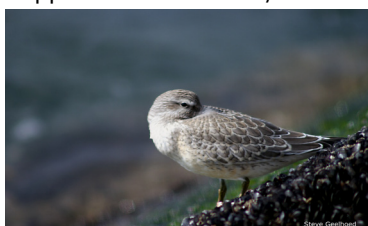


Energiehuishouding van steltlopers en de effecten van verandering in foerageeroppervlak op populaties

Studie uitgevoerd in het kader van ANT-Oosterschelde & LTV-Natuurlijkheid

Tim Schellekens, Bruno Ens (SOVON), Tom Ysebaert

Rapportnummer C 067/13



IMARES Wageningen UR

(IMARES - Institute for Marine Resources & Ecosystem Studies)

Opdrachtgever:

Deltares
Rotterdamseweg 185
2629 HD Delft

Publicatiedatum:

16-4-2013

IMARES is:

- een onafhankelijk, objectief en gezaghebbend instituut dat kennis levert die noodzakelijk is voor integrale duurzame bescherming, exploitatie en ruimtelijk gebruik van de zee en kustzones;
- een instituut dat de benodigde kennis levert voor een geïntegreerde duurzame bescherming, exploitatie en ruimtelijk gebruik van zee en kustzones;
- een belangrijke, proactieve speler in nationale en internationale mariene onderzoeksnetwerken (zoals ICES en EFARO).

P.O. Box 68
1970 AB IJmuiden
Phone: +31 (0)317 480900
Fax: +31 (0)317 48 73 26
E-Mail: imares@wur.nl
www.imares.wur.nl

P.O. Box 77
4400 AB Yerseke
Phone: +31 (0)317 48 09 00
Fax: +31 (0)317 48 73 59
E-Mail: imares@wur.nl
www.imares.wur.nl

P.O. Box 57
1780 AB Den Helder
Phone: +31 (0)317 48 09 00
Fax: +31 (0)223 63 06 87
E-Mail: imares@wur.nl
www.imares.wur.nl

P.O. Box 167
1790 AD Den Burg Texel
Phone: +31 (0)317 48 09 00
Fax: +31 (0)317 48 73 62
E-Mail: imares@wur.nl
www.imares.wur.nl

© 2013 IMARES Wageningen UR

IMARES is onderdeel van Stichting DLO
KvK nr. 09098104,
IMARES BTW nr. NL 8113.83.696.B16

De Directie van IMARES is niet aansprakelijk voor gevolgschade, noch voor schade welke voortvloeit uit toepassingen van de resultaten van werkzaamheden of andere gegevens verkregen van IMARES; opdrachtgever vrijwaart IMARES van aanspraken van derden in verband met deze toepassing.

Dit rapport is vervaardigd op verzoek van de opdrachtgever hierboven aangegeven en is zijn eigendom. Niets uit dit rapport mag weergegeven en/of gepubliceerd worden, gefotokopieerd of op enige andere manier gebruikt worden zonder schriftelijke toestemming van de opdrachtgever.

Inhoudsopgave

Samenvatting.....	4
1. Inleiding	5
2. Kennisvraag.....	6
3. Methoden	6
4. Individueel model	10
Parameterisatie	10
Maximale voedselopname en basaal metabolisme in allometrische relaties	10
Foerageertijd	11
Conversiefactor	12
Maximale productie vergelijking	12
Empirische maximale opname van voedsel en basaal metabolisme en gangbare theorieën.....	14
Digestive bottleneck.....	14
5. Populatie dynamiek	15
Interferentie	15
Interferentie en voedselbeschikbaarheid.....	17
Effect van vermindering in voedselaanbod	18
Effect van vermindering in foerageerareaal.....	19
6. Conclusies	20
Suggesties voor vervolgonderzoek.....	21
7. Dankwoord	22
Kwaliteitsborging	22
Referenties	23
Verantwoording	25
Bijlage A: foerageertijd en individuele massa	26

Samenvatting

- Er doen zich grootschalige morfologische veranderingen voor in de Zuidwestelijke Delta: in de Oosterschelde t.g.v. de zandhongerproblematiek, en in de Westerschelde ten gevolge van de vaarwegverruiming.
- In beide watersystemen leiden deze processen tot een verandering van het areaal droogvallende platen en slikken (met als gevolg veranderingen in voedselbeschikbaarheid en beschikbare foerageertijd). Deze intergetijdengebieden zijn belangrijke foerageergebieden voor steltlopers.
- De energiehuishouding (het verschil tussen opname en verbruik van energie) van steltlopers speelt een belangrijke rol in de bepaling van de effecten van dergelijke veranderingen op steltlopers.
- Voor beide gebieden gelden N200 instandhoudingsdoelstellingen voor steltlopers.
- Vraag: als de draagkracht van deze systemen t.g.v. van morfologische veranderingen afneemt, welke soorten steltlopers zijn dan het meest gevoelig?
- Om dat te onderzoeken hebben we een literatuuronderzoek gedaan naar de energiehuishouding van verschillende steltlopersoorten en de energiehuishouding afgezet tegen de verandering van voedselbeschikbaarheid op de platen en slikken (via een modelmatige benadering).
- Uit deze studie blijkt dat kleinere steltlopersoorten weerbaarder zijn tegen veranderingen dan grotere soorten zoals scholekster, aannemende dat voedselsamenstelling niet verandert door morfologische veranderingen. Dat komt door verschillen in sociale wedijver, en efficiëntie van energie gebruik.
- Helaas kon een belangrijke parameter, namelijk voedselsamenstelling, niet mee worden genomen in deze studie omdat te weinig kennis hierover beschikbaar is.

1. Inleiding

Als gevolg van de Deltawerken treedt in de Oosterschelde erosie van platen en slikken op. Naast het verkleinen van het areaal intergetijdengebied is het belangrijkste effect van de zandhonger de verlaging van de platen en slikken waardoor de tijd afneemt dat deze gebieden droogvallen (droogvalduur). In de Westerschelde is niet zozeer plaatareaal aan het verdwijnen, maar lijkt het er op dat er in de afgelopen decennia veel laagdynamisch intergetijdgebied is veranderd in hoogdynamisch gebied, dat veel minder bodemdieren (voedsel) bevat. Zowel de Oosterschelde als de Westerschelde zijn Natura2000 gebieden waarvoor instandhoudingsdoelen gelden. Met name steltlopers komen in beide gebieden in grote aantallen voor, en voor verschillende soorten zijn de Oosterschelde en Westerschelde van internationaal belang. Steltlopers zijn afhankelijk van de slikken en platen waar ze hun voedsel zoeken tijdens laagwater. Verwacht wordt dat in beide gebieden de morfologische veranderingen een negatief effect zullen hebben op de draagkracht van deze gebieden voor steltlopers. Onduidelijk is echter nog welke processen hiervoor vooral verantwoordelijk zullen zijn, en hoe dit vertaald kan worden naar voorspellingen in de toekomst en het beheer van beide watersystemen.

De belangrijkste vraag in de Oosterschelde op het gebied van foeragerende vogels op slikken en platen is hoe de draagkracht van het systeem verandert als gevolg van veranderingen in de morfologie (en daarmee samenhangende ecologische veranderingen, met name veranderingen in voedselbeschikbaarheid) van het systeem. Dezelfde vraag speelt ook binnen het LTV-O&M, luik Natuurlijkheid, dat onderzoek doet naar de ecologische veranderingen in de Westerschelde. Hoewel de vraag dus in twee verschillende gebieden speelt, is de onderliggende kennis die voor beide noodzakelijk is vergelijkbaar. Over het algemeen wordt aangenomen dat de draagkracht voor alle steltlopers afneemt met afnemend plaatareaal (Scheekerman et al. 1994), maar hoe verschillende soorten getroffen worden is niet duidelijk.

Er zijn in principe twee types modellering voorhanden voor hogere trofische niveaus die onderscheid zouden kunnen maken in de effecten voor verschillende soorten. Een "habitat" of "ecotopen" benadering maakt gebruik van kennisregels en koppelt habitatkenmerken (vnl. abiotische randvoorwaarden) aan een waarschijnlijkheid van voorkomen van soorten. Deze benadering is relatief eenvoudig en vereist voor validatie telgegevens van dieren in verschillende gebieden waarvan de habitatkenmerken (bijv. sedimentsamenstelling) bekend zijn. In het verleden is deze benadering niet heel succesvol gebleken in het voorspellen van het voorkomen van vogels in de Westerschelde (Ens et al. 2005). Een andere benadering is directer gericht op draagkracht. Voorbeeld hiervan is een model als "WEBTICS" dat met name geschikt is voor overwinterende vogels die op de platen foerageren (Rappoldt et al. 2004). Deze modellen zijn eerder ontwikkeld binnen het project Zeekennis. WEBTICS is oorspronkelijk ontwikkeld voor de scholekster, maar kan aangepast worden voor andere soorten (Ens, Oosterbeek, en Rappoldt 2008; Ens, Rappoldt, en Zwarts 2006). De methode is vooral uitgewerkt voor schelpdieretende vogels die een in hoofdzaak specialistisch dieet hebben. Deze modellering is intussen met succes toegepast in de Oosterschelde (Rappoldt, Kersten, en Ens 2006) en Westerschelde (Rappoldt en Ens 2007) en kan, mits goed gevalideerd, worden toegepast voor het evalueren van effecten van ingrepen in het landschap. Nadeel van deze methode is dat er veel voorkennis over energiehuishouding van de betreffende soorten noodzakelijk is.

In 2009 en 2010 is door SOVON een studie uitgevoerd waarin de voor- en nadelen van beide modelbenaderingen zijn onderzocht. Deze resultaten zijn vervolgens bediscussieerd met een groep experts tijdens een workshop in oktober 2010. Uit alle discussies komt naar voren dat een benadering die alleen op abiotische habitatkenmerken is gebaseerd onvoldoende houvast biedt om uiteindelijk een inschatting te kunnen maken van veranderende draagkracht in een systeem voor vogels. Er is in elk geval kennis nodig over de energiehuishouding van vogels, ongeacht of er met een procesgestuurde modellering naar gekeken wordt, of met een habitat benadering gebaseerd op kennisregels. In het kader van de ANT-Oosterschelde studie en het project LTV-O&M - luik Natuurlijkheid doen we in deze studie onderzoek naar de belangrijkste parameters die voor procesmodellering noodzakelijk zijn.

Als eerste is een onderzoek gestart om parameterwaarden voor de energiehuishouding te achterhalen. Er is een literatuurscan uitgevoerd en er zijn experts geraadpleegd om voor zo veel mogelijk relevante soorten deze informatie te inventariseren. Gezocht is naar soort-specifieke waarden van parameters zoals:

- gemiddeld gewicht per vogelsoort
- opnamesnelheden per vogelsoort
- energiebehoefte per tijdseenheid per vogelsoort

Ten tweede zijn deze parameterwaarden gebruikt om een hypothese te vormen over effecten van verandering in plaatareaal op vogels. Met de beschikbare gegevens is een model opgesteld dat voor elke soort de energiehuishouding bijhoudt. Met energiehuishouding wordt bedoeld de netto balans tussen energiegebruik en energie-opname per tijdseenheid. Zowel de opname als het gebruik van energie zijn afhankelijk van de dichtheid van vogels, van de kwaliteit en kwantiteit aan voedsel op een bepaalde plaats en van de tijd dat gebruikt gemaakt kan worden van een foerageerplek. Door de effecten van de zandhonger in de Oosterschelde neemt de foerageertijd en het oppervlak waarop gevoerageerd kan worden af, en dus zal – bij gelijke aantallen steltlopers – de dichtheid van vogels op een foerageerplek toenemen terwijl de tijd om voedsel op te nemen afneemt. Zandhonger resulteert dan uiteindelijk in een vermindering van de voedselopname per individu. In de Westerschelde leidt een verschuiving van laagdynamisch naar hoogdynamisch intergetijdengebied tot een verminderd voedselaanbod, waardoor steltlopers afhankelijk worden van kleiner wordende geschikte foerageergebieden. Door de verschillen in parameterschattingen tussen de soorten en de mate waarin soorten last hebben van voedselafhankelijke interferentie (sociale wedijver om voedsel; het stelen van voedsel en het verstoren van zoekende vogels) zal de ene soort harder getroffen worden door een verminderd foerageeroppervlak en -tijd dan de andere soort. In het model wordt daarom geanalyseerd wat de effecten zijn van het veranderen van foerageeroppervlak, en daarmee voedselopname per individu, op de energiehuishouding van elke soort. Het model wordt verder gebruikt om hypothesen te genereren aanvullend op de hypothesen die voortkomen uit het veldwerk dat eerder in de Oosterschelde werd uitgevoerd naar foeragerende steltlopers (Zwarts 2009). Voorbeeld van een van deze hypothesen is de suggestie van Zwarts (2009) dat kleine vogels kwetsbaarder zullen zijn voor de gevolgen van de zandhonger dan de grotere soorten, omdat deze een kleinere maag hebben en een hoger metabolisme en daardoor sneller voedsel-gelimiteerd zullen zijn (Zwarts 2009).

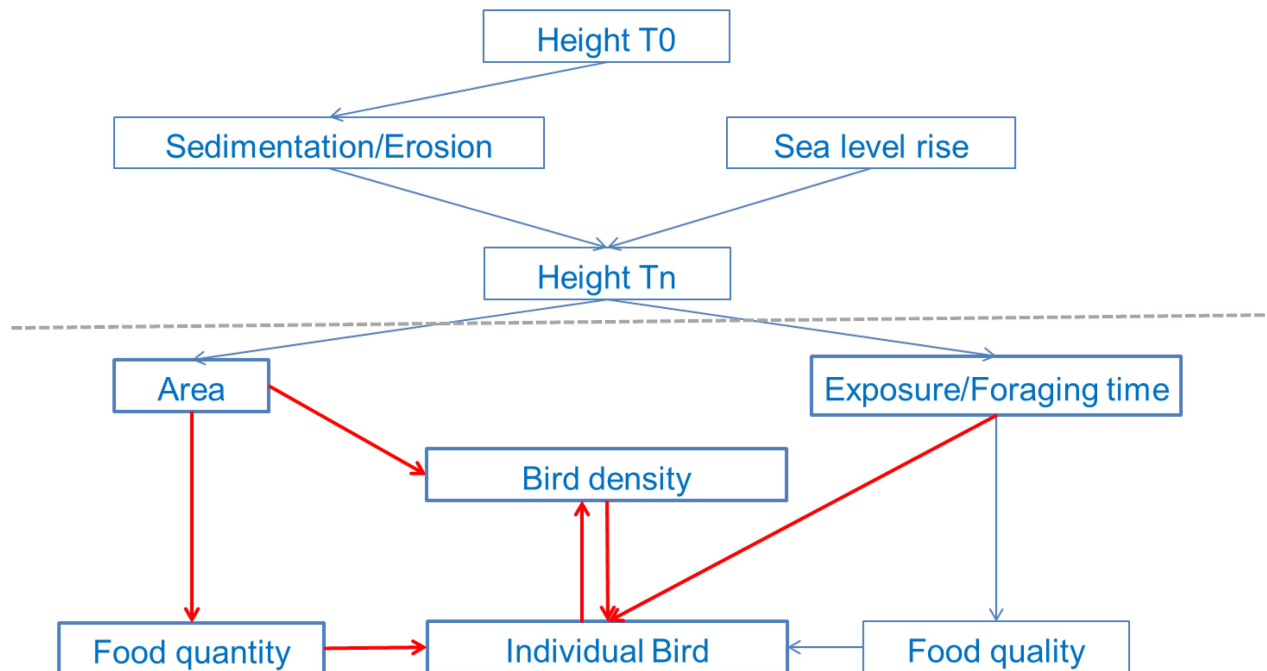
2. Kennisvraag

Wat is de beschikbare kennis over energiehuishouding van de in de Oosterschelde en Westerschelde voorkomende steltlopers? Welke soorten steltlopers (groot of klein) zullen het eerst getroffen worden door de effecten van verandering in plaatareaal (kwantiteit en kwaliteit)?

3. Methoden

In figuur 1 wordt een schema van de veronderstelde effecten van verandering in zandplaathoogte op foeragerende steltlopers weergegeven. De hoogte van een zandplaat verandert (van T_0 naar T_n) door sedimentatie of erosie. Verandering in plaathoogte kan effect hebben op de oppervlakte van de plaat dat bij laagwater boven de zeespiegel uitstijgt en de tijd dat die plaat droog valt. De tijd dat een plaat droogvalt (= droogvalduur) is van belang voor zowel de samenstelling van de benthische gemeenschap (voedsel voor steltlopers) op de plaat als de aanwezige steltlopers, omdat de droogvalduur samenhangt met de foerageertijd beschikbaar voor steltlopers en daarmee de hoeveelheid voedsel die een vogel kan opnemen per laagwaterperiode. Verandering in het plaatoppervlak of areaal kan effect hebben op de hoeveelheid en dichtheid van voedsel, alsook op de dichtheid van steltlopers aanwezig op de plaat. De beschikbare voedseldichtheid beïnvloedt weer de opnamesnelheid van voedsel door individuele steltlopers. De opnamesnelheid van voedsel wordt ook beïnvloed door de dichtheid van steltlopers omdat competitie tussen steltloper individuen plaatsvindt. De energiehuishouding (de balans tussen kosten,

zoals onderhoud, en baten, zoals opname van voedsel) van individuele steltlopers bepaalt weer het succes van de populatie en kan de dichtheid van de populatie daardoor beïnvloeden. Zoals te zien in figuur 1 is er ook de mogelijkheid dat een verandering in droogvalduur de kwaliteit van voedsel voor steltlopers verandert. Ook is het mogelijk dat veranderingen in sedimentatie en erosie van zandplaten de bodemstructuur van de plaat veranderen waardoor de geschiktheid van deze plaat voor bentische gemeenschappen verandert (niet getoond in figuur 1). Deze kwalitatieve veranderingen worden niet meegenomen in deze studie, maar kunnen wel van wezenlijk belang zijn (zie bv. Van Gils et al. 2005).



Figuur 1: Schematische weergave van de effecten van verandering in de hoogte van zandplaten op steltlopers. In deze studie worden alleen de dik omlijstte kaders en rood aangegeven interactiepijlen gemodelleerd.

In deze studie worden aan de hand van een literatuurstudie parameterwaarden voor de onderdelen van de energiehuishouding opgespoord en gebruikt om de energiehuishouding van individuen en de ontwikkeling van de populatie te berekenen, gegeven veranderingen in plaatareaal, voedseldichtheid en foerageertijd.

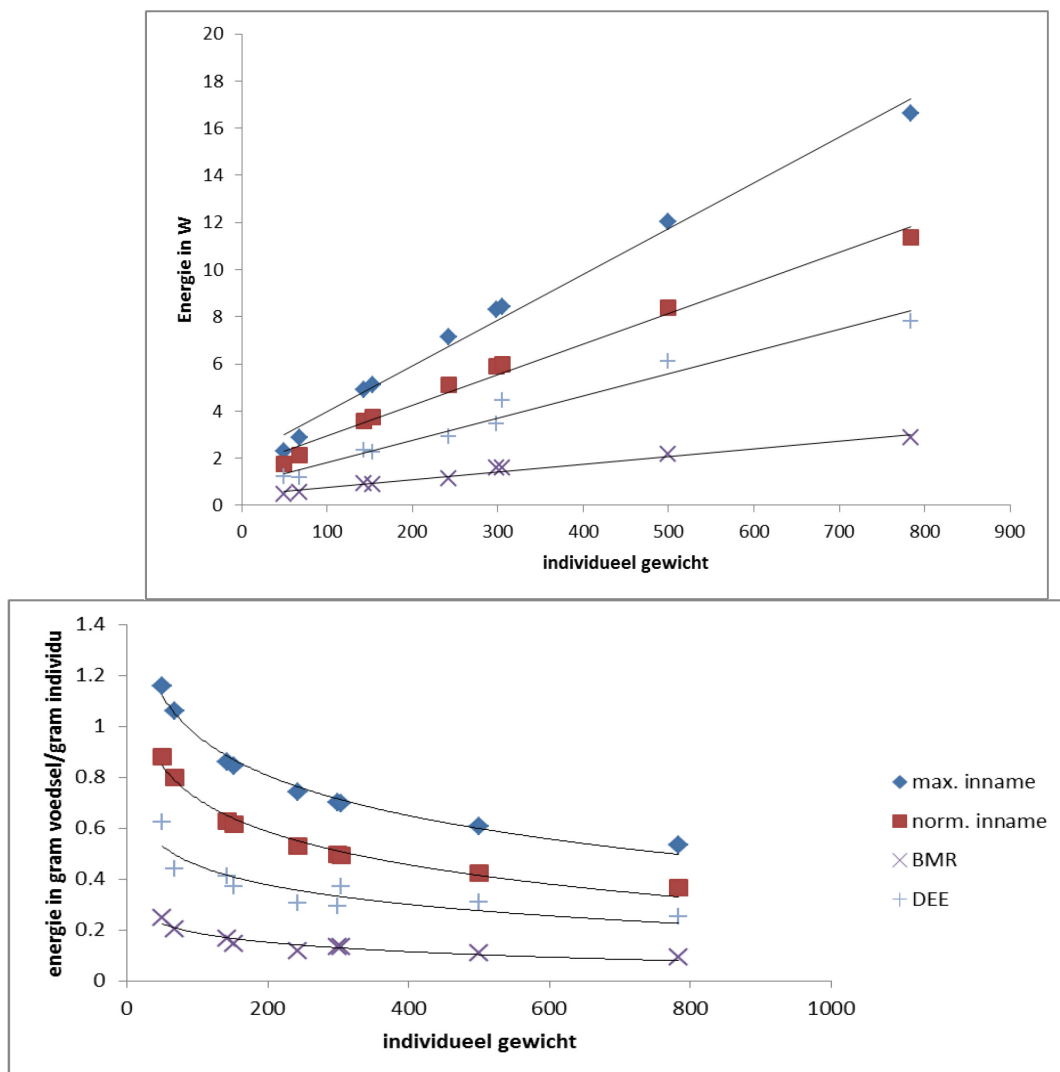
De literatuurstudie was gericht op een aantal veel voorkomende steltlopers in de Zeeuwse Delta waarvoor instandhoudingsdoelen gelden (tabel 1).

De studie omvat daarmee de energiehuishouding van een 9-tal soorten. Om taalverwarring te voorkomen zal worden uitgegaan van enkel de wetenschappelijke benamingen.

Tabel 1: Nomenclatuur van de in deze studie bestudeerde steltlopersoorten.

Ned. Naam	Eng. Naam	Lat. Naam
Scholekster	Oystercatcher	<i>Haematopus ostralegus</i>
Bontbekplevier	Ringed plover	<i>Charadrius hiaticula</i>
Zilverplevier	Grey plover	<i>Pluvialis squatarola</i>
Wulp	Curlew	<i>Numenius arquata</i>
Grutto	Black-tailed godwit	<i>Limosa limosa</i>
Rosse grotto	Bar-tailed godwit	<i>Limosa lapponica</i>
Tureluur	Redshank	<i>Tringa totanus</i>
Kanoet	Knot	<i>Calidris canutus</i>
Bonte strandloper	Dunlin	<i>Calidris alpina</i>

Doel van de literatuurstudie was om een inschatting te kunnen maken van het verschil tussen de maximale voedselopname en de minimale energiebehoefte (basaal metabolisme, BMR) voor ieder individu van een steltlopersoort. Dit verschil is de maximale hoeveelheid energie die te besteden valt aan productie, vliegen, foerageren, etc. (figuur 2). Figuur 2 laat de verhoudingen zien tussen verschillende maten voor energiebehoefte (BMR en DEE, *daily energy expenditure*) en verschillende maten voor energie opname (maximale en gemiddelde). Er zijn verschillende aannames over wat er in de maten voor energieverbruik en -opname meegenomen wordt. Zo omvat BMR de intrinsieke kosten voor het onderhoud van het lichaam in (relatieve) rust. Vaak wordt deze maat bepaald door zuurstofverbruik gemeten bij een wakkere, maar niet actieve vogel. DEE, veronderstelt daarbovenop de kosten voor vliegen en foerageren en actief leven. Zoals ook in dit rapport verderop wordt uitgelegd zijn veel van de activiteiten afhankelijk van voedsel zoeken, vliegafstanden en dichtheidsafhankelijke factoren. Met andere woorden DEE is een maat voor verbruik waarin zowel intrinsieke als extrinsieke factoren een rol spelen. Omdat we juist het effect van deze extrinsieke factoren op het succes van vogels willen bekijken, kunnen we daarvoor niet een vaststaande maat nemen die deze omvat. Hetzelfde verschil is aanwezig tussen de maximale en gemiddelde opname. De maximale opname kan gezien worden als het fysieke uiterste wat een individu kan behalen, waarbij de werkelijke opname van voedsel mede wordt bepaald door de beschikbare hoeveelheid voedsel. Als we het effect van een vermindering in voedselbeschikbaarheid willen bekijken kunnen we dus de gemiddelde energie opname niet gebruiken. In plaats daarvan zullen we in dit rapport uitgaan van intrinsieke factoren c.q. fysieke beperkingen van iedere soort. Het verschil tussen BMR en de maximale opname geeft de maximale potentiële productie van een individu weer; de ruimte die maximaal gebruikt kan worden door een soort om te (re)produceren, te vliegen en te foerageren. Ook gebruiken we de maximale foerageertijd van een soort en nemen daarbij aan dat deze tijd gelimiteerd wordt door de fysieke mogelijkheden van een soort. Zo zijn zichtjagers 's nachts in het nadeel t.o.v. tastjagers en zal dat een effect hebben op de effectieve foerageertijd die een soort ter beschikking heeft. Vervolgens zal een vergelijking tussen verschillende soorten plaatsvinden op basis van de maximale productie potentie. Aanname die hierbij gemaakt wordt is: Hoe groter het verschil tussen verbruik en opname van energie hoe meer mogelijkheden de soort heeft om in stand te blijven en dus hoe weerbaarder deze soort zal zijn om tegenslagen te verwerken die invloed hebben op de energiehuishouding.



Figuur 2: Energieverbruik in Basal Metabolic Rate (paarse X), Daily Energy Expenditure (blauwe +), gemiddelde energie opname (rode □) en maximale energie opname (blauwe ◇) zowel in Watt in het bovenste paneel, als in gram per gram individu per uur in het onderste paneel, gebaseerd op experimentele data (zie tabellen 2 t/m 4) uitgezet tegen het individueel gewicht.

In een aantal studies zijn maximale voedselopname en minimale energiebehoefte empirisch gemeten voor een aantal steltlopersoorten, voor andere soorten ontbreken deze. Tussen soorten zijn allometrische relaties opgesteld als functie van individueel (adult, gemiddeld) gewicht. Deze relaties zijn gebruikt om de waarden van maximale voedselopname en minimale energiebehoefte van de in die studies ontbrekende soorten te berekenen. De waarden uit deze literatuurstudie en de waarden uit de gemaakte allometrische relaties zijn vervolgens gebruikt om een individueel model te voeden dat de maximale productiesnelheid per soort berekent (hoofdstuk 4). Omdat steltlopers ook interferentie competitie ondervinden wat afhangt van de dichtheid van steltlopers, is de literatuur ook onderzocht naar de effecten van voedselafname en soortsdichtheid op interferentie. Tezamen geven de maximale productie en de interferentie voor iedere soort een respons vergelijking als functie van voedseldichtheid, foerageertijd en dichtheid van de steltlopers in een populatiemodel (hoofdstuk 5). De reactie van deze respons vergelijkingen op vermindering van voedselaanbod, foerageertijd, en toename van steltloperdichtheid is daarmee bekeken.

4. Individueel model

Voor de bepaling van de maximale productiesnelheid (v) worden er minimale onderhoudskosten verondersteld (BMR of T , zie tabel 3) die van de maximale voedselopname (I_{max}) afgetrokken worden terwijl voedselopname slechts op een fractie f van de dag gebeurt:

$$v = I_{max} * f - T \quad \text{eq. 1}$$

Parameterisatie

Maximale voedselopname en basaal metabolisme in allometrische relaties

Uit de literatuur zijn vier artikelen naar voren gekomen met informatie over maximale voedselopname en basaal metabolisme. Hierop geven we de allometrische relaties uit deze studies in hun algemene vorm:

$$y = a * M^b \quad (y = \text{maximale voedselopname c.q. BMR of FMR c.q. Field Metabolic Rate})$$

y wordt hierbij uitgedrukt in Watt per individu. De massa M wordt hierbij uitgedrukt in gram (tabel 2 geeft een weergave van de gebruikte massa's). Parameters a en b worden voor basaal metabolisme en maximale voedselopname weergegeven in tabel 3 en 4:

Tabel 2: Massa's in grammen vers natgewicht gebruikt door verschillende bronnen voor dezelfde soorten steltlopers tijdens verschillende perioden. Massa=de gemiddelde massa van een individu veelal tijdens de zomer. Lean mass=de massa na de winter of na een voedselarme periode. Starvation mass=de massa behaald na verhongering (voordat sterfte optreedt).

Lat. Naam	Massa ¹	Lean mass ¹	Massa ²	Starvation mass ²	Massa ³
<i>Haematopus ostralegus</i>			500	350	525
<i>Charadrius hiaticula</i>	55	48	68	37	49
<i>Numenius arquata</i>			784	489	718
<i>Limosa limosa</i>			299	161	
<i>Limosa lapponica</i>			305	227	253
<i>Pluvialis squatarola</i>	177	165	243	127	187
<i>Tringa totanus</i>	116	98	153	88	108
<i>Calidris canutus</i>	128	103	143	93	119
<i>Calidris alpina</i>	46	41	50	39	42

¹(Kvist en Lindstrom, 2003), ²Wadernorph, ³(Zwarts et al., 1990)

Tabel 3: Regressie parameters voor basaal metabolisme (BMR), Field Metabolic Rate (FMR=behoefte aan energie gedurende een gemiddelde dag in het veld) en maximale voedselopname.

Basaal Metabolisme (BMR)	a	b
Kvist & Lindstrom (2001)	0.046	0.62
Kersten & Piersma (1987)	0.0329	0.729
FMR		
Nagy (1999) alle vogelsoorten	0.1213	0.681
Nagy (1999) Charadriiformes	0.0941	0.77
Maximale voedselopname		
WaderMorph	0.1372	0.72

Kvist & Lindstrom (2001) bestudeerden het basaal metabolisme (BMR in [W/individu]) van vijf voor de Oosterschelde relevante soorten: *Calidris canutus*, *Calidris alpina*, *Charadrius hiaticula*, *Tringa totanus* en *Pluvialis squatarola*. Kvist & Lindstrom (2003) bepaalden voor die zelfde groep van vogels de maximale voedselopname (in [W/individu]) uitgedrukt in aantal keer BMR (tabel 4). Hierbij gebruikten ze migrerende steltlopers met een hoge energiebehoefte.

Tabel 4: De gemiddelde ratio tussen voedselopname en BMR zoals berekend door Kvist & Lindstrom (2003) met resulterende maximale voedselopname uitgedrukt in Watt. Grijs: berekende waarden aan de hand van een regressie tussen voedselopname en gewicht uit Kvist & Lindstrom (2003): $0.046M^{0.62}$

Lat. Naam	voedselopname/BMR	max voedselopname in W/individu
<i>Haematopus ostralegus</i>	5.3	9.14
<i>Charadrius hiaticula</i>	4	2.16
<i>Pluvialis squatarola</i>	4	3.71
<i>Numenius arquata</i>	5.4	11.51
<i>Tringa tetanus</i>	6	4.43
<i>Limosa limosa</i>	6.5	7.03
<i>Limosa lapponica</i>	5.3	7.10
<i>Calidris canutus</i>	10	7.64
<i>Calidris alpina</i>	6	2.68

Foerageertijd

Zwarts et al. (1990) onderzochten in Mauretanië voor al de soorten opgesomd in tabel 1, behalve *L. limosa*, de tijd dat vogels foerageerden per dag en per laag tij in het voorjaar. Dit is de periode dat vogels opvetten voor hun vertrek naar het noorden en in gewicht toenemen. Hiertoe foerageerden vogels niet alleen gedurende de dag, maar ook tijdens de nacht (Zwarts et al. 1990). De maximaal geobserveerde foerageertijd (dag + nacht) waargenomen door Zwarts et al. (1990) is in deze studie gebruikt als modelinput (Tabel 5). Voor gematigde streken zijn veel minder data beschikbaar over de totale foerageertijd, en vooral nachtelijke waarnemingen ontbreken. Zwarts et al. (2011) hebben laagwatertellingen gedaan in de Oosterschelde en geven een indicatie van de duur die steltlopers spenderen op de slikken en platen per laagwaterperiode tijdens de dag (Tabel 5).

Tabel 5: Gemeten maximale foerageertijd per dag (24 uur) van overwinterende steltlopers in Banc d'Arguin, Mauritanië tussen februari en april (Zwarts et al. 1990). Waarden voor *Limosa limosa* zijn berekend aan de hand van de massa voor *L. limosa* opgegeven in WaderMorph (zie tabel 2) en de regressie van de relatie tussen gewicht (uit Zwarts et al. 1990) en foerageertijd voor de rest van de steltlopers (% van laagtij= $128.62M^{-0.068}$; $R^2=0.70$, uren per dag= $-0.0024M + 12.277$; $R^2=0.20$, zie bijlage A voor figuur van de relatie tussen foerageertijd en individuele massa.). Voor de Oosterschelde (OS) is de duur dat steltlopers per laagtij aanwezig zijn op de slikken en platen weergegeven voor de winter en in het voorjaar (uit Zwarts et al. 2011): Oosterschelde (OS) Foerageertijd per laagtij (LW) winter= $13.497M^{0.1}$; $R^2=0.51$, OS Foerageertijd per laagtij voorjaar = $-26.675M^{0.231}$; $R^2=0.74$).

Lat. Naam	max % van het laagtij (Mauretanië)	max uren foerageertijd (Mauretanië)	OS foerageertijd per LW periode (winter)	OS foerageertijd per LW periode (voorjaar)
<i>Haematopus ostralegus</i>	76.7	11	8.0	7.0
<i>Charadrius hiaticula</i>	99.6	12.5		
<i>Pluvialis squatarola</i>	94.1	11.5	8.5	8.5
<i>Numenius arquata</i>	84.7	10.5	6.0	5.5
<i>Tringa totanus</i>	93.7	9.5		
<i>Limosa limosa</i>	87.3	12.3		
<i>Limosa lapponica</i>	89.6	12.5		8.0
<i>Calidris canutus</i>	95.5	13.5	9.0	9.5
<i>Calidris alpina</i>	94.9	12.5	8.5	9.5

Conversiefactor

Om de parameterwaarden voor basaal metabolisme en maximale voedselopname in Watt (Joule/s) per individu te gebruiken samen met foerageertijd per dag zijn de waarden van Watt/individu omgezet naar gram voer per gram vogel per uur. Volgens Peters (1983) is 1 kg vers gewicht gelijk aan $7 \cdot 10^6$ Joule. Dus:

$$1 \text{ J/s} = 3600 \text{ J/uur} = 25.2 \text{ g/uur.}$$

Zo gaat men van W/individu naar g/individu·uur. De individuele gewichten uit tabel 2 zijn vervolgens gebruikt om te komen tot g/g·uur.

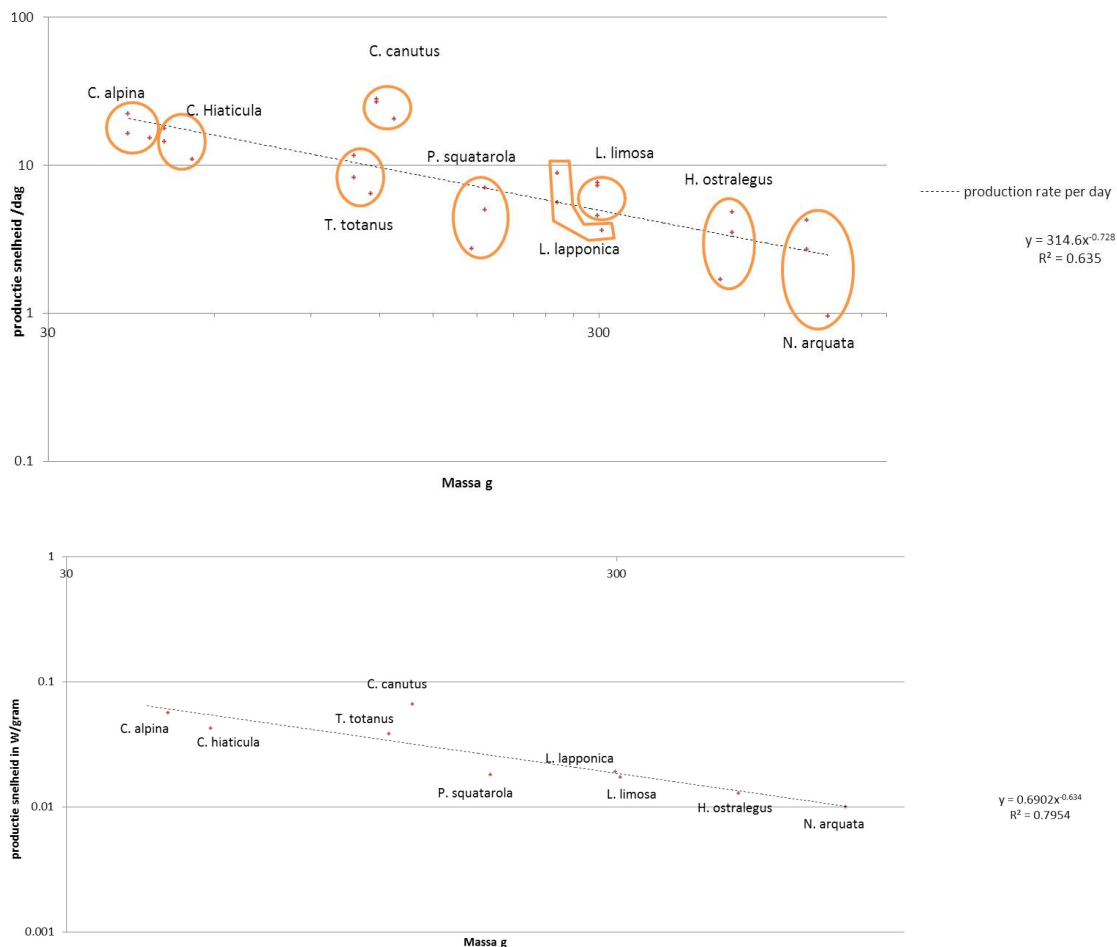
Maximale productie vergelijking

Voor de productie van steltlopers (ruimte die maximaal gebruikt kan worden door een soort om te (re)produceren, te vliegen en te foerageren) nemen we aan dat voedsel alleen tijdens de foerageertijd wordt opgenomen, dat metabolisme de hele dag plaatsvindt en dat productie het verschil van deze beide factoren is. Hier uit volgt dat maximale productie v per dag is:

$$v = I_{\max} * f - T$$

Waarbij f staat voor de foerageertijd en T voor het basaal metabolisme (/dag). Deze vergelijking houdt geen rekening met de hoeveelheid voedsel, vogeldichtheid en interferentie.

Deze maximale productievergelijking resulteert in de in figuur 3 afgebeelde relatie tussen productie snelheid (gram voedsel per gram vogel per dag) en individuele massa van de steltlopers (in gram).



Figuur 3: maximale productie in relatie tot massa. Drie verschillende berekeningen (zichtbaar als drie puntjes in een cirkel) van basaal metabolisme hebben geleid tot de productiesnelheden per dag ($v=f \cdot I_{max}-T$) in het bovenste paneel: a) uitgaande van (Kersten en Piersma, 1987) met massa's uit Zwarts et al. 1990, b) uitgaande van Kvist en Lindstrom 2001, 2003 met starvation mass uit WaderMorph, c) uitgaande van Kvist en Lindstrom 2001, 2003 met massa's uit WaderMorph. Verschillende soorten zijn aangeduid met oranje omlijsting. $y=314.6M^{-0.728}$ uitgedrukt in [/dag]. In het onderste paneel is de foerageertijd f niet meegenomen in de berekening voor maximale productie in W per gram vogel ($v=I_{max}-T$). $y=0.6902M^{-0.634}$.

Gegeven figuur 3 kan men stellen dat ondanks de verschillende berekeningen voor productie de variatie tussen de uitkomsten uit de drie methodes niet groot is. Ook kan men soorten identificeren die duidelijk afwijken van deze relatie. Zo valt *Calidris canutus* bij elke berekening hoger uit dan de regressie voorspelt, hetgeen betekent dat deze soort voor zijn gewicht een relatief hoge maximale productiesnelheid heeft. Deze verschillen worden enerzijds veroorzaakt door de verschillen in effectieve foerageertijd t_f (*Calidris canutus* heeft een hoge foerageerduur, zie tabel 5), en anderzijds de gemeten verschillen in de ratio tussen maximale voedselopname en BMR (*Calidris canutus* heeft een hoge ratio, zie tabel 4, onderste paneel figuur 3). Zo is ook in het onderste paneel van figuur 3 te zien dat de negatieve relatie tussen productie en massa blijft als foerageertijd niet meegenomen wordt.

Empirische maximale opname van voedsel en basaal metabolisme en gangbare theorieën

Er zijn verschillende methoden om de energiehuishouding van soorten te bepalen. Zo kan men berekeningen doen aan de hand van bv. volume en lengte van soorten om opname en verbruik per tijdseenheid te bepalen. Aannames in die berekeningen bepalen hoe de verhouding tussen opname en verbruik verandert afhankelijk van de grootte van een soort. Zo neemt de dynamic energy budget theory (DEB-theory, Kooijman 2011) aan dat grotere individuen van eenzelfde soort minder aan reserve opbouw doen dan kleinere soortgenoten (voor $y = a * M^b$ binnen een soort: $b < 1$), terwijl tussen soorten energiehuishouding gelijk schaaft (tussen soorten: $b \sim 1$). Andere theorieën gaan ervan uit dat grote soorten minder reserve opbouwen dan kleinere soorten, omdat het verbruik over de grootte van een soort sneller stijgt dan de opname (bv. Metabolic Theory of Ecology of MTE, Brown et al. 2004). In deze studie zijn we uitgegaan van empirisch vastgestelde snelheden van opname en verbruik. Regressies tonen aan dat het verschil tussen maximale voedselopname en minimaal energieverbruik schaaft met een exponent van -0.634, maar dat als foerageertijd in beschouwing wordt genomen als beperking op de maximale voedselopname grotere soorten nog minder energie overhouden dan kleinere soorten (conform MTE, exponent van -0.728). Hieruit volgt dat per gram de grote soorten minder energie tot hun beschikking hebben dan kleinere soorten; het verschil tussen inkomsten en uitgaven is kleiner. Met afnemende voedselbeschikbaarheid zal een grote soort eerder in energetische problemen komen omdat er per gram individu meer energie nodig is; de populatieomvang van een grote soort zal sneller dalen dan die van een kleine soort. In het bepalen van de maximale productie (eq. 1) wordt verondersteld dat de maximale foerageertijd (tabel 5) bepaald wordt door een fysieke beperking; ze foerageren niet langer omdat ze bijvoorbeeld zichtjagers zijn en alle tijd overdag al benut wordt. Echter de metingen van Zwarts et al. (2011) kunnen ook anders geïnterpreteerd worden. Zo kan het zijn dat deze foerageertijd niet fysiek beperkt is maar dat er niet meer foerageertijd nodig is om te overleven. Met andere woorden, ze kunnen wel maar doen het niet. Als dat het geval is hoort deze parameter niet thuis in deze vergelijking en moet maximale productie bepaald worden met $v = I_{max} - T$. Het onderste paneel van figuur 3 laat zien dat zelfs dan grotere soorten minder energie overhouden dan kleinere soorten.

Met het gebruiken van foerageertijd gemeten op de Banc d'Arguin nemen we aan dat wat in Mauritanië geldt ook in de Zeeuwse Delta geldt, namelijk dat kleinere soorten langer foerageren dan grotere soorten. Overigens laten metingen naar deze relatie in de Zeeuwse Delta (uitgedrukt als foerageertijd per laagtij, tabel 5) zien dat ook daar een negatieve relatie tussen foerageertijd en massa te vinden is. Omdat de observaties in de Zeeuwse Delta echter gedaan zijn alleen tijdens laagtij overdag kunnen deze resultaten niet toegepast worden in het model zonder aanvullende aannames. De correlatie tussen foerageertijd en massa uit de Banc d'Arguin in Mauritanië weergegeven in tabel 5 is zeer sterk, zeker als de tureluur (*Tringa totanus*) uitgezonderd wordt in de correlatie. Op de hele dataset is de R^2 0.18, als je de tureluur weglaat is R^2 0.70 (zie tabel 5 en figuur 1A in Bijlage A). In de Zeeuwse dataset (zonder de tureluur) is de correlatie vooral in het voorjaar ook erg sterk ($R^2=0.74$). De tureluur heeft waarschijnlijk weinig last van een beperking van de foerageertijd op platen. Dit komt ook overeen met observaties in de Zeeuwse Delta. De tureluur maakt erg veel gebruik van inlagen/weilanden binnendijs. Als de platen onderstaan dan gaat de tureluur gewoon naar de dichtstbijzijnde inlaag/weiland. Hoewel andere soorten zoals grutto, wulp en scholekster ook gebruik maken van inlagen en weilanden lijken deze soorten, gezien de sterke regressie in beide datasets, afhankelijker van de slikken en platen (zie tabel 5).

Digestive bottleneck

Een van de doelen van deze studie was om langs theoretische weg soortgelijke hypothesen te poneren als voortvloeiend uit experimenteel veldwerk. Leo Zwarts heeft van opvettende steltlopers gedurende vele uren de opnamesnelheid (aantal prooidieren) en de snelheid waarmee faeces worden uitgescheiden (aantal prooidierresten) gemeten (pers. comm.). De opnamesnelheid ontsteeg de snelheid waarmee faeces werden geproduceerd. Als gevolg daarvan raakten verteringsstelsels vol en moesten vogels eetpauzes inlassen. Zwarts' bevinding daarbij is dat kleinere vogelsoorten minder lang pauzeren (30 min

voor kanoet t.o.v. 2-3 uur voor scholekster en wulp). Uit deze bevindingen volgt de hypothese dat grote vogels meer voedsel mee kunnen nemen naar hoogwatervluchtplaatsen dan kleinere soorten en daardoor langere perioden van hoogwater kunnen doorstaan. De hypothese zou geïnterpreteerd kunnen worden als: *Grote soorten **kunnen** langer rusten omdat ze meer voedsel meenemen*. Volgens Zwarts zou daarmee een vermindering van mogelijkheden om te foerageren minder effect hebben bij grotere soorten omdat die sowieso minder tijd gebruiken om te foerageren en deze meer tijd per dag over houden om gaten in hun energiehuishouding mee te vullen.

Hiermee lijken de resultaten in tegenspraak met de hypothese geponeerd in dit rapport.

Door de veldwaarnemingen anders te interpreteren, echter, kan meer overeenstemming tussen de waarnemingen en de theorie gevonden worden. Er is een alternatieve interpretatie mogelijk van de resultaten van Leo Zwarts over opvettende vogels. Namelijk dat die niets zeggen over de relevantie van de digestive bottleneck (de beperking van de maag grootte voor de opname van voedsel) bij verandering van plaatareaal, maar slechts iets over de snelheid van opvetten. De inhoud van een kleinere maag is, gegeven eenzelfde snelheid van assimilatie, eerder geleegd dan een grotere maag. Als de maag eerder leeg is hebben kleinere soorten kortere eetpauzes nodig dan grotere soorten en omdat ze sneller hun maag kunnen legen, kunnen ze ook weer eerder hun maag vullen. Deze alternatieve interpretatie van resultaten zou leiden tot de alternatieve formulering: *Grote soorten **moeten** langer rusten omdat ze meer voedsel meenemen*.

Gezien de resultaten van de literatuursurvey en data analyse van productiecapaciteit hierboven beschreven kunnen kleinere soorten ook meer energie per voedsel-item gebruiken voor vet-opslag, ze zijn efficiënter. Tezamen leidt dat tot de hypothese dat opvetten bij kleinere soorten sneller gaat dan bij grotere soorten. Aannemende dat kleinere soorten sowieso efficiënter omgaan met hun voedsel, ook onder voedselarme omstandigheden, leidt dat tot de hypothese dat kleinere soorten minder snel last hebben van vermindering van hun foerageerareaal.

5. Populatie dynamiek

Interferentie

Interferentiecompetitie (of kortweg interferentie) treedt op wanneer individuen in het zoeken naar of het exploiteren van hulpbronnen andermans efficiëntie verminderen. M.a.w., door interacties tussen individuen ontstaan nadelige effecten en met toenemende vogeldichtheden zal in theorie het per capita foerageersucces (maximale voedselopname) afnemen. Interferentie kan zowel tussen verschillende soorten (interspecifiek) als tussen individuen van eenzelfde soort (intraspecifiek) optreden. De mechanistische basis van de effecten van interferentie op de opnamesnelheid van voedsel door steltlopers is complex en verschilt van soort tot soort. Betrouwbare voorspellingen van de verspreiding van steltlopers in de ruimte en het effect van vogeldichtheden op de opnamesnelheid vereist dan ook kennis over het onderliggende interferentie mechanisme. Meerdere modellen zijn in de literatuur gepresenteerd (zie bv. Van der Meer & Ens 1997), maar onze kennis over interferentie processen is nog steeds beperkt, zowel vanuit een theoretisch als empirisch oogpunt (Vahl 2007). Hier maken we voor de eenvoud gebruik van twee beschreven interferentiemechanismen, welke gelinkt kunnen worden aan twee types steltlopers: het Ruxton model en het Beddington model.

Zonder interferentie wordt verondersteld dat voedselopname een type II functionele respons volgt (groene lijn figuur 4). De theorie van de type II functionele respons neemt aan dat er een relatie is tussen de snelheid waarmee vogels voedsel opnemen (I uitgedrukt in gram voedsel per gram vogel per tijdseenheid) en de dichtheid van voedsel op de plaat (uitgedrukt in gram per m^2). Als er heel weinig voedsel is dan is de opnamesnelheid zeer laag. Daarnaast is er een bepaalde maximale opname snelheid

(I_{max} , in figuur 4 geschaald naar 1); wanneer de dichtheid aan voedsel zo hoog is dat een hogere dichtheid geen toename meer geeft in opname van voedsel is die maximumsnelheid bereikt. De half-saturatieconstante in het model (H) is de voedseldichtheid waarbij de helft van de maximale opnamesnelheid gerealiseerd wordt (in groene lijn in figuur 4 wanneer voedselopname = 0.5). De waarde voor deze constante kan variëren per vogelsoort (of zelfs per grootteklasse of type binnen een soort) en per prooi-soort. Gemakkelijk te vangen en te verteren prooien zullen een lagere H hebben dan prooien die moeilijk te pakken zijn of veel energie kosten om te verteren. Voor elke vogelsoort kan H dus verschillen per (deel)gebied.

Ruxton model – Interferentie vindt bij vele soorten vooral plaats tijdens het zoeken naar voedsel. Hierbij kan gedacht worden aan sociale interacties zoals vechten of het uitkijken voor andere individuen (Vahl et al., 2005). Ruxton et al. (1992) beschreven een model afgeleid vanuit principes uit de chemische reactiekinetiek waarin interferentie enkel effect had op het zoeken naar prooien. Dit model zal ik daarom gebruiken om dit type van interactie te beschrijven. Hierbij zal de voedselopname I de volgende functie hebben:

$$I = I_{max} \frac{R}{H + R + qB}, \text{ waarbij } q = (2t_w / t_h) (H / (H + R)). \quad \text{Eq. 2}$$

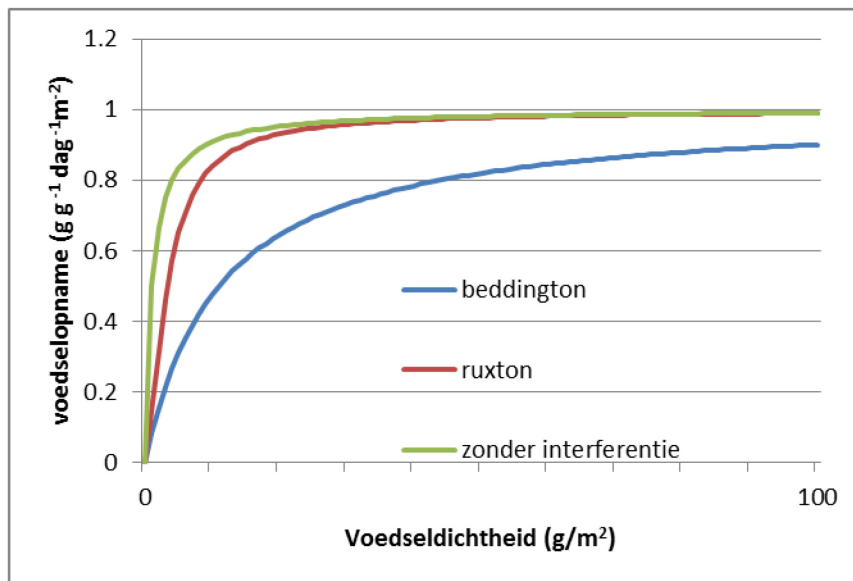
I_{max} stelt de maximale voedselopname per dag voor zoals de experimentele resultaten gepresenteerd in tabel (4), R de voedseldichtheid, H de half-saturatie voedseldichtheid, B de vogeldichtheid, t_w de tijdsduur van interferentie, en t_h behandeltijd van voedsel.

Beddington model – Kleptoparasitisme is het stelen van voedsel. Deze vorm van interferentie komt vooral voor bij scholekster (Triplet et al., 1999) en wulp (Ens et al., 1990) en nauwelijks bij bv. kanoet (Vahl et al., 2005). Omdat deze interactie plaatsvindt terwijl het slachtoffer een prooi naar binnen probeert te krijgen heeft kleptoparasitisme vooral effect op de hoeveelheid tijd die het gemiddeld kost om een prooi te verorberen. Ook is aangetoond bij scholeksters en wulpen dat kleptoparasitisme toeneemt als de prooidichtheid afneemt (Ens et al., 1990; Triplet et al., 1999), terwijl dat niet het geval is voor de interferentie bij bv. kanoeten (Vahl et al., 2005). Beddington (1975) beschreef een model waarin interferentie niet alleen effect heeft op het zoeken naar prooien (zoals ook door het Ruxton et al. (1992) beschreven model), maar ook invloed had op de tijd dat een prooi verorberd wordt.

Voedselopname is dan:

$$I = I_{max} \frac{R}{H + R + qB}, \text{ waarbij } q = 2t_w / t_h. \quad \text{Eq. 3}$$

De parameter q kan worden vertaald als het interferentie oppervlak (Van der Meer en Ens, 1997). Beide vormen van interferentie verlagen de voedselopname bij een gegeven voedseldichtheid (fig. 4, vergelijk groene met zowel blauwe als rode lijn). Met interferentie toegevoegd in de vergelijking voor I , verandert ook de interpretatie van parameter H . H staat voor de voedseldichtheid waarbij de helft van de maximale opnamesnelheid bereikt wordt in het geval dat er geen interferentie plaatsvindt. Als er wel interferentie plaatsvindt wordt de voedseldichtheid waarbij helft van de maximale opnamesnelheid bereikt verhoogd, terwijl de waarde van H hetzelfde blijft. De mate van interferentie is daarnaast hoger in het Beddington model waardoor de voedselopname lager is dan in het Ruxton-model (fig 4, vergelijk rode met blauwe lijn).



Figuur 4: Voedselopname I als functie van de voedseldichtheid: $I = I_{\max} \frac{R}{H + R + qB}$, met $I_{\max}=1$, $H=1$,

$2t_w/t_h=10$. Blauw: Beddington 1975 model; interferentie tijdens het zoeken en behandelen van voedsel (eq. 3). Rood: Ruxton et al. 1992 model; interferentie alleen tijdens het zoeken van voedsel (eq. 2). Groen: zonder interferentie (type II functionele respons, $q=0$).

Zowel in het Beddington model als het Ruxton model voor interferentie neemt de voedselopname sigmoïd af met vogeldichtheid (Van der Meer en Ens, 1997). In deze rapportage gedragen soorten zoals Bonte strandloper en Kanoet (Vahl et al., 2005) zich volgens het Ruxton model, terwijl soorten zoals Scholekster en Wulp (Ens et al., 1990; Triplet et al., 1999) zich gedragen volgens het Beddington model.

Interferentie en voedselbeschikbaarheid

Door de literatuursurvey en data-analyse is een beeld ontstaan van de energiehuishouding van een individu van een soort, de interactie tussen voedseldichtheid (*food quantity*, fig. 1) en het individu (*individual bird*, fig. 1). Voedselopname door een individu leidt echter tot (tijdelijke en plaatselijke) depletie van voedsel, wat weer een effect heeft op de voedselbeschikbaarheid voor andere individuen van dezelfde soort, alsook van andere soorten. Bovendien vertonen steltlopers naast voedselcompetitie ook sociale interacties, zoals interferentie. Hoe werken de energiehuishouding van een individu en sociale interactie van een soort nu door op de populatie van die soort? En wat is het lange termijn effect van verandering in foerageerareaal op de populatie? Om deze vragen te beantwoorden verleggen we onze aandacht naar de effecten van interferentie en voedselaanbod op het populatieniveau van deze vogels (de interactie tussen *individual bird* en *bird density*, fig. 1). We nemen twee modelvogelsoorten: *Calidris* en *Haematopus*. We veronderstellen – op basis van de literatuur – dat de interferentie bij *Calidris* het Ruxton model volgt terwijl de interferentie bij *Haematopus* het Beddington model volgt. Hierna zal er naar deze soorten gerefereerd worden als het Ruxton-type en het Beddington-type. Vervolgens stoppen we daar de parameterwaarden in die gevonden zijn in de literatuursurvey (behalve half-saturatieconstante). We nemen daarbij aan dat bij deze parametersetting de populatiedichtheid (hier uitgedrukt in biomassa dichtheid, B_i) een evenwicht bereiken kan. De waarde van evenwichtsbiomassa B_i^* (te berekenen met $dB/dt=0$) wordt bepaald door de parametersetting. Door parameters van waarde te veranderen kan de verandering in evenwichtsbiomassa worden gevolgd. Dit proces wordt ook wel evenwichtsbifurcatie genoemd. Verder veronderstellen we dat opname van voedsel door vogels een type II functionele response volgt met een maximale opnamesnelheid ($I_{\max}$ zie tabel 4) en een half-saturatie

constante H . f vertegenwoordigt de foerageertijd in uren per dag, terwijl q of Beddington interferentie (eq. 3) of Ruxton interferentie (eq. 2) weergeeft.

$$\frac{dB_i}{dt} = ((I_{\max i} R / (H + R + qB_i)) f - T_i) B_i \quad \text{eq. 4}$$

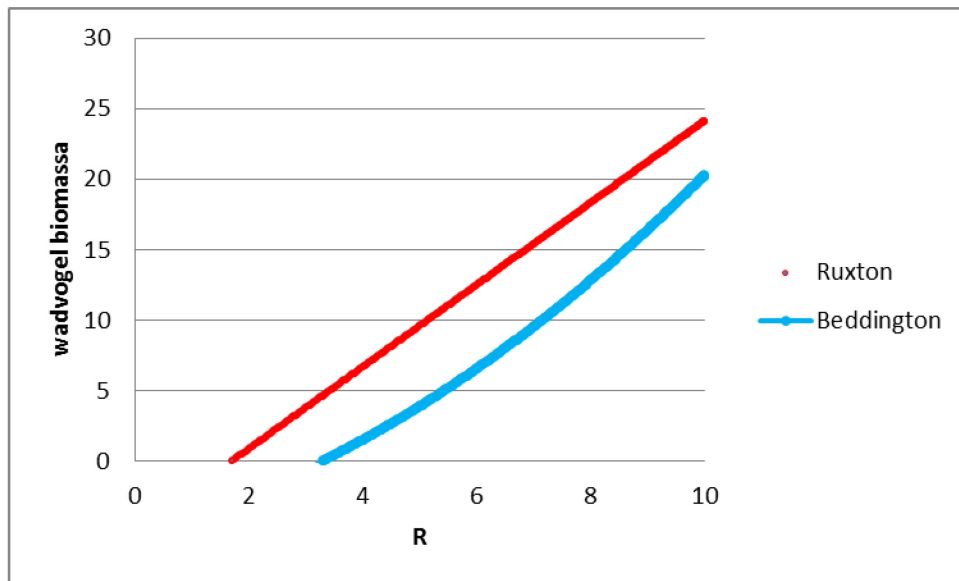
Tabel 6: Gebruikte parameterwaarden.

parameter	Waarde	eenheid
$I_{\max}$ <i>Calidris</i>	1.83	g/g·uur
$I_{\max}$ <i>Haemotapus</i>	0.658	g/g·uur
t_w	0.1	uur
t_h	0.1	uur
T <i>Calidris</i>	0.25	g/g·dag
T <i>Haemotapus</i>	0.15	g/g·dag

We veronderstellen dat er drie eenheden veranderen met verandering in foerageerareaal, te weten: de foerageertijd (f), het foerageeroppervlak en het voedselaanbod (R) (zie ook schema in figuur 1). We zullen echter niet de effecten van vermindering in foerageertijd kunnen bepalen omdat het niet bekend is bij welke minimale foerageertijd werkelijk genoeg voedsel ingenomen kan worden. Sommige bronnen melden een minimale foerageertijd van 4-6 uur (D. de Jong pers. comm.), waarbij het niet direct duidelijk is of er een verschil zou zijn tussen grote en kleine soorten. Deze maat zal echter volledig afhangen van de droogvalduur en de voedselbeschikbaarheid, immers als er erg veel voedsel ligt hoeft er maar een relatief korte foerageerperiode te zijn waarbij de vogels zich vol kunnen eten. Omdat de waarde van deze minimale foerageertijd zeer onduidelijk is, zullen we deze factor niet meenemen. Dit heeft als consequentie dat we niet kunnen inschatten wat het effect is van verminderende droogvalduur op de energiehuishouding van steltlopers. In plaats daarvan zullen we ons richten op het effect van vermindering in voedselaanbod.

Effect van vermindering in voedselaanbod

Figuur 5 laat zien dat bij een verlaging van voedseldichtheid, het Ruxton type (rode lijn) altijd een hogere biomassa behoudt dan het Beddington type (blauwe lijn) (ook bij hogere voedseldichtheden). Gegeven de maximale foerageertijden (13 uur/dag voor het Ruxton type en 11 uur/dag voor het Beddington type) kan het Ruxton type efficiënter gebruik maken van het aanwezige voedsel. Hier wordt het verschil bij minimale vogelbiomassa ($B \sim 0$) enkel en alleen veroorzaakt door het verschil in maximale productiecapaciteit ($I_{\max} - T$), en niet door interferentie. Naarmate er meer vogels zijn, neemt interferentie toe. Als de voedseldichtheid hoog genoeg is vermindert het verschil in interferentie tussen de beide typen en wordt het verschil tussen beide typen weer veroorzaakt door enkel het verschil in productiecapaciteit. Die productiecapaciteit is altijd groter bij het Ruxton type.



Figuur 5: Biomassa van steltlopers (B_i , g/m²) over veranderende voedseldichtheid R (g/m²). Blauwe lijn: grotere steltlopersoorten met Beddington-type interferentie. Rode lijn: kleinere soorten met Ruxton-type interferentie. $H=10$.

Effect van vermindering in foerageerareaal

Aangenomen dat het aantal vogels niet verandert zal door het verkleinen van het beschikbare habitat de dichtheden steltlopers recht evenredig vergroten op dat oppervlak. Dit veroorzaakt behalve een grotere foerageerdruk op het voedsel ook meer interferentie onder vogels. Omdat het Ruxton type minder effect vertoont van dichtheid op interferentie dan het Beddington type, zal het verkleinen van het foerageeroppervlak via de toename in vogeldichtheid meer effect hebben op het Beddington type. Het effect van verandering in areaal voor voedsel voor vogels is moeilijk te verifiëren door data. Zowel Zwarts e.a. (2011) als Troost & Ysebaert (2011) laten zien dat voedseldichtheid reageert op droogvalduur, maar dat de precieze reactie van verschillende voedseltypen op droogvalduur (bv. schelpdieren vs. wormen) kan verschillen. Zo kan men aannemen dat op platen met kortere droogvalduur de dichtheid schelpdieren in hogere mate hoger zal zijn dan op platen met langere droogvalduur. Wat het effect van de verandering in deze voedselsamenstelling is op vogels is niet direct duidelijk en hangt sterk af van de geschiktheid als voedsel van de beschikbare prooien voor de diverse steltlopersoorten. Gegeven de verschillen in voedselvoorkeur tussen verschillende steltlopers en de mogelijkheid van steltlopers om hun eetpatroon te veranderen leiden de inzichten van Troost & Ysebaert (2011) en Zwarts e.a. (2011) niet tot eenduidige regels voor de verandering in voedsel voor vogels.

6. Conclusies

Uit de literatuursurvey over basaal metabolisme, opnamesnelheid en foerageertijd blijkt dat kleinere steltlopersoorten meer energie kunnen overhouden per gram vogel dan grotere soorten. Aangenomen daarbij is dat het verschil tussen opnamesnelheid en basaal metabolisme in essentie het maximale potentieel van een vogel weergeeft om tegenslagen op te vangen. Hoewel een vogel nauwelijks gebruik zal maken van zijn maximale potentieel en meestal een fractie van dat potentieel gebruikt, zal hij als de nood hoog is dit wel kunnen. Wanneer de vogel dus onder stress staat van het verminderen van foerageergebied en voedsel, wordt hierbij aangenomen dat de vogel zijn potentieel kan gebruiken over langere periodes om af te wijken van zijn 'normale' gebruik van zijn potentieel. Deze studie laat vervolgens zien dat het potentieel hoger ligt bij kleinere soorten steltlopers dan bij grotere. Als consequentie zal een grotere soort eerder moeite hebben bij een verlaging van voedselbeschikbaarheid of foerageergebied dan een kleinere soort.

Hoewel het effect van temperatuur ook afhangt van de grootte van een soort (Kooijman, 2010), is een mogelijke uitwerking van deze stelling dat er gedurende een strenge winter, wanneer voedselbeschikbaarheid (drastisch) minder wordt er meer grote dan kleine soorten doodgaan. Uit een recente survey van vorstslachtoffers in de Ooster- en Westerschelde gedurende de winter van 2011-2012 komt inderdaad dat (ook relatief tot overblijvende aantallen) meer grote soorten zijn gevonden dan kleine (Wolf e.a., 2012), al plaatsten de auteurs zelf de kanttekening dat er ook vraat op de kadavers door ratten plaatsvond en dat dat mogelijk meer effect had op kleinere soorten.

Eerdere studies hebben al het verschil in aannames en resultaten laten zien tussen verschillende modellen voor interferentie (Van der Meer & Ens 1997). Wanneer wij, naast de verschillen uit de literatuursurvey, aannemen dat grotere soorten zoals scholekster en wulp vaker interferentie ondervinden tijdens zowel het zoeken als het eten van een prooi (Beddington-model), terwijl kleinere soorten zoals kanoet en bonte strandloper dat enkel ondervinden tijdens het zoeken (Ruxton model), blijkt dit nog een extra negatieve invloed te hebben op de persistentie van grotere soorten. Onder alle omstandigheden hier getest hebben grotere soorten steltlopers meer en eerder last van verandering in plaatareaal. Ten eerste omdat ze minder energie per gram vogel overhouden (figuur 3) en ten tweede omdat ze meer last hebben van interferentie onder elkaar (figuur 4).

De aannames die bij deze stelling horen zijn essentieel om de juiste conclusie te trekken uit en toepassingen te vinden voor deze studie. Zo is aangenomen dat alle vogels een gelijke beschikbaarheid van voedsel ondervinden en dat ze allen voedsel eten dat hetzelfde reageert op verandering in plaatareaal. Ook is verondersteld dat het voedsel uniform en homogeen verdeeld is over het oppervlak. Daarnaast is aangenomen dat de kosten voor het vinden van voedsel (kosten m.b.t. bv. foerageerafstanden) gelijk zijn per gram vogel en dat al het voedsel dezelfde hoeveelheid energie oplevert. Deze aannames zijn gedaan om verschillende soorten met elkaar te kunnen vergelijken. In de praktijk zullen hier ook veel verschillen tussen soorten ontstaan. Zo zal de ene soort een prooi hebben dat abundant is maar weinig energie oplevert, en de ander leeft van minder prooien maar van hogere kwaliteit. Hoe deze verschillen tussen soorten beïnvloed worden door verandering in plaatareaal kan niet met deze studie worden onderzocht.

De aanname dat het maximale potentieel gebruikt kan worden over langere periodes is voorstelbaar gezien de verhoudingen tussen gemiddelde en maximale opname en maximaal gebruik en BMR (figuur 2). In de praktijk kan de gemeten maximale opname een resultaat zijn van morfologische veranderingen (bv. in kanoet, Piersma e.a., 2004) die kosten met zich mee kunnen brengen waardoor in voedselarme situaties de maximale voedselopname nooit asymptotisch benaderd kan worden.

De hypothesen uit deze studie moeten getoetst worden, net als de aannames. Toetsing van de hypothesen uit dit rapport vereisen vrijwel allemaal veldwerk en experimenten (zie laatste paragraaf).

Allometrische relaties zijn vooral bedoeld om een gemiddelde relatie (in dit geval tussen soorten) weer te geven. Daarbij worden afwijkingen van verschillende soorten op deze relatie vaak teniet gedaan. Uit de literatuursurvey is gebleken dat de productie, bepaald aan de hand van empirisch vastgestelde waarden,

van enkele soorten ondergemiddeld was terwijl dat van *Calidris canutus* bovengemiddeld bleek ten opzichte van de regressie. Soort-specifieke metingen zijn dus essentieel om verschillende reacties van soorten te kunnen verklaren.

Er kan worden aangenomen dat de totale biomassa vogels gelijk verdeeld wordt over de zandplaten en dat bij het kleiner worden van platen de totale populatiebiomassa zich herverdeelt. Omdat het oppervlak kleiner wordt, wordt de dichtheid van vogels groter. Deze aanname is te verdedigen door de lange levensduur en mobiliteit van steltlopers. Maar het is onduidelijk hoe de groepsdynamiek die sommige (kleinere) soorten kenmerkt hier invloed op zal hebben. Hoe de beschikbaarheid van voedsel verandert met verandering in plaatareaal is echter niet bekend. Mogelijk is de mobiliteit en productie van het voedsel zodanig, dat het in hogere dichtheden voorkomt op geslonken platen. Het is echter ook voorstelbaar dat voedselaanbod simpelweg vermindert door de afname van plaatoppervlak. Ook is er de mogelijkheid dat de soortensamenstelling en/of de grootte-verdeling van het voedsel verandert door verandering in plaatareaal/sediment, waardoor de verandering in voedselaanbod anders wordt voor soorten met verschillende voedselvoorkeuren. Al deze effecten op voedselaanbod op slinkende platen dienen te worden onderzocht voordat er definitieve uitspraken gedaan kunnen worden over het effect van verandering in plaatareaal op verschillende soorten steltlopers. Zwarts e.a. (2011) en Troost & Ysebaert (2011) laten in ieder geval zien dat verschillende voedseltypen voorkomen op platen met andere droogvalduur. Hoe de verandering van plaatareaal en droogvalduur effect heeft op een aanwezige samenstelling van voedseltypen en hoe eventuele veranderingen in die samenstelling effect heeft op de voedselopname van vogels wordt daarmee niet direct duidelijk en dient verder onderzocht te worden. Evenwichtsbifurcaties over R (figuur 5) laten zien dat een populatie kleine steltlopers minder voedsel behoeft om een bepaalde biomassa in stand te houden dan een populatie grote steltlopers. In het geval dat morfologische veranderingen leiden tot een vermindering van de voedseldichtheid, zal dit dus een groter effect hebben op grote dan op kleine steltlopers. Daarbij is het wel nog een open vraag hoe de minimale foerageerduur verschilt tussen de soorten.

Suggesties voor vervolgonderzoek

Belangrijke factoren die zullen meespelen in het voortbestaan van steltlopers bij verandering in plaatareaal (kwantitatief zoals vnl. in de Oosterschelde, kwalitatief zoals vnl. in de Westerschelde) hebben vooral te maken met voedsel; op welke tijden blijft het voedsel beschikbaar en hoeveel van het voedsel blijft beschikbaar voor steltlopers? Gezien de diversiteit van voedselbronnen tussen de verschillende soorten vogels en de mogelijke verschillen in het effect van verandering in plaatareaal op de samenstelling, distributie en productie van voedselbronnen is hier geen eenduidig antwoord op te geven. Vragen die beantwoord moeten worden voordat er met modellen aan gerekend kan worden zijn bijvoorbeeld: Wat is de verandering in voedselsamenstelling en -dichtheid op een slinkende plaat (bijv. in relatie tot droogvalduur)? Hoe reageren steltlopers op verandering in voedselsamenstelling, of: wat is het effect van veranderende voedselsamenstelling op de productie van steltlopers? Wordt er door steltlopers gecompenseerd voor de afname van een voedselbron door meer van andere voedselbronnen te gebruiken? Zijn er verschillen tussen soorten steltlopers in hoe ze compenseren voor de veranderingen in voedselsamenstelling?

Een model is slechts zo goed als de data waarop het gebaseerd is. Gegeven de experimentele parameterschattingen geeft het model zoals hier gepresenteerd een inschatting van de verschillen in effecten van verandering in plaatareaal tussen grote en kleine soorten steltlopers. Omdat op de bovenstaande vraagstukken over veranderingen in voedsel geen studies zijn verricht, is er geen modeloefening die deze vragen kwantitatief kan beantwoorden. Metingen uit het veld en in het lab zullen uitsluitsel moeten geven over de gestelde vraagstukken, voordat een model effecten van verandering in plaatareaal op de persistentie van steltlopers niet alleen kan inschatten maar ook kwantitatief kan voorspellen. Om verschillen tussen soorten te kunnen voorspellen zullen ook meer soort specifieke metingen aan de effecten op verschillende soorten steltlopers gedaan moeten worden.

7. Dankwoord

Dank gaat uit naar Jaap van der Meer (NIOZ), Luca van Duren en John de Ronde (beide Deltares) voor hun commentaren op eerdere versies van dit rapport.

Kwaliteitsborging

IMARES beschikt over een ISO 9001:2008 gecertificeerd kwaliteitsmanagementsysteem (certificaatnummer: 57846-2009-AQ-NLD-RvA). Dit certificaat is geldig tot 15 december 2015. De organisatie is gecertificeerd sinds 27 februari 2001. De certificering is uitgevoerd door DNV Certification B.V. Daarnaast beschikt het chemisch laboratorium van de afdeling Milieu over een NEN-EN-ISO/IEC 17025:2005 accreditatie voor testlaboratoria met nummer L097. Deze accreditatie is geldig tot 27 maart 2017 en is voor het eerst verleend op 27 maart 1997; deze accreditatie is verleend door de Raad voor Accreditatie.

Referenties

- Beddington, J.R., 1975. MUTUAL INTERFERENCE BETWEEN PARASITES OR PREDATORS AND ITS EFFECT ON SEARCHING EFFICIENCY. *Journal of Animal Ecology* 44, 331-340.
- Brown, James H., James F. Gillooly, Andrew P. Allen, Van M. Savage, & Geoffrey B. West. 2004. TOWARD A METABOLIC THEORY OF ECOLOGY. *Ecology* 85:1771-1789. <http://dx.doi.org/10.1890/03-9000>
- Ens, B.J., Esselink, P., & Zwarts, L., 1990. KLEPTOPARASITISM AS A PROBLEM OF PREY CHOICE - A STUDY ON MUDFLAT-FEEDING CURLEWS, NUMENIUS-ARQUATA. *Animal Behaviour* 39, 219-230.
- Ens, BJ, Brinkman, AG, Dijkman, E, Meesters, E, Kersten, M, Brenninkmeijer, A, Twisk, F. 2005. Modelling the distribution of waders in the Westerschelde. What is the predictive power of abiotic variables? *Alterra-rapport* 1193:1-140.
- Ens, BJ, Oosterbeek, KH, Rappoldt, C. 2008. WEBTICS voor Kanoeten. Rapportage over de werkzaamheden die nodig zijn om het simulatiemodel WEBTICS toe te passen op de Kanoet. SOVON-onderzoeksrapport 2008/13:1-43.
- Ens, BJ, Rappoldt, C, Zwarts, L. 2006. WEBTICS voor Wulpen. Rapportage over de werkzaamheden die nodig zijn om het simulatiemodel WEBTICS toe te passen op de Wulp. SOVON-onderzoeksrapport 2006-11/EcoCurves rapport 3:1-58.
- Gils, J.A. van, Battley, P. F., Piersma, T. & Drent, R. (2005). Reinterpretation of gizzard sizes of red knots world-wide emphasises overriding importance of prey quality at migratory stopover sites. *Proc. R. Soc. B* 272, 2609-2618.
- Kersten, M., & Piersma, T., 1987. HIGH-LEVELS OF ENERGY-EXPENDITURE IN SHOREBIRDS - METABOLIC ADAPTATIONS TO AN ENERGETICALLY EXPENSIVE WAY OF LIFE. *Ardea* 75, 175-187.
- Kooijman S.A.L.M. 2010. Dynamic Energy Budget theory for metabolic organisation, 3rd edition, Cambridge University Press, Cambridge.
- Kvist, A., & Lindstrom, A., 2001. Basal metabolic rate in migratory waders: intra-individual, intraspecific, interspecific and seasonal variation. *Functional Ecology* 15, 465-473.
- Kvist, A., & Lindstrom, A., 2003. Gluttony in migratory waders - unprecedented energy assimilation rates in vertebrates. *Oikos* 103, 397-402.
- Peters, R.H., 1983. The ecological implications of body size. Cambridge University Press, Cambridge.
- Piersma, T., J.A. Gessaman, A. Dekinga en G.H. Visser. 2004. Gizzard and other lean mass components increase, yet Basal Metabolic Rates decrease, when red knots *Calidris canutus* are shifted from soft to hard-shelled food. *Journal of Avian Biology*. Volume 35, Issue 2, pages 99-104, March 2004.
- Rappoldt, C, Ens, BJ. 2007. Scholeksters en de verruiming van de Westerschelde; Modelberekeningen voor de periode 1992-2015 aan het effect van de voorgenomen verruiming van de vaargeul op het aantal scholeksters. *EcoCurves rapport* 5/SOVON-onderzoeksrapport 2007/03:1-59.
- Rappoldt, C, Ens, BJ, Kersten, M, Dijkman, E. 2004. Wader Energy Balance & Tidal Cycle Simulator WEBTICS. Technical Documentation version 1.1. *Alterra rapport* 869:1-95.
- Rappoldt, C, Kersten, M, Ens, BJ. 2006. Scholeksters en de droogvalduur van kokkels in de Oosterschelde; Modelberekeningen voor de periode 1990-2045 aan het effect van zandhonger en zeespiegelstijging op het aantal scholeksters. *Ecocurves rapport* 2/SOVON-onderzoeksrapport 2006/12:1-61.
- Ruxton, G.D., Gurney, W.S.C., & de Roos, A.M., 1992. Interference and Generation Cycles. *Theoretical Population Biology* 42, 235-253.
- Schekkerman, H., Meininger, P. L. & Meire, P. M. , 1994. Changes in the Waterbird Populations of the Oosterschelde (Sw Netherlands) as a Result of Large-Scale Coastal Engineering Works. *Hydrobiologia* **283**, 509-524.
- Troost & Ysebaert, 2011. ANT Oosterschelde: Long-term trends of waders and their dependence on intertidal foraging grounds. *IMARES-rapport nummer* C063/11.
- Triplet, P., Stillman, R.A., & Goss-Custard, J.D., 1999. Prey abundance and the strength of interference in a foraging shorebird. *Journal of Animal Ecology* 68, 254-265.
- Vahl, W.K., van der Meer, J., Weissing, F.J., van Dullemen, D., & Piersma, T., 2005. The mechanisms of interference competition: two experiments on foraging waders. *Behavioral Ecology* 16, 845-855.
- VanderMeer, J., & Ens, B.J., 1997. Models of interference and their consequences for the spatial distribution of ideal and free predators. *Journal of Animal Ecology* 66, 846-858.
- Wadernorph. <http://individueleecology.bournemouth.ac.uk/software.html>.

- Wolf, P.A., M.S.J. Hoekstein en S.J. Lilipaly, 2012. Vorstslachtoffers onder watervogels in de Oosterschelde en de Westerschelde in februari 2012. Memo als bijlage bij database RWS2012.
- Zwarts, L., Blomert, A.M., & Hupkes, R., 1990. INCREASE OF FEEDING TIME IN WADERS PREPARING FOR SPRING MIGRATION FROM THE BANC-DARGUIN, MAURITANIA. *Ardea* 78, 237-256.
- Zwarts, L. 2009. Voedsel voor steltlopers in de Oosterschelde: nazomer 2009. A&W-rapport 1346:1-79.
- Zwarts, L., A.-M. Blomert, D. Bos, M. Sikkema. 2011. Exploitation of intertidal flats in the Oosterschelde by estuarine birds. A&W-report 1657.

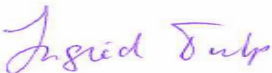
Verantwoording

Rapportnummer: C067/13

Projectnummer: 4303100401

Dit rapport is met grote zorgvuldigheid tot stand gekomen. De wetenschappelijke kwaliteit is intern getoetst door een collega-onderzoeker en het betreffende afdelingshoofd van IMARES.

Akkoord: Ingrid Tulp
Onderzoeker

Handtekening: 

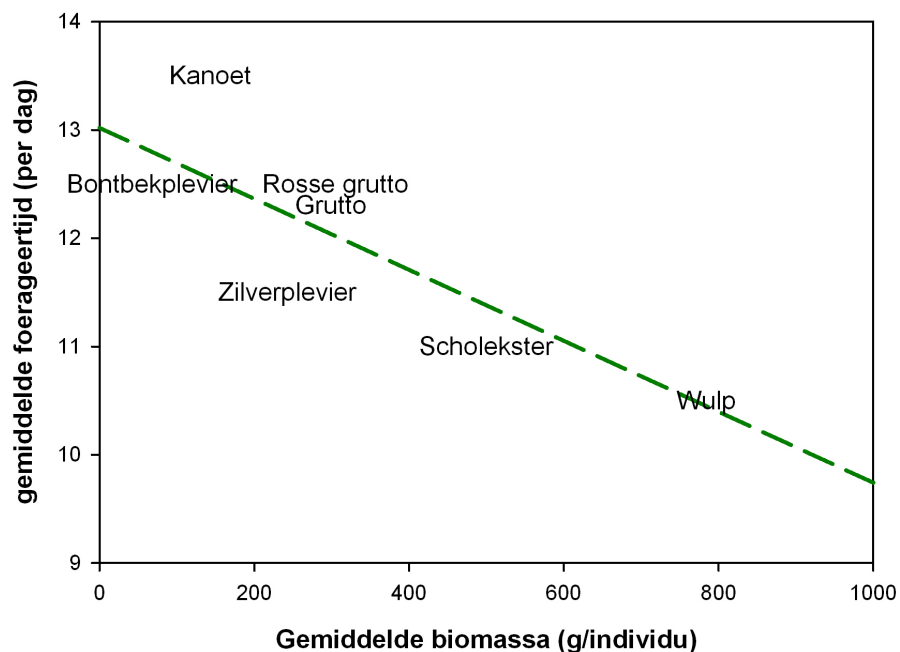
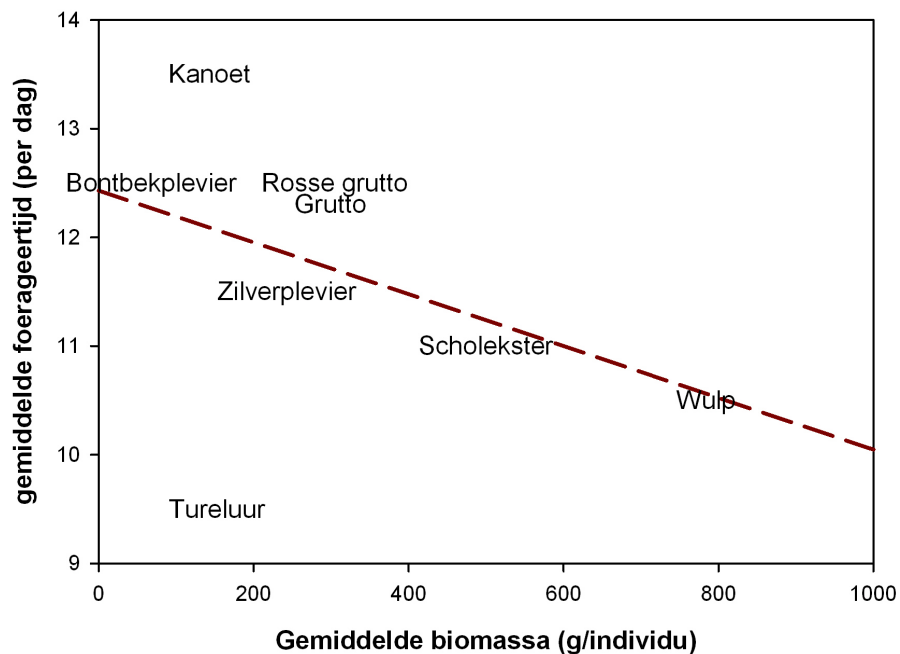
Datum: 16 april 2013

Akkoord: Birgit Dauwe
Afdelingshoofd Delta

Handtekening: 

Datum: 16 april 2013

Bijlage A: foerageertijd en individuele massa



Figuur 1A: foerageertijd per dag als functie van de gemiddelde individuele massa van volwassen vogels. Bovenste paneel: relatie met tureluur ($R^2=0.18$). Onderste paneel: relatie zonder tureluur ($R^2=0.70$).