	77,8	1 : 26
Tureluur	3,3	130	1 : 39.5
Zwarte ruiter	3,6-3,9	135-137	1 : 37.2 à 41
Groenpootruiter	3,7	136	1 : 37
Kemphaan	2,7-3,6	120-200	1 : 46 à 55

Kirchner becijferde dat de voetdruk bij de bosruiter $2.65 - 3.49 \text{ g/cm}^2$ bedraagt, tegen 6.3 g/m^2 bij de groenpootruiter. Zoals elke vogelaar weet, loopt de oeverloper meestal op slikrandjes en de groenpoot vaker in slenken in open gebieden, dus meestal met een meer zandige bodem. Ook het bovenstaande lijstje is veelzeggend: kemphanen foerageren vrijwel altijd op stevige, veelal grazige bodems, en de vier bovenste soorten in modderpoelen.

Duiven & Swennen (ongepubl.) hebben de voetdruk gemeten door van zoveel mogelijk steltlopers het gewicht te bepalen en het voetoppervlak. Voor een bespreking van die gegevens: zie Van de Kam *et al.* 1999 (blz. 84; zie appendix 2). Zoals te verwachten heeft een karakteristieke slikvogels als de kluut meer zwemvliezen dan vogels die altijd op stevige bodems lopen als drieteenstrandloper en goudplevier. De conclusie is duidelijk: karakteristieke slikvogels kunnen wel op zand lopen, maar vogels van grazige en zandige terreinen zullen slik mijden.

Voedsel filteren uit slib (maar niet uit zand)

De met lutumgehalte samenhangende weekheid van de bodem beperkt op nog een andere manier de foerageermogelijkheden van de vogels. Wintertalingen en Bergeenden filteren hun voedsel uit de bodemlaag van het substraat. In droog zand lukt dat niet, maar in slib met een hoog watergehalte gaat dat wel. Kluten slaan hun snavel door de bovenlaag van het substraat om oppervlak levende bodemdieren te vinden. De weerstand die ze daarbij ondervinden is gemeten en bleek, zoals te verwachten was, nauw gerelateerd met het lutumgehalte (Tjallingii 1969). Kluten beperken zich daarom tot de meest slijkgige gebieden. In een aantal typische klutengebieden, komen ook veel Grutto's voor. De Grutto is een soort die in getijdengebieden uitsluitend en alleen in zacht slik voorkomt (Taag in Portugal, Merja Zerga in Marokko, zachte mangrovenslikken in Guinee-Conakry). De Grutto foerageert op diep liggende prooien. De snavel is echter teer en de soort is daardoor gebonden aan zeer zachte bodems. Kluut en Grutto zijn karakteristieke

slikvogels die zand mijden omdat ze daar niet of minder goed kunnen foerageren. Dat is ook de conclusie van Quammen (1982) voor een aantal Amerikaanse steltlopers die hij liet foerageren op substraat dat hij in een experiment zandiger had gemaakt.

Prooien openhakken op zand (maar niet op slik)

Er zijn ook steltlopers die slik mijden. Scholeksters die op schelpdieren foerageren, hakken de schelp kapot of proberen hun snavel tussen de twee schelpdelen te wrikken. Wanneer ze dat doen op een weke ondergrond, kost het extra energie om de schelp kapot te krijgen of verdwijnt de schelp zelfs in de grond. “Hakkende” Scholeksters foerageren daarom zelden in slikgebieden, terwijl “hakken” op zandig substraat de gebruikelijke foerageermethode is. In slikkige gebieden zullen Scholeksters de schelpdieren vaker proberen open te snijden, maar om dat proces enigszins te vergemakkelijken, loopt de vogel veelal met zijn prooi naar een plek waar al een open schelp ligt, waardoor de ondergrond iets steviger wordt.

Prooien beter te vinden in nat zand

De Kanoetstrandloper is een tweede voorbeeld van een steltlopersoort voor wie het eenvoudiger is om te foerageren op zand dan op slik. Kanoetstrandlopers steken hun snavel in de grond om de voor hen onzichtbare, ingegraven prooidieren te lokaliseren. Kanoeten zijn daarbij in staat om prooien op te sporen die zich op enige afstand van de snavel bevinden, maar dat geldt alleen in nat substraat. In droog zand werkt dit mechanisme niet (Piersma *et al.* 1995, Piersma *et al.* 1998; zie ook samenvatting in Van de Kam *et al.* 1999, blz. 86; zie appendix 2). Om dezelfde reden heeft de soort het moeilijk in zacht slik en drijfzand. De bodem is dan te vloeibaar om prooien via subtiele weerstandverschillen te kunnen vinden. Daarom zal een Kanoet bij eenzelfde voedselaanbod meer succes hebben op zandig slik of slikkig zand. Kanoetstrandlopers mijden inderdaad erg slikkige platen, ook al komt hun voorkeursvoedsel daar massaal voor (Zwarts *et al.* 1992).

3.3. VOEDSELAANBOD

Vogels verspreiden zich over de getijdenzone om te foerageren. Zoals in tientallen studies aangetoond (uitvoerig besproken in hoofdstuk 3 van Van de Kam *et al.* 1999), concentreren de vogels zich waar hun foerageersucces maximaal is. Het foerageersucces hangt op zijn beurt af van de dichtheid waarin de prooien voorkomen, beter gezegd: de dichtheid waarin de prooien die lonend zijn ook daadwerkelijk voor de vogels beschikbaar zijn. De vorige twee paragrafen laten zien dat de mate waarin prooien lonend en beschikbaar zijn, sterk afhangt van bodemgesteldheid en hoogteligging. Dat laat onverlet dat het voorkomen van het voedsel een dominante variabele blijft die de verspreiding van de vogels bepaalt: waar geen voedsel is, zijn ook geen vogels.

Relatie voedsel en droogligtijd

Om het belang van de droogligtijd aan te geven, werd in paragraaf 3.1 uitgegaan van een denkbeeldige voorbeeld waarbij de vogels langs de gehele hoog-laag-gradiënt in een gelijke dichtheid voor zouden komen. Er is echter geen enkele reden om te verwachten dat vogels zich gelijkelijk zullen verdelen over de hoge en lage zone. De verspreiding van de prooi-soorten hangt nauw samen met de droogligtijd, omdat sommige bodemdieren alleen kunnen voedsel zoeken wanneer ze onder water zijn (kokkel, mossel), terwijl andere soorten vooral voedsel zoeken wanneer de getijdenzone droog ligt (slijkgarnaal, slijkschelp). Van de Kam *et al.* (1999, hun figuur 1.7 op blz. 23; zie appendix 2) laat zien dat in de Waddenzee de biomassa van de bodemdieren gering is nabij de laagwaterlijn en ook laag is nabij de hoogwaterlijn. De maximale waarde wordt bereikt bij een droogligtijd van ca. 4 uur, ruim onder het gemiddeld zeeniveau. Het ligt dus voor de hand

dat er ook een verband is tussen het voorkomen van vogels en de droogligtijd. Dat verband wordt verder uitgezocht in hoofdstuk 4.

Relatie voedsel en bodemgesteldheid

Figuur 1.6 in van de Kam *et al.* 1999 (blz. 21; zie appendix 2) geeft de relatie tussen biomassa van de bodemdieren en de bodemgesteldheid. Wadslakjes prefereren een slijkgige bodem, evenals slijkschelpen. Daarentegen komen de meeste wadpieren en kokkels voor in gebieden met een laag lutumgehalte. Op echt lutumarm substraat neemt de biomassa af (zie ook Beukema 1976, Beukema 1979, Dankers & Beukema 1984).

Prooikeuze

Op basis van wat bekend is van de prooikeuze is niet te verwachten dat vogels slechts een klein deel van de getijdenzone zullen benutten. Scholeksters eten bijvoorbeeld weliswaar veel kokkels, maar daarnaast worden andere schelpdieren (mossel, nonnetje, strandgaper en slijkschelp) gegeten, en ook wadpieren en zeeduizendpoten. Gegeven de verspreiding van deze bodemdieren, zoals zojuist besproken (van de Kam *et al.* 1999, blz. 21 en 23; zie appendix 2), zullen scholeksters vrijwel overal in de getijdenzone verwacht kunnen worden, hoewel voorspeld kan worden dat de dichtheden lager zullen zijn op de meest zandige en meest slijkgige bodems en de soort ook minder voor zal komen nabij de laag- en hoogwaterlijn.

De verspreiding van een predator hangt niet alleen samen met de biomassa van de prooi-soort, maar ook met de prooigrootte. Scholeksters bijvoorbeeld zoeken vrijwel altijd naar de grootste exemplaren van hun prooi-soorten. De groeisnelheid van kokkels en mossels hangt nauw samen met de duur van de onderdompelingsperiode. Kokkels en mossels van eenzelfde jaarklasse hoog in de getijdenzone zijn daarom altijd kleiner dan laag in de getijdenzone. Om die reden zullen Scholeksters vrijwel altijd te vinden zijn in de laaggelegen zone, ook wanneer daar de totale biomassa van een prooi-soort minder is.

Prooibeschikbaarheid en droogligtijd

De meeste vogels die voedsel zoeken binnen de getijdenzone eten bodemdieren. Slechts een (klein) deel van die bodemdieren is beschikbaar. De meeste prooien zijn nog te klein, of soms te groot, hebben zich onzichtbaar gemaakt, leven te diep ingegraven en weten te ontsnappen door snel te vluchten. De bereikbare prooifractione varieert zowel in de loop van de tijd als ruimtelijk. Die variatie hangt voor een groot deel samen met de droogligtijd en de bodemgesteldheid.

Kokkels en mossels hebben hun kleppen open staan wanneer ze voedsel uit het water filteren, maar wanneer ze droog liggen houden ze de twee kleppen stevig tegen elkaar. Scholeksters kunnen deze prooien daarom veel makkelijker bemachtigen helemaal aan het begin van de laagwaterperiode, wanneer er nog wat water staat. Om dezelfde reden volgen veel Scholeksters met afgaand water de waterlijn en komen de meeste vogels terecht in de laaggelegen zone. Een zelfde soort getijdeneffect speelt bij Tureluurs die foerageren op slijkgarnalen. Tijdens afgaand water zijn deze prooidieren zelf actief aan het oppervlak, maar in de loop van de droogligperiode, gaan ze terug naar hun hol en dekken zich af met een propje sediment. Voor Tureluurs zijn ze dan niet interessant meer omdat het te veel tijd kost om ze op te zoeken. Tureluurs die slijkgarnalen eten, verhuizen daarom in de loop van de getijdencyclus van de hoog naar laag gelegen zone (van de Kam *et al.* 1999: hun Fig. 4.17 op blz. 181 en toelichtende tekst op blz. 182 en 183; zie appendix 2). Een met Tureluur vergelijkbaar gedrag vertoont de Kanoetstrandloper. Ook Kanoeten verlaten de hoog gelegen zone in de loop van de laagwaterperiode. De verklaring hier is dat de vogels in nat substraat makkelijker hun prooien kunnen lokaliseren dan in droog substraat (van de Kam *et al.* 1999: blz. 84; zie appendix 2).

Prooibeschikbaarheid en bodemgesteldheid

Behalve hoogteligging heeft ook de bodemgesteldheid effect op de mate waarin prooien beschikbaar zijn. Bodemdieren leven in zandig substraat over het algemeen dieper ingegraven dan in het slik (Esselink & Zwarts 1989, Zwarts & Wanink 1993). Daarentegen komen zeeduidzendenpoten in een slikkige bodem vaker aan het oppervlak dan in het zand, waardoor ze in het slik eenvoudiger zijn te bemachtigen dan in het zand (Esselink & Zwarts 1989, Zwarts & Esselink 1989).

Conclusie

De mate waarin prooien bereikbaar zijn voor steltlopers, varieert sterk en blijkt bij elk onderzoek een hele belangrijke rol te spelen bij de beslissingen die de vogel moet nemen waar te foerageren en welke prooien wel of niet te pakken. Zoals de gegeven voorbeelden laten zien, is prooibeschikbaarheid gerelateerd aan hoogteligging en bodemgesteldheid. In beginsel kan geprobeerd worden om al die relaties in een model te stoppen. Dat zal echter niet eenvoudig zijn, omdat die relaties per vogelsoort en prooi-soort verschillend zijn. Het is ook niet nodig. Uiteindelijk willen we kunnen voorspellen of de vogeldichtheid gerelateerd is aan bodemgesteldheid en droogligtijd. Dit hoofdstuk heeft veel argumenten en feiten genoemd waarom die relatie verwacht mag worden.

Kokkels bereiken de hoogste biomassa in lutumarm sediment, dat gelegen is beneden het gemiddeld zeeniveau. Dus is te verwachten dat de meeste scholeksters voor zullen komen op laag gelegen lutumarme gronden. Het menu van bergeenden bestaat vaak geheel uit wadslakjes. Wadslakjes komen voor op slikkige, hooggelegen zone, dus ligt het voor de hand dat ook daar de meeste bergeenden voor zullen komen. De zaak kan echter ook worden omgedraaid. Het is waarschijnlijk niet zo dat bergeenden een voorkeur hebben voor wadslakjes en daarom foerageren op hoog en slikkig sediment. Bergeenden zijn door hun filterende wijze van voedsel zoeken, gebonden aan een situatie waarbij prooien uit het substraat kunnen worden gevestigd en daardoor is het wadslakje een van de weinige prooidieren die bergeenden binnen de getijdenzone ter beschikking staat.

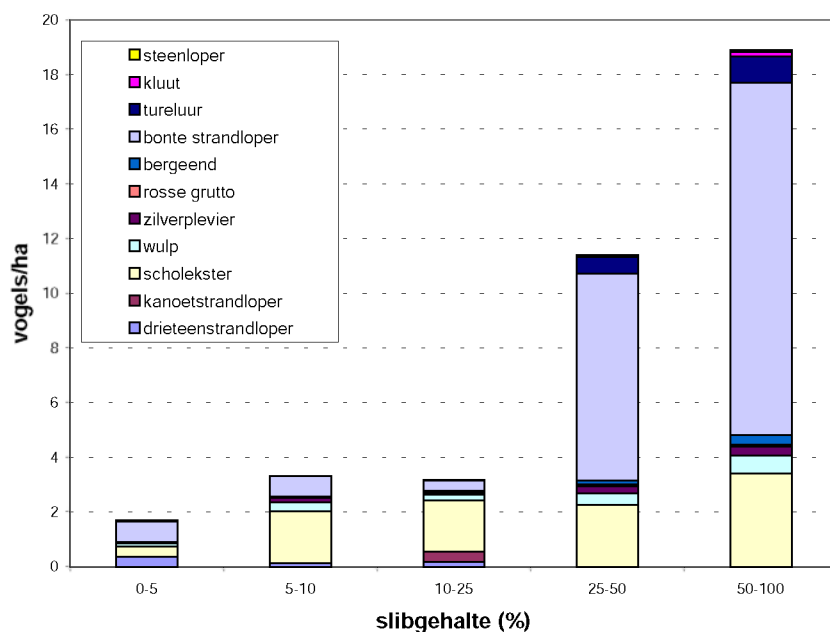
De proef op de som is de relatie rechtstreeks te onderzoeken en na te gaan hoe voorspelbaar de relatie is tussen de dichtheid van vogels, de bodemgesteldheid en de droogligtijd. Op basis van literatuuronderzoek, samengevat in hoofdstuk 2, worden in het volgende hoofdstuk de resultaten van drie studies besproken.

4. VOGELDICHTHEID, BODEMGESTELDHEID EN DROOGLIGTIJD

Drie studies zijn beschikbaar waar de vogeldichtheid gerelateerd kan worden aan de bodemgesteldheid en de droogligtijd. Na alles wat daarover gezegd is in hoofdstuk 2 en 3, kan worden volstaan met het geven van de resultaten en een korte bespreking.

Westerschelde

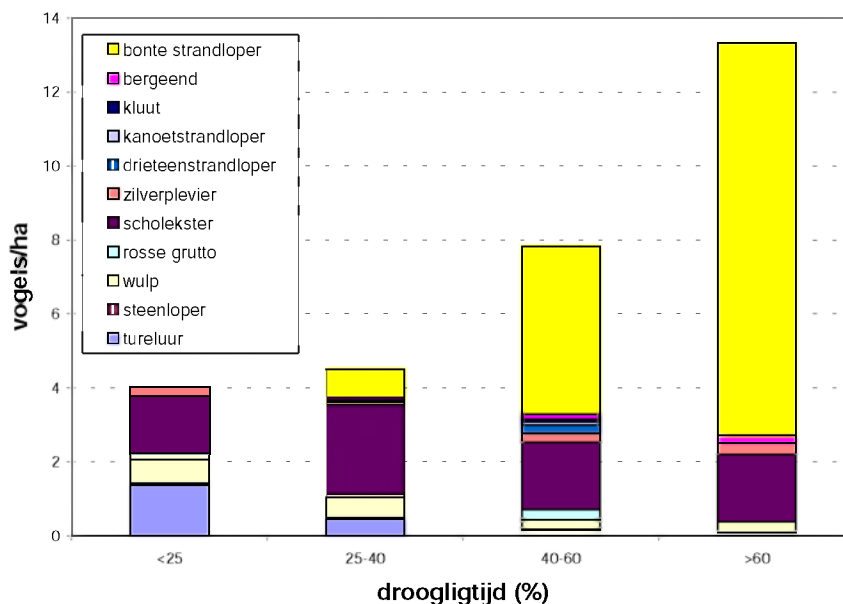
Van Kleunen (1999) geeft een uitvoerige analyse van de tellingen verricht in 1990. De relatie tussen vogeldichtheid en slibgehalte wordt gegeven in zijn figuren 21b, 27b, 39b, en de ongenummerde figuren in hoofdstuk 3. Figuur 1 vat al deze gegevens samen. De soorten zijn gerangschikt naar hun voorkomen langs de slib-zand-gradiënt. Zoals te verwachten was, werden kluten alleen op slik gezien en drieteenstrandlopers op zandige platen. De belangrijkste conclusie is dat op slikkig substraat (veel) meer vogels foerageren dan op de zandig substraat en dat ook de meeste soorten op de meest slikkige gebieden hun hoogste dichtheid bereiken.



Figuur 1.

De vogeldichtheid in de Westerschelde als functie van het slibgehalte (van Kleunen 1999). De gemiddelde vogeldichtheid is gebaseerd op laagwatertellingen eenmalig verricht in de winter van 1990 op 117 platen en slikken die varieerden in oppervlakte tussen 5.6 en 325.7 ha. . Het slibgehalte is bepaald met een Malvern laser particle size analyser en kan daardoor niet worden vergeleken met andere lutum- en slibbepalingen (zie tekst).

De vogeldichtheid is door Van Kleunen (1999) uitgezet tegen de droogligtijd in zijn Fig. 21d, 27d, 39d en de ongenummerde figuren in hoofdstuk 3. Figuur 2 vat al deze gegevens samen. Ook hier zijn de soorten gerangschikt, en wel langs de hoog-laag-gradiënt. Bonte strandloper en bergeend domineren op de hooggelegen zone. Rosse grutto, wulp, steenloper en tureluur daarentegen op de laaggelegen platen en slikken.



Figuur 2.

De vogeldichtheid in de Westerschelde als functie van de droogligtijd (van Kleunen 1999). De gemiddelde vogeldichtheid is gebaseerd op laagwatertellingen eenmalig verricht in de winter van 1990 op 117 platen en slikken die varieerden in oppervlakte tussen 5.6 en 325.7 ha

De gevonden relaties zijn conform wat elke vogelaar zou verwachten. Er spelen wel een aantal variabelen door elkaar heen. Het rapport laat zien dat het voorkomen van diverse soorten ook verklaard kan worden met de zoet-zout-gradiënt binnen de Westerschelde. Zandige intergetijdengebieden zijn vooral te vinden in het westen en midden van de Westerschelde, maar slikkige gebieden vooral in het oosten. Dit betekent dat niet duidelijk is in hoeverre de relatie tussen vogeldichtheid en bodemgesteldheid bepaald wordt door het zoutgehalte. Afgezien daarvan is ook niet duidelijk in hoeverre de relatie vogeldichtheid en bodemgesteldheid bepaald is door de hoogteligging. En andersom: in hoeverre de relatie vogeldichtheid en droogligtijd bepaald wordt door de bodemgesteldheid. De dataset is met 117 telgebieden niet erg groot, maar wel groot genoeg om een verdere analyse alsnog uit te voeren.

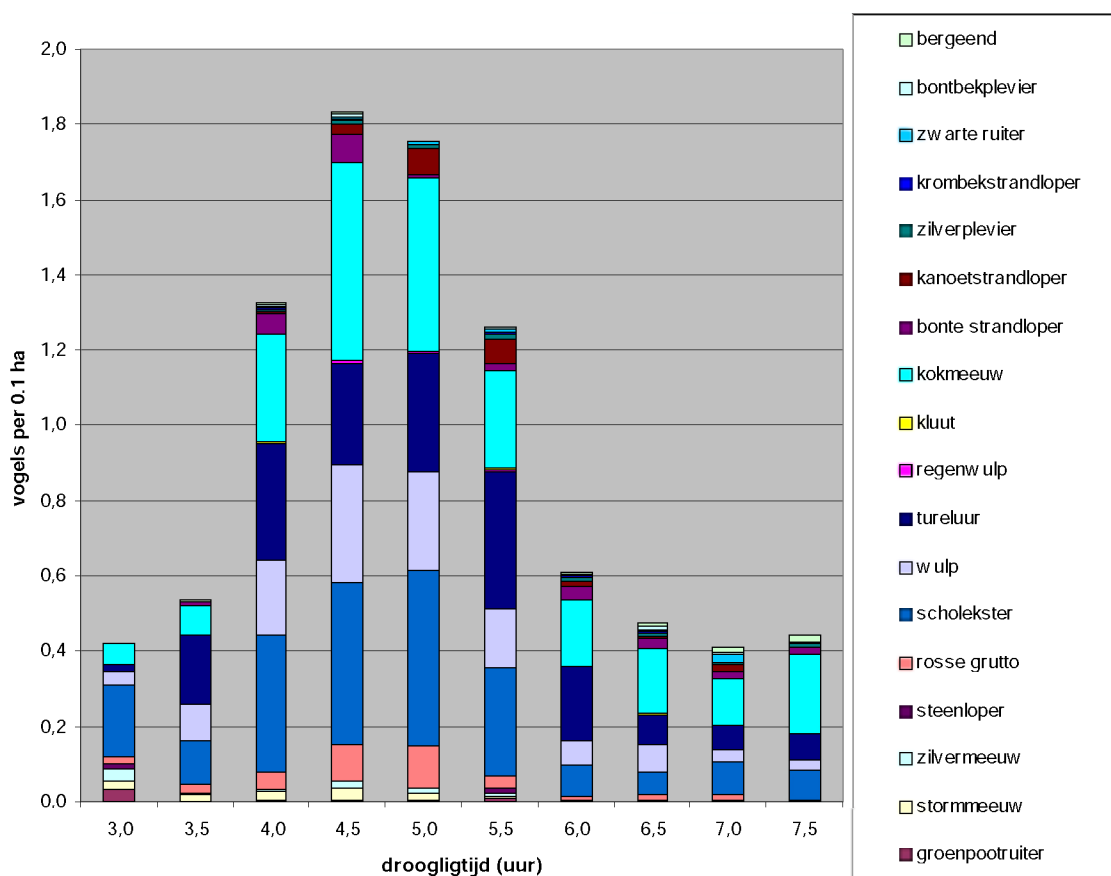
Guinee-Bissau

In dit tropische waddengebied (zie Zwarts 1988a: zijn figuren 6 en 7; zie appendix 2) bleek de steltloperdichtheid in gebieden met grof zand zeer klein te zijn. De grootste dichtheden werden bereikt in gemengd substraat. Bij een verdere toename van het lutumgehalte nam de vogeldichtheid weer af. De vier strandlopersoorten en de Scholekster kwamen het meeste voor in gemengd substraat. Op slikkig substraat werd hun plaats ingenomen door drie plevierensoorten: Bontbek-, Strand- en Zilverplevier, de Oeverloper, Regenwulp en Wulp.

In dit onderzoek ontbreekt de droogligtijd. Er is dus niet aan te geven in hoeverre deze variabele een contaminerende rol speelt bij het verband dat gevonden is tussen bodemgesteldheid en vogeldichtheid. Waarschijnlijk is dat effect beperkt, omdat de meeste telgebieden groot waren en de gehele zone besloegen tussen hoog- en laagwaterlijn, waardoor de telgebieden onderling weinig verschilden in hun droogligtijd.

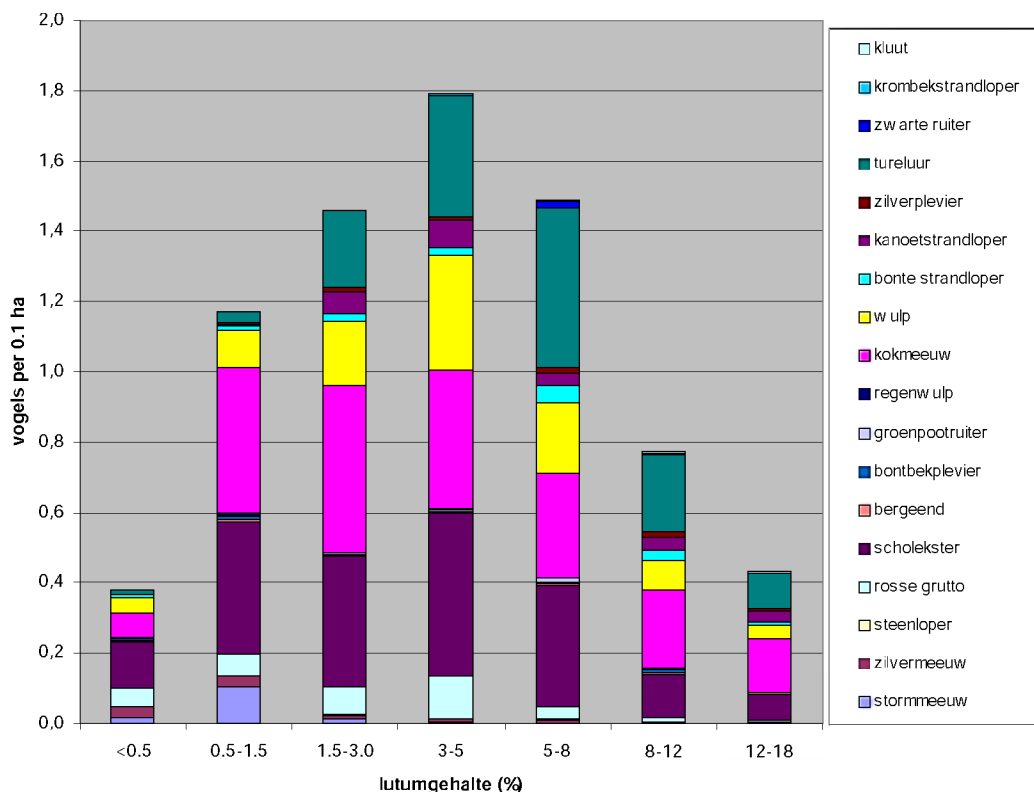
Waddenzee

Deze dataset is het meest uitgebreid en elk getal is gebaseerd op een groot aantal metingen, vaak over verschillende jaren en verschillende gebieden. Alle data zijn samengevat in appendix 1. Figuur 3 en 4 geven voor alle soorten de gemiddelde dichtheid als functie van droogligtijd en bodemgesteldheid. In beide gevallen zijn de soorten gerangschikt naar hun voorkomen op de laag-hoog- en de zand-slik-gradient.



Figuur 3.

De vogeldichtheid in de Waddenzee als functie van de droogligtijd; de periode 1 juli – 15 september (Zwarts ongepubliceerd). De gemiddelde vogeldichtheid is gebaseerd op laagwatertellingen verricht in 1557 meetveldjes van vrijwel altijd 0.1 ha, waar per vakje meestal zo'n 50 tellingen zijn verricht. Alle basisgegevens zijn te vinden in appendix 1.

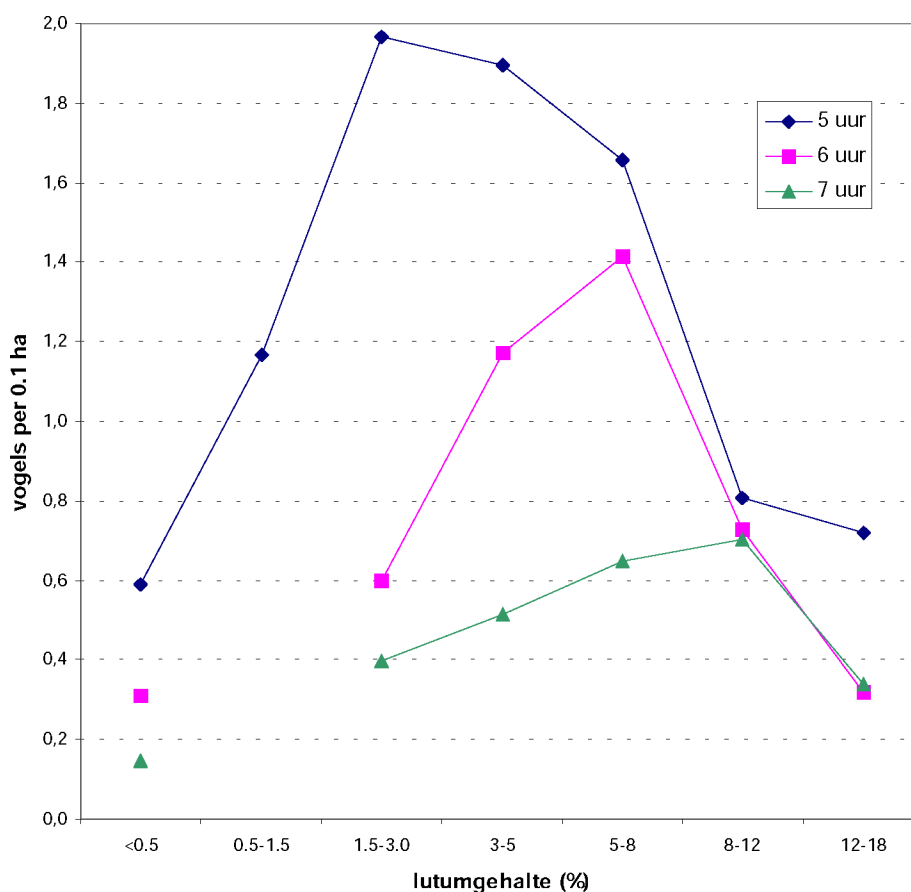


Figuur 4.

De vogeldichtheid in de Waddenzee als functie van het lutumgehalte; periode 1 juli – 15 september (Zwarts ongepubliceerd). De gemiddelde vogeldichtheid is gebaseerd op laagwatertellingen verricht op 1525 veldjes van vrijwel altijd 0.1 ha, waar per vakje meestal zo'n 50 tellingen zijn verricht. Alle basis-gegevens zijn te vinden in appendix 1.

Wat onmiddellijk opvalt is dat veel soorten die gebonden blijken te zijn aan zandige bodems ook laag in de getijdenzone te vinden zijn en andersom: slikvogels komen vooral hoog in de getijdenzone voor. Dit geldt echter niet voor alle soorten. De groenpootruiter komt wel laag voor, maar is niet gebonden aan zand. Dat is ook wat je verwacht gegeven zijn binding aan slenkjes waar gevist kan worden op grondeltjes en garnalen. Bontbekplevier en bergeend komen wel hoog voor, maar zijn niet sterk gebonden aan slik.

Omdat de metingen betrekking hebben op een groot aantal proefveldjes kunnen de gegevens worden opgesplitst, zodat het effect van hoogteligging en bodemgesteldheid onafhankelijk van elkaar kunnen worden geanalyseerd. Figuur 5 laat zien dat beide variabelen inderdaad los van elkaar een rol spelen. De figuur geeft alleen de voor alle soorten gesommeerde totalen; zie appendix 1 voor alle details. De figuur maakt duidelijk dat de relatie tussen vogeldichtheid en bodemgesteldheid niet identiek is voor de hoog en laag gelegen zone. Voor de laag gelegen zone geldt dat op zandig substraat meer vogels foerageren dan op slik. Voor de hoog gelegen zone is dat andersom: zandige gebieden zijn vogelarmer dan slikkige gebieden.



Figuur 5.

De totale vogeldichtheid in de Waddenzee als functie van het lutumgehalte; periode 1 juli – 15 september (Zwarts ongepubliceerd), opgesplitst voor proefveldjes die gemiddeld 5, 6 of 7 uur droog liggen. Zelfde gegevens als Fig. 3 en 4. Alle basis-gegevens zijn te vinden in appendix 1.

De gegevens zouden nog verder kunnen worden geanalyseerd om na te gaan hoe groot de meetfout is rondom de gegeven gemiddelde dichtheden en in hoeverre de spreiding samenhangt met het jaar of het seizoen. Bovendien is voor alle 1557 proefveldjes de dichtheid en biomassa van de bodemdieren meerdere malen gemeten, zodat apart geanalyseerd kan worden in hoeverre de bodemgesteldheid en hoogteligging, onafhankelijk van het voedselaanbod, de verspreiding van de vogels bepaald.

De figuren 3, 4 en 5 betreffen de laagwatersverspreiding van de vogels. Zoals al besproken in paragraaf 3.1 is het interessanter om de vogeldichtheid te berekenen voor de gehele droogligtijd en de tellingen dus om te zetten in vogel-uren of totale vogelpredatie. Omdat de tellingen elk half uur werden uitgevoerd vanaf afgaand tot en met opkomend water, zijn die gegevens in principe beschikbaar.

Vergelijking van de drie studies

Waddenzee en Guinee-Bissau laten hetzelfde patroon zien: de vogeldichtheden zijn maximaal in gemengd substraat. In de Westerschelde daarentegen bereiken vrijwel alle vogels de hoogste dichtheid op de meeste slikkige platen. Helaas is de bodemgesteldheid op verschillende manieren gekwantificeerd. In de Waddenzee en in Guinee-Bissau werd gewerkt met de klassieke pipet- en zeefmethode, nadat de grond voorbehandeld is geweest om kalk en organische stof te verwijderen. De monsters uit de Westerschelde zijn daarentegen niet voorbehandeld en de verdeling van de fracties is bepaald met een Malvern laser particle sizer. Voor de Westerschelde wordt de bodemgesteldheid beschreven aan de hand van het slibgehalte. Een ijklijn om het op deze wijze bepaalde slibgehalte vergelijkbaar te maken met de op de klassieke manier bepaalde mediane korrelgrootte of lutumgehalte ontbreekt. De noodzakelijke ijklijn komt echter binnen niet al te lange tijd beschikbaar (Zwarts pers comm.).

Op zich is het verrassend dat de relatie tussen het voorkomen van de diverse vogelsoorten en de bodemgesteldheid in de Waddenzee en in Guinee-Bissau zo zeer overeenkomt. Er zijn immers geen prooidieren die in beide gebieden voorkomen en er is dus ook geen enkele overlap in de prooikeuze van de vogelsoorten. Dit suggereert dat bodemgesteldheid, los van voedselaanbod, een bepalende factor is bij het voorkomen van de vogels in de intergetijdenzone.

5. DISCUSSIE EN CONCLUSIES

De gezochte kwantitatieve relaties werden ondanks een uitvoerige literatuur-survey nauwelijks gevonden. Er waren drie studies die voldoende kwantitatieve data vermelden. (1) bij het onderzoek in Guinee-Bissau (Zwarts 1988a) werden eenmalige laagwatertellingen gecombineerd met een sedimentscore die omgezet kan worden in mediane korrelgrootte of lutumgehalte, (2) in de Westerschelde werden de eenmalig bepaalde vogeldichtheden in 117 telgebiedjes gerelateerd aan slibgehalte en droogligtijd (van Kleunen 1999), (3) in de in het oostelijk deel van de Waddenzee (Zwarts ongepubliceerd) werden laagwatertellingen gekoppeld aan bodemgesteldheid en hoogteligging.

De gemiddelde dichtheid met laagwater blijkt nauw samen te hangen met de bodemgesteldheid en de droogligtijd. Natuurlijk is er een grote spreiding. Het voorkomen van de voor vogels belangrijke prooidieren hangt weliswaar samen met bodemgesteldheid en droogligtijd, maar die relaties zijn niet nauw. Dat kan ook niet verwacht worden. Er is een grote concurrentie tussen de verschillende bodemdieren. Daardoor hangt de verspreiding van diverse prooidieren niet alleen af van abiotische variabelen, maar ook van het voorkomen van andere soorten bodemdieren. Een prachtig voorbeeld is het slijkgarnaal die zich alleen kan vestigen op plekken waar “dominante” bodemdieren als wadpier en kokkel ontbreken (Flach 1992).

De gegeven laagwaterdichtheid van de vogels in de Waddenzee is berekend over meerdere jaren, waardoor de juist genoemde variatie verdwijnt. De gegeven grafieken laten duidelijk zien dat de vogeldichtheid klein is op heel slikkig en heel zandig substraat. In de dataset ontbreekt zeer zandig substraat. De metingen in Guinee-Bissau (Zwarts 1988a: Fig. 7 op blz. 46; zie appendix 2) komen goed overeen met die in de Waddenzee. In deze steekproef komt zeer zandig sediment wel voor: de vogeldichtheid is er extreem laag.

Bij het onderzoek in de Waddenzee is de vogeldichtheid laag op zeer hoog en zeer laag gelegen platen. De tellingen hebben betrekking op de periode van 2 uur voor tot 2 uur na laagwater. In die vier uur lagen vrijwel alle onderzoeksveldjes droog. Met andere woorden, de berekende trend wordt niet beïnvloed door het feit dat de lage veldjes een deel van de tellingen door overspoeling zonder vogels zouden zijn geweest. De algemene conclusie is duidelijk: veel vogels lopen min of meer achter de waterlijn aan, maar de meeste vogels gaan niet door tot de laagwaterlijn. In die extreem lage gebieden is het voedselaanbod te gering.

Vrijwel alle steekproefveldjes in de Waddenzee lagen langs de Friese en Groningse kust. Lutumarm sediment is daar nauwelijks te vinden. Vandaar dat dit habitat-type nauwelijks is vertegenwoordigd. De vogeldichtheden voor sedimenten met een lutumgehalte onder de één procent zijn dan ook minder betrouwbaar.

De waarden die in de tabellen van Appendix 1 worden gegeven, kunnen worden gebruikt om de vogeldichtheid te modelleren als functie van bodemgesteldheid en/of droogligtijd. Het is mogelijk om de relatie als een x-de graad polynome functie te beschrijven. De fit moet dan nog wel onderzocht. Wanneer die niet perfect is, zou het gebruik van de discrete waarden uit de tabellen te prefereren zijn. Eén reden om een functie te gebruiken zou

kunnen zijn dat de vogeldichtheid geschat moeten worden voor gebieden waarvan de droogligtijd of de bodemgestelheid ligt buiten de range waarover metingen beschikbaar zijn.

6. AANBEVELINGEN

- Analyseer de Waddenzee-gegevens in meer detail dan nu is gebeurd. In hoofdstuk 4 worden al enkele suggesties gedaan.
- Heranalyseer de relaties tussen laagwatervogeldichtheden, bodemgesteldheid en droogligtijd, gebruik makend van de gegevens bij elkaar gebracht zijn door Van Kleunen (1999).
- Wanneer ook voor de Oosterschelde de bodemgesteldheid bekend is, voeg dan die gegevens toe.
- Bepaal voor alle telgebieden niet alleen de gemiddelde bodemgesteldheid en droogligtijd, maar ook de spreiding daarvan, zodat alle heterogene telgebieden buiten de analyse gehouden kunnen worden.
- Zet de slibgehalten, zoals in het verleden bepaald met de Malvern laser particle size analyser, om in waarden die vergelijkbaar zijn met de klassieke zeeftechnieken; gebruik daarvoor de ijklijn zoals die nu in het kader van het EVA-II-project wordt bepaald.
- Gebruik de gemiddelde vogeldichtheid per lutumgehalte en droogligtijd, zoals bepaald voor de Waddenzee (appendix 1) om op basis van de abiotische gegevens bijeen gebracht door van Kleunen (1999) de voorspelde vogeldichtheid te berekenen. Vergelijk deze voorspellingen met de waargenomen dichtheid. Omdat de Waddenzee-gegevens betrekking hebben op tellingen uit de periode juli-september en de Delta-gegevens op de periode januari-februari, is geen perfecte relatie te verwachten. De tellingen zouden kunnen worden omgezet van absolute dichtheden in relatieve dichtheden. De Waddenzee-gegevens hebben bovendien de beperking dat er niets gezegd kan worden over de zoet-zout-gradiënt en dat soorten als drieteenstrandloper en strandplevier in de Waddenzee-proefveldjes ontbraken. Het blijft dus nodig om zelf veldwerk in de Westerschelde te verrichten (zie volgende punt).
- Herhaal de laagwatertellingen uit 1990 voor de Westerschelde. De laagwatertellingen opgenomen in het rapport van Kleunen (1999) hebben betrekking op telgebieden waarvan de omgrenzingen bepaald zijn geweest door praktische overwegingen, zoals “wat is nog te tellen vanaf waar”, “welke begrenzing is in het veld nog zichtbaar”. Door de telgebieden in ArcView over bestaande bodemkaart en lodingskaarten heen te leggen, is inzichtelijk te maken welke telgebieden te heterogeen zijn geweest. Voor elk heterogeen telgebied zal moeten worden bekeken of het mogelijk is het telgebied verder op te splitsen in meer homogene delen.
- Het is niet nodig om alle platen en slikken in de gehele Westerschelde te tellen. Laat telgebieden die te heterogeen zijn vervallen. Om kosten te besparen: (1) selecteer vooralsnog de telgebieden die met relatief weinig moeite geteld kunnen worden, (2) verricht per telgebied één telling tussen 2 uur voor tot 2 uur na laagwater (en bij voorkeur 1 uur voor tot 1 uur na laagwater – de aantallen zijn op dat moment vrij constant), (3) verricht de telling alleen in de winterperiode (december-februari), (4) laat de telling vervallen wanneer de waterstanden door storm verhoogd zijn, (4) wanneer mogelijk, doe de telling dan 2 tot 3 maal in een winter; vergelijk de verschillen tussen de tellingen en besluit op basis daarvan of het nodig is de telling de volgende winter voort te zetten, en zo ja in welke frequentie.
- In het geval wel de middelen en de tijd beschikbaar zijn, en dus geen kosten bespaard hoeven te worden, dan is het te verkiezen om gedurende de gehele getijcyclus tellingen uit te voeren van de genoemde homogene telgebieden.

LITERATUUR

- Beukema J.J. 1976. Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* 10: 236-261.
- Beukema J.J. 1979. Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea: effects of a severe winter. *Neth. J. Sea Res.* 13: 203-223.
- Brinkman A.G. & B.J. Ens. 1998. Effecten van bodemdaling in de Waddenzee op wadvogels. IBN-rapport 371. Den Burg, Texel.
- Clark N.A. 1990. Distribution studies of waders and shelduck in the Severn Estuary. Department of Energy / Energy Technology Support Unit. ETSU TID 4076.
- Cramp S. & K.E.L. Simmons (eds.) 1983. The birds of the western Palaearctic, Vol. III. Oxford University Press, Oxford.
- Cramp S. (ed.). 1985. The birds of the western Palaearctic, Volume IV. Oxford University Press, Oxford.
- Dankers N. & J.J. Beukema 1984. Distributional patterns of macrozoobenthic species in relation to some environmental factors. In: W.J. Wolff (ed.). *Ecology of the Wadden Sea*, Vol. 1, part 4: 69-103. Balkema, Rotterdam.
- Davidson N.C., D. d'A Laffoley, J.F. Doody, L.S. Way, J. Gordon, R. Key, C.M. Drake, M.W. Pienkowski, R. Mitchell & K.L. Duff 1991. Nature conservation and estuaries in Great Britain. Nature Conservancy Council, Peterborough.
- Dijkema K.S. 1989. Habitats of the Netherlands, German and Danish Wadden Sea. Veth Foundation, Leiden.
- Ens B.J. & A.G. Brinkman 1998. De reactie van vogels op relatieve zeespiegelstijging. In: A.P. Oost, B.J. Ens, A.G. Brinkman, K.S. Dijkema, W.D. Eysink, J.J. Beukema, H.J. Gussinklo, B.M.J. Verboom & J.J. Verburgh (eds.). *Integrale bodemdalingstudie Waddenzee*: 301-308. NAM, Assen. ISBN 90-804791-4-4.
- Ens B.J., G.J.M. Wintermans & C.J. Smit 1993. Verspreiding van overwinterende wadvogels in de Nederlandse Waddenzee. *Limosa* 66: 137-144.
- Esselink P. 1982. De verspreiding van Wulpen (*Numenius arquata*) tijdens laagwater, foeragerend op Zeeduizendpoten (*Nereis diversicolor*). Studentenrapport Zöologisch Laboratorium Rijksuniversiteit Groningen, Groningen / Rijksdienst voor de IJsselmeerpolder, Lelystad.
- Esselink P. & L. Zwarts 1989. Seasonal trend in burrow depth and tidal variation in feeding activity of *Nereis diversicolor*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 56: 243-254.
- Flach E.C. 1992. The influence of four macrozoobenthic species on the abundance of the amphipod *Corophium volutator* on tidal flats in the Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* 29: 379-394.
- de Glopper R.J. 1967. Over de bodemgesteldheid van het waddengebied. Van Zee tot Land no. 43. Tjeenk Willink, Zwolle.
- van de Kam J., B. Ens, T. Piersma & L. Zwarts 1999. Ecologische atlas van de Nederlandse wadvogels. Schuyt & Co, Haarlem.
- Kirchner J. 1963. Der Bruchwasserläufer. Neue Brehm Bücherei 309.
- Kleunen A. van 1999. Verspreiding en habitatvoorkeur van eenden en steltlopers in Ooster- en Westerschelde. Werkdocument RIKZ/OS/2000.806x.
- Meire, P. 1993. Wader populations and macrobenthos in a changing estuary: the Oosterschelde. Proefschrift Universiteit van Gent. Institute of Nature Conservation.
- Piersma T., J. van Gils, P. de Goeij & J. van der Meer 1995. Holling's functional response model as a tool to link the food-finding mechanism of a probing shorebird with its spatial distribution. *J. Anim. Ecol.* 64: 493-504.

- Piersma T., R. van Aelst, K. Kurk, H. Berkhoudt & L.R.M. Maas 1998. A new pressure sensory mechanism for prey detection in birds: the use of principles of seabed dynamics? Proc. Royal Soc. Lond. B 265: 1377-1383.
- Quammen M.L. 1982. Influence of subtle substrate differences on feeding by shorebirds on intertidal mudflats. Mar. Biol. 71: 339-343.
- Ravenrodd Consultants 1989. The prediction of post barrage densities of shorebirds: sediments. Department of Energy / Energy Technology Support Unit. ETSU TID 4062-P2.
- Rappoldt C., M. Kersten & C.J. Smit 1985. Errors in large-scale shorebird counts. Ardea 73: 13-24.
- Tjallingii S.T. 1969. Habitatkeuze en -gebruik van de Kluut. Studentenrapport Zoologisch Laboratorium, Rijksuniversiteit Groningen, Groningen.
- Tye A. 1987. Identifying major wintering grounds of palearctic waders along the Atlantic coast of Africa from marine charts. Wader Study Group Bull. 49: 20-27.
- Veenstra K. 1969. De bodemkartering en het grondonderzoek in de kuststrook van de oostelijke waddenzee gedurende de jaren 1953 t/m 1965. Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders. Flevovericht no. 63.
- Warwick R.M., C.L. George, N.D. Pope & A.A. Rowden 1989. The prediction of post barrage densities of shorebirds: invertebrates. Department of Energy / Energy Technology Support Unit. ETSU TID 4061
- Wolff W.J. 1991. The interaction of benthic macrofauna and birds in tidal flat estuaries: a comparison of the Banc d'Arguin, Mauritania, and some estuaries in the Netherlands. In: M. Elliott & J-P. Ducrotoy (eds.). Estuaries and coasts: spatial and temporal intercomparisons: 299-306. Olsen & Olsen, Fredensborg.
- Yates M.G. & J.D. Goss-Custard 1991. A comparison between high water and low water counts of shorebirds on the wash, east England. Bird Study 38: 179-187.
- Yates M.G., J.D. Goss-Custard, S. McGrorty, K.H. Lakhani, S.E.A. le V. dit Durell, R.T. Clarke, W.E. Rispin, I. Moy, R.A. Plant & A.J. Frost 1993. Sediment characteristics, invertebrate densities and shorebird densities on the inner banks of the Wash. J. appl. Ecol. 30: 599-614.
- Zwarts L. 1988a. Numbers and distribution of coastal waders in Guinea-Bissau. Ardea 76: 42-55.
- Zwarts L. 1988b. De bodemfauna van de Fries-Groningse waddenkust. Flevovericht 294, Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders, Lelystad.
- Zwarts L. 1996. Met hoogwatertellen alleen kom je er niet. Limosa 69: 142-145.
- Zwarts L. & P. Esselink 1989. Versatility of male Curlews (*Numenius arquata*) preying upon *Nereis diversicolor*: deploying contrasting capture modes dependent on prey availability. Mar. Ecol. Prog. Ser. 56: 255-269.
- Zwarts L., A-M. Blomert, B.J. Ens, R. Hupkes & T.M. van Spanje 1990. Why do waders reach high feeding densities on the intertidal flats of the Banc d'Arguin, Mauritania? Ardea 78: 39-52.
- Zwarts L., A-M. Blomert & J.H. Wanink 1992. Annual and seasonal variation in the food supply harvestable by Knot *Calidris canutus* staging in the Wadden Sea in late summer. Mar. Ecol. Prog. Ser. 83: 129-139.
- Zwarts L. & J.H. Wanink. 1993. How the food supply harvestable by waders in the Wadden Sea depends on the variation in energy content, body weight, biomass, burying depth and behaviour of tidal-flat invertebrates. Neth. J. Sea Res. 31: 441-476.

APPENDIX 1: VOGELDICHTHEDEN IN DE WADDENZEE

Vogeldichtheid per 0.1 ha binnen de intergetijdenzone als functie van de gemiddeld droogligtijd.

Droogligtijd (uur)	3.0	3.5	4.0	4.5	5.0	5.5	6.0	6.5	7.0	7.5
Bontbekplevier	0.0000	0.0003	0.0039	0.0079	0.0002	0.0043	0.0033	0.0125	0.0071	0.0017
Bergeend	0.0000	0.0039	0.0051	0.0048	0.0011	0.0023	0.0060	0.0071	0.0116	0.0182
Bonte strandloper	0.0000	0.0081	0.0590	0.0743	0.0119	0.0206	0.0356	0.0318	0.0170	0.0217
Scholekster	0.1889	0.1162	0.3658	0.4315	0.4657	0.2881	0.0835	0.0604	0.0913	0.0795
Groenpootruiter	0.0333	0.0016	0.0044	0.0061	0.0068	0.0091	0.0002	0.0003	0.0013	0.0017
Kanoet	0.0000	0.0002	0.0006	0.0266	0.0681	0.0628	0.0158	0.0029	0.0181	0.0000
Krombekstrandloper	0.0000	0.0000	0.0066	0.0022	0.0000	0.0002	0.0010	0.0035	0.0031	0.0035
Kluut	0.0000	0.0004	0.0056	0.0005	0.0020	0.0025	0.0002	0.0059	0.0000	0.0000
Kokmeeuw	0.0556	0.0780	0.2834	0.5260	0.4617	0.2594	0.1777	0.1663	0.1241	0.2097
Rosse grutto	0.0222	0.0224	0.0464	0.0971	0.1089	0.0318	0.0069	0.0149	0.0116	0.0017
Regenwulp	0.0000	0.0012	0.0022	0.0081	0.0031	0.0033	0.0002	0.0003	0.0006	0.0034
Stormmeeuw	0.0222	0.0159	0.0215	0.0310	0.0178	0.0040	0.0014	0.0014	0.0004	0.0000
Steenloper	0.0111	0.0001	0.0002	0.0006	0.0007	0.0122	0.0013	0.0003	0.0000	0.0000
Tureluur	0.0222	0.1873	0.3093	0.2696	0.3149	0.3641	0.1970	0.0782	0.0665	0.0663
Wulp	0.0333	0.0946	0.1946	0.3117	0.2626	0.1593	0.0644	0.0745	0.0289	0.0282
Zilvermeeuw	0.0333	0.0060	0.0074	0.0173	0.0137	0.0102	0.0034	0.0015	0.0034	0.0009
Zilverplevier	0.0000	0.0001	0.0048	0.0121	0.0096	0.0172	0.0105	0.0081	0.0053	0.0051
zwarte ruiter	0.0000	0.0012	0.0040	0.0071	0.0055	0.0110	0.0031	0.0056	0.0191	0.0000
Som	0.4222	0.5373	1.3036	1.8177	1.7537	1.2608	0.6065	0.4668	0.3941	0.4183
N	2	19	56	129	501	461	216	99	61	13
z_som	0.099	0.170	0.354	0.402	0.418	0.384	0.174	0.117	0.105	0.082
z_ind	0.234	0.215	0.282	0.236	0.238	0.291	0.243	0.235	0.226	0.257

Toelichting:

Gemiddelde vogeldichtheid is berekend over alle kwartier- of half-uur tellingen verricht tussen 2 uur voor tot 2 uur na laagwater. Een selectie is gemaakt voor periode: 1 juli – 15 september. In die 2.5 maand werden de tellingen uitgevoerd gedurende 1 tot 3 laagwaterperioden per veertien dagen. Het gemiddeld aantal vogels per vakje is dus gebaseerd op ruim 50 tellingen. De meeste telvakjes lagen langs de Fries-Groningse kust.

n: aantal telvakken van 0.1 ha.

z-som: vogeldichtheid van alle soorten samen, gewogen naar hun populatiegrootte. Het aantal van elke soort, geteld in het 0.1 ha-vakje werd daartoe gedeeld door de populatiegrootte (van de Kam *et al.* 1999: blz. 29; zie appendix 2) en daarna met 1000 vermenigvuldigd. Het getal kan worden geïnterpreteerd als het % van de populatie die te vinden zou zijn op één km². De waarden zijn daarna gesommeerd voor alle soorten. “z-som” kan op dezelfde wijze worden geïnterpreteerd als de bekende 1%-norm, waarbij ook vaak de overschrijdingswaarde voor diverse soorten wordt opgeteld om de internationale betekenis van watervogelgebieden te kunnen aangegeven.

z-ind: Deze score is de z-som gedeeld door de gesommeerde dichtheid van alle vogelsoorten. Dit getal geeft aan in hoeverre de gemiddelde zeldzaamheid van de aanwezige vogels verschilt voor sediment met een variabel lutumgehalte.

**Vogeldichtheid per 0.1 ha binnen de intergetijdenzone
als functie van het lutumgehalte**

Lutumgroep	1	2	3	4	5	6	7
Lutumgehalte	<0.5	.5-1.5	1.5-3.0	3-5	5-8	8-12	12-18
Bontbekplevier	0.0045	0.0088	0.0008	0.0027	0.0042	0.0086	0.0004
Bergeend	0.0059	0.0059	0.0041	0.0015	0.0042	0.0046	0.0032
Bonte strandloper	0.0068	0.0154	0.0234	0.0235	0.0453	0.0279	0.0082
Scholekster	0.1299	0.3769	0.3686	0.4632	0.3427	0.1237	0.0722
Groenpootruiter	0.0016	0.0051	0.0046	0.0030	0.0114	0.0006	0.0001
Kanoet	0.0015	0.0023	0.0596	0.0793	0.0379	0.0370	0.0292
Krombekstrandloper	0.0000	0.0000	0.0004	0.0006	0.0021	0.0021	0.0000
Kluut	0.0001	0.0003	0.0003	0.0001	0.0020	0.0031	0.0013
Kokmeeuw	0.0725	0.4161	0.4752	0.3936	0.2966	0.2246	0.1564
Rosse grutto	0.0507	0.0593	0.0798	0.1212	0.0385	0.0108	0.0072
Regenwulp	0.0000	0.0027	0.0019	0.0041	0.0036	0.0007	0.0000
Stormmeeuw	0.0166	0.1034	0.0114	0.0059	0.0021	0.0004	0.0003
Steenloper	0.0021	0.0013	0.0024	0.0003	0.0010	0.0005	0.0000
Tureluur	0.0139	0.0281	0.2158	0.3423	0.4571	0.2155	0.1036
Wulp	0.0432	0.1050	0.1813	0.3273	0.2015	0.0850	0.0376
Zilvermeeuw	0.0312	0.0327	0.0126	0.0074	0.0085	0.0054	0.0023
Zilverplevier	0.0012	0.0054	0.0164	0.0091	0.0135	0.0176	0.0086
Zwarte ruiter	0.0000	0.0012	0.0005	0.0034	0.0152	0.0056	0.0006
Som	0.3555	1.1700	1.4550	1.7841	1.4780	0.7682	0.4312
N	37	102	183	383	394	199	227
z_som	0.064	0.174	0.311	0.448	0.452	0.218	0.106
z_ind	0.156	0.166	0.236	0.258	0.296	0.260	0.234

Toelichting:

De telvakjes werden in zeven klassen ingedeeld: Groep 1: gelijk/ kleiner dan 0.5% lutum, groep 2: 0.51 t/m 1.5%, Groep 3: 1.51 t/m 3.0%, enz. Met deze indeling werd aansluiting gezocht bij de gangbare classificatie.

Gemiddelde vogeldichtheid is berekend over alle kwartier- of half-uur tellingen verricht tussen 2 uur voor tot 2 uur na laagwater. Een selectie is gemaakt voor periode: 1 juli – 15 september. In die 2.5 maand werden de vogeltellingen uitgevoerd gedurende 1 tot 3 laagwaterperiodes per veertien dagen. Het gemiddeld aantal per vakje is dus gebaseerd op ruim 50 tellingen.

n: aantal telvakken van 0.1 ha.

z-som: vogeldichtheid van alle soorten amen, gewogen naar hun populatiegrootte. Het aantal van elke soort, geteld in het 0.1 ha-vakje werd daartoe gedeeld door de populatiegrootte (van de Kam *et al.* 1999: blz. 29; zie appendix 2) en daarna met 1000 vermenigvuldigd. Het getal kan worden geïnterpreteerd als het % van de populatie die te vinden zou zijn op één km². De waarden zijn daarna gesommeerd voor alle soorten. “z-som” kan op dezelfde wijze worden geïnterpreteerd als de bekende 1%-norm, waarbij ook

vaak de overschrijdingswaarde voor diverse soorten wordt opgeteld om de internationale betekenis van watervogelgebieden te kunnen aangegeven.

z-ind: Deze score is de z-som gedeeld door de gesommeerde dichtheid van alle vogelsoorten. Dit getal geeft aan in hoeverre de gemiddelde zeldzaamheid van de aanwezige vogels verschilt voor sediment met een variabel lutumgehalte.

**Vogeldichtheid per 0.1 ha binnen de intergetijdenzone
als functie van de gemiddeld droogligtijd en het lutumgehalte.**

Drooglig_uur	3 uur				4 uur				5 uur						
Lutumgroep	2	3	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6	7	
Lutumgehalte	.5-1.5	1.5-3.0	.5-1.5	1.5-3.0	3-5	5-8	8-12	<0.5	.5-1.5	1.5-3.0	3-5	5-8	8-12	12-15	
Bontbekplevier	0.0000	0.0000	0.0029	0.0003	0.0316	0.0050	0.0000	0.0074	0.0099	0.0002	0.0011	0.0018	0.0000	0.0000	
Bergeend	0.0000	0.0000	0.0004	0.0040	0.0000	0.0100	0.0045	0.0093	0.0069	0.0011	0.0002	0.0010	0.0006	0.0026	
Bonte strandloper	0.0000	0.0000	0.0197	0.0528	0.0863	0.0733	0.0404	0.0014	0.0148	0.0199	0.0160	0.0299	0.0196	0.0213	
Scholekster	0.3111	0.2148	0.4071	0.2937	0.2133	0.4053	0.4013	0.2092	0.3728	0.4857	0.5086	0.3727	0.1920	0.1513	
Groenpoot	0.0000	0.0222	0.0118	0.0113	0.0169	0.0006	0.0000	0.0010	0.0041	0.0051	0.0026	0.0211	0.0000	0.0000	
Kanoet	0.0000	0.0000	0.0004	0.0386	0.0000	0.0009	0.0022	0.0015	0.0026	0.0933	0.0889	0.0547	0.0958	0.0258	
Krombekstrandloper	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0060	0.0213	0.0000	0.0000	0.0000	0.0001	0.0001	0.0000	0.0000	
Kluut	0.0000	0.0000	0.0000	0.0016	0.0000	0.0048	0.0000	0.0000	0.0003	0.0002	0.0001	0.0021	0.0000	0.0000	
Kokmeeuw	0.1556	0.0444	0.3233	0.3737	0.6319	0.1754	0.2604	0.1046	0.4340	0.7044	0.4087	0.3645	0.2077	0.2371	
Rosse grutto	0.0667	0.0519	0.0737	0.0830	0.1501	0.0134	0.0146	0.0604	0.0569	0.1168	0.1338	0.0615	0.0084	0.0118	
Regenwulp	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0098	0.0030	0.0044	0.0000	0.0031	0.0032	0.0042	0.0044	0.0000	0.0000	
Stormmeeuw	0.1111	0.0444	1.2309	0.0295	0.0049	0.0045	0.0022	0.0457	0.0998	0.0103	0.0066	0.0018	0.0003	0.0000	
Steenloper	0.0000	0.0074	0.0012	0.0001	0.0000	0.0002	0.0000	0.0054	0.0013	0.0020	0.0003	0.0014	0.0000	0.0000	
Tureluur	0.0000	0.0148	0.0636	0.1100	0.1253	0.4013	0.3969	0.0312	0.0228	0.2524	0.3520	0.4767	0.1431	0.1802	
Wulp	0.0222	0.0222	0.1710	0.0560	0.2832	0.2157	0.2471	0.0392	0.0953	0.2301	0.3543	0.2270	0.1084	0.0724	
Zilvermeeuw	0.0222	0.0296	0.0204	0.0123	0.0071	0.0139	0.0033	0.0714	0.0348	0.0179	0.0081	0.0087	0.0088	0.0013	
Zilverplevier	0.0000	0.0000	0.0096	0.0122	0.0035	0.0058	0.0000	0.0015	0.0048	0.0245	0.0079	0.0129	0.0226	0.0145	
Zwarte ruiter	0.0000	0.0000	0.0004	0.0034	0.0000	0.0092	0.0022	0.0000	0.0013	0.0003	0.0031	0.0186	0.0000	0.0000	
Som	0.6889	0.4519	0.1255	1.0810	1.5323	1.3224	1.3753	0.5894	1.1657	1.9674	1.8953	1.6566	0.8072	0.7185	
n	1	3	14	19	16	75	10	13	87	109	327	194	27	60	
z_som	0.097	0.094	0.220	0.198	0.270	0.418	0.405	0.107	0.167	0.392	0.472	0.489	0.195	0.180	
z_ind	0.141	0.210	0.171	0.180	0.211	0.320	0.298	0.134	0.165	0.207	0.255	0.286	0.252	0.245	

droogliging uur	6 uur						7 uur					8 uur		
LUTGR	1	3	4	5	6	7	1	3	4	5	6	7	5	
Lutumgroep	<0.5	1.5-3.0	3-5	5-8	8-12	12-18	<0.5	1.5-3.0	3-5	5-8	8-12	12-18	5-8	
Bontbekplevier	0.0034	0.0022	0.0040	0.0079	0.0032	0.0007	0.0030	0.0019	0.0037	0.0047	0.0532	0.0000	0.0056	
Bergeend	0.0076	0.0122	0.0058	0.0026	0.0040	0.0035	0.0011	0.0000	0.0308	0.0187	0.0123	0.0027	0.0393	
Bonte strandloper	0.0032	0.0220	0.0606	0.0548	0.0295	0.0035	0.0009	0.0169	0.0581	0.0380	0.0226	0.0000	0.0421	
Scholekster	0.0892	0.1767	0.2065	0.2786	0.0914	0.0422	0.0404	0.0279	0.1578	0.1675	0.1165	0.0392	0.0695	
Groenpootruiter	0.0017	0.0000	0.0004	0.0031	0.0005	0.0001	0.0021	0.0000	0.0000	0.0000	0.0023	0.0000	0.0056	
Kanoet	0.0025	0.0000	0.0460	0.0400	0.0329	0.0284	0.0006	0.0000	0.0000	0.0000	0.0093	0.0461	0.0000	
Krombek strandloper	0.0000	0.0015	0.0004	0.0016	0.0011	0.0000	0.0000	0.0019	0.0150	0.0120	0.0023	0.0000	0.0028	
Kluut	0.0003	0.0000	0.0000	0.0003	0.0035	0.0021	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0052	0.0000	0.0000	
Kokmeeuw	0.0514	0.0557	0.1988	0.2709	0.2130	0.1267	0.0588	0.0637	0.1164	0.2236	0.2955	0.1158	0.2339	
Rosse grutto	0.0694	0.0024	0.0067	0.0186	0.0106	0.0058	0.0192	0.0037	0.0075	0.0150	0.0128	0.0027	0.0056	
Regenwulp	0.0000	0.0000	0.0012	0.0028	0.0005	0.0000	0.0000	0.0019	0.0019	0.0015	0.0009	0.0000	0.0084	
Stormmeeuw	0.0013	0.0044	0.0016	0.0014	0.0004	0.0003	0.0004	0.0112	0.0000	0.0000	0.0000	0.0011	0.0000	
Steenloper	0.0005	0.0044	0.0000	0.0012	0.0006	0.0000	0.0001	0.0000	0.0000	0.0000	0.0010	0.0000	0.0000	
Tureluur	0.0082	0.2069	0.4549	0.5252	0.2394	0.0720	0.0011	0.0559	0.1050	0.0893	0.0836	0.0909	0.1282	
Wulp	0.0615	0.1231	0.1501	0.1746	0.0712	0.0238	0.0097	0.2183	0.0615	0.0403	0.0705	0.0275	0.0140	
Zilvermeeuw	0.0100	0.0007	0.0019	0.0057	0.0057	0.0025	0.0088	0.0000	0.0009	0.0015	0.0006	0.0039	0.0000	
Zilverplevier	0.0009	0.0022	0.0284	0.0214	0.0180	0.0060	0.0003	0.0000	0.0037	0.0060	0.0175	0.0087	0.0028	
Zwarte ruiter	0.0001	0.0000	0.0097	0.0066	0.0052	0.0009	0.0000	0.0000	0.0028	0.0659	0.0156	0.0000	0.0000	
Som	0.3109	0.5986	1.1726	1.4148	0.7276	0.3185	0.1466	0.3995	0.5156	0.6503	0.7043	0.3386	0.5102	
N	12	46	28	106	138	145	12	6	12	15	24	19	4	
z_som	0.061	0.206	0.395	0.457	0.216	0.076	0.020	0.106	0.141	0.184	0.172	0.087	0.123	
z_ind	0.198	0.322	0.306	0.298	0.264	0.225	0.137	0.292	0.276	0.273	0.228	0.254	0.325	

Toelichting: zie vorige bladzijden

APPENDIX 2: LITERATUURBRONNEN

In het rapport wordt frequent verwezen naar de volgende vijf bronnen.
De relevante bladzijden zijn gekopieerd en in deze appendix opgenomen.

Davidson, N.C., D. d'A Laffoley, J.F. Doody, L.S. Way, J. Gordon, R. Key, C.M. Drake, M.W. Pienkowski, R. Mitchell & K.L. Duff 1991. Nature conservation and estuaries in Great Britain. Nature Conservancy Council, Peterborough.

blz. 72-76

blz. 220-224

blz. 398-401

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

blz. 12-13

blz. 17-23

blz. 29

blz. 84-86

blz. 181-183

Zwarts, L. 1988a. Numbers and distribution of coastal waders in Guinea-Bissau. *Ardea* 76: 42-55.

blz. 42-46

Zwarts, L. 1988b. De bodemfauna van de Fries-Groningse waddenkust. *Flevobericht* 294, Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders, Lelystad.

blz. 30-36

Zwarts, L. & J.H. Wanink. 1993. How the food supply harvestable by waders in the Wadden Sea depends on the variation in energy content, body weight, biomass, burying depth and behaviour of tidal-flat invertebrates. *Neth. J. Sea Res.* 31: 441-476.

blz. 467-470

Davidson, N.C., D. d'A Laffoley, J.F. Doody, L.S. Way, J. Gordon, R. Key, C.M. Drake, M.W. Pienkowski, R. Mitchell & K.L. Duff 1991. Nature conservation and estuaries in Great Britain. Nature Conservancy Council, Peterborough.

blz. 72-76

blz. 220-224

blz. 398-401

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

blz. 12-13

blz. 17-23

blz. 29

blz. 84-86

blz. 181-183

Zwarts, L. 1988a. Numbers and distribution of coastal waders in Guinea-Bissau. *Ardea* 76: 42-55.

blz. 42-46

Zwarts, L. 1988b. De bodemfauna van de Fries-Groningse waddenkust. Flevovericht 294, Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders, Lelystad.
blz. 30-36

Zwarts, L. & J.H. Wanink. 1993. How the food supply harvestable by waders in the Wadden Sea depends on the variation in energy content, body weight, biomass, burying depth and behaviour of tidal-flat invertebrates. *Neth. J. Sea Res.* 31: 441-476.

blz. 467-470