

Inzicht uit vergelijkingen: ecologisch onderzoek aan wadvogels wereldwijd

Theunis Piersma & Bernard Spaans

De meeste biologische inzichten worden geboren uit vergelijkingen: tussen kleine en grote soorten, tussen grazers en vleeseters, tussen waterrijke en waterarme biotopen, tussen de toendra en de tropen. Om de rol van onze eigen Waddenzee en Delta in beeld te brengen en om de achtergronden en consequenties van wadvogeltrek beter te begrijpen, ondernemen Nederlandse vogelonderzoekers nu al weer meer dan 20 jaar expedities naar waddengebieden elders in de wereld. In eerste instantie werden vergelijkingen gemaakt tussen hele wadvogelgemeenschappen en tussen de hoeveelheden bodemdieren beschikbaar als wadvogelvoedsel. Later kwamen ook soortspecifieke 'ecologische eigenschappen' zoals opvetsnelheid en energieverbruik in beeld. De eerste expedities naar West- en Noord-Afrika in 1980-1983 waren aanleiding om de WIWO (de Stichting Werkgroep Internationaal Wad- en Watervogelonderzoek) op te richten. Door de werkzaamheden vanuit de WIWO, maar ook daarbuiten, is het werkgebied van Nederlandse wadvogelonderzoekers inmiddels wereldwijd geworden. Een voortgangsrapportage over de mondialisering van ons wadvogelwerk.

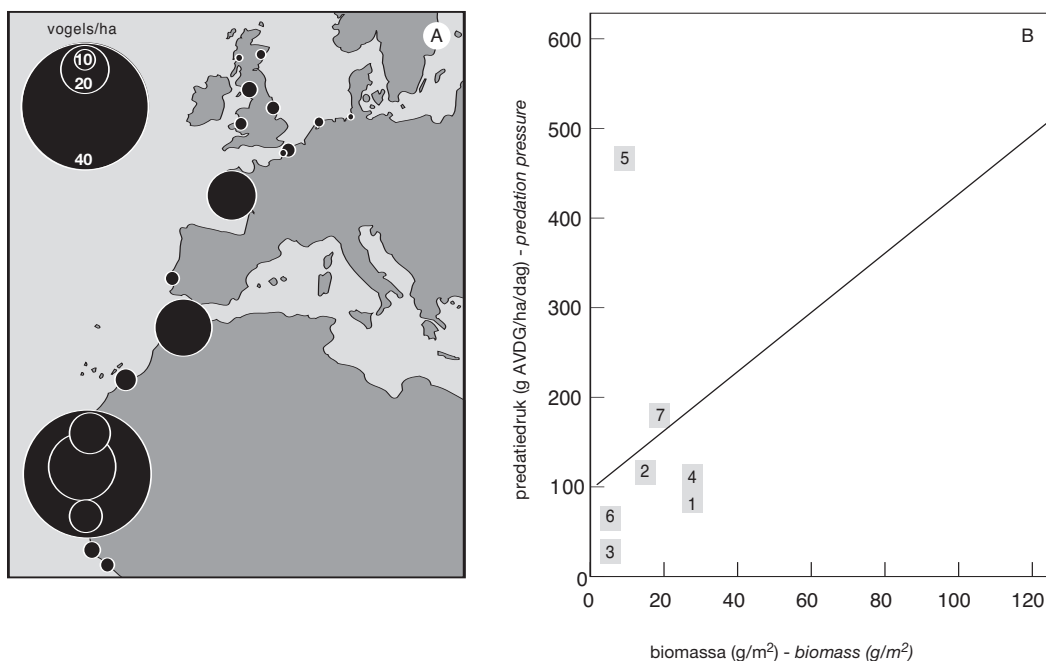
West-Afrikaans winterwerk

Voordat er begonnen kan worden met het maken van vergelijkingen zul je moeten beschikken over adequate beschrijvingen van (een deel van) de werkelijkheid. Tijdens de eerste expedities naar de grootste wadgebieden langs de Atlantische kust van Afrika, de Banc d'Arguin in Mauritanië en de Bijagos Archipel in Guinée-Bissau, werd dan ook veel tijd besteed aan goede tellingen van de overwinterende wadvogels. Op de Banc d'Arguin gaat dat ongeveer zoals we dat in de Waddenzee gewend zijn: het bezoeken van alle hoogwatervluchtplaatsen en het tellen en schatten van de aanwezige wadvogelaantallen (Altenburg *et al.* 1982). In de Bijagos Archipel verdwijnen de wadvogels tijdens hoogwater tussen de mangroven en dus moeten ze tijdens laagwater, steekproefsgewijs, op de wadplaten worden geteld (Zwarts 1988).

Op beide plaatsen bleken de aantallen fenomenaal. Op de Banc d'Arguin werden in 1980 meer dan twee miljoen overwinterende steltlopers geteld (Altenburg *et al.* 1983). Dit aantal bleek in 1997 nog steeds aanwezig te zijn, al waren de aantalsverhoudingen tussen de soorten inmiddels danig veranderd (Zwarts *et al.* 1998). In Guinée-Bissau werden in 1982/83 een

kleine miljoen overwinterende steltlopers gevonden, en ook dat aantal werd in latere jaren bevestigd, opnieuw met behoorlijke wijzigingen in de soortensamenstelling (Zwarts *et al.* 1988, Salvig *et al.* 1994). Door al dit telwerk kregen we grip op de aantallen steltlopers die gebruik maken van wat we toen de 'Oost-Atlantische trekroute' zijn gaan noemen (Smit & Piersma 1989). Ook gingen we ons realiseren dat de overwinterende aantallen in het Waddengebied veel lager zijn dan die in West-Afrika, al pleisteren tijdens de voor- en najaarstrek heel veel van die vogels tijdelijk bij ons.

Een tweede lijn van beschrijvend onderzoek betrof het voedsel voor al die vogels in de overwinteringsgebieden in Europa en Afrika. In 1980, tijdens de eerste Nederlandse expeditie naar de Banc d'Arguin, werd een eerste dapper poging gedaan om de voedselbeschikbaarheid voor wadvogels in beeld te brengen (Engelmoer *et al.* 1984). Aangezien de dichtheid aan wadvogels op de Banc d'Arguin vele malen hoger was dan in de Waddenzee, verwachtten we er ook veel hogere dichtheden en gewichten aan wadbodemdieren. Maar we vonden juist minder biomassa, een bevinding die door later onderzoek werd bevestigd (Wolff *et al.* 1993). Door het samenbrengen van gege-

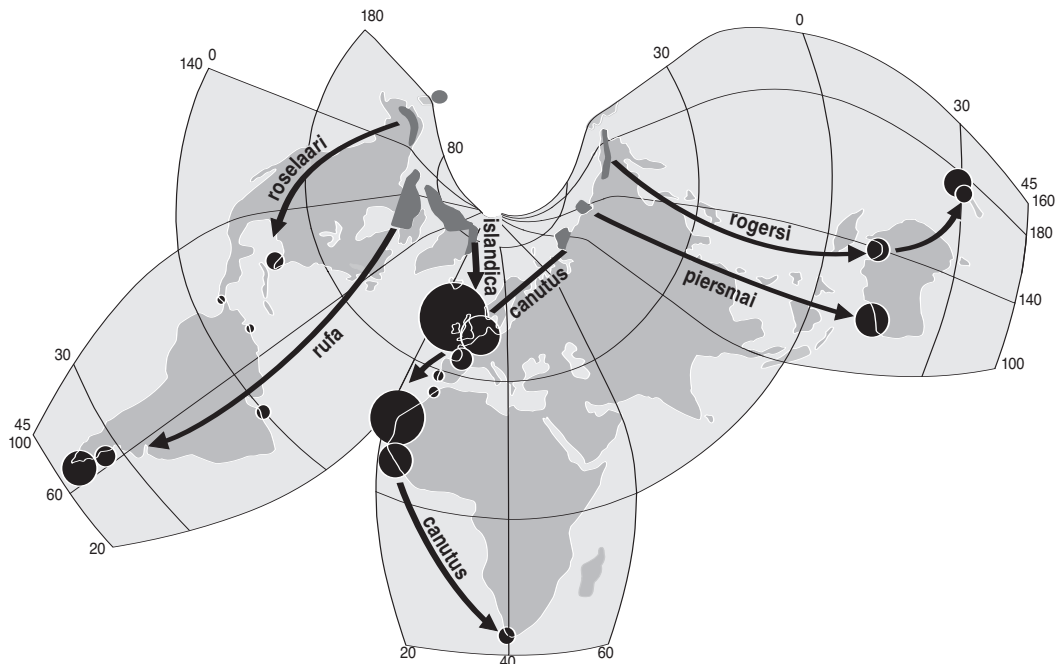


Figuur 1. Dichtheden van overwinterende steltlopers op wadplaten langs de Noordwest- Europese en West-Afrikaanse kusten (A; van de Kam *et al.* 1999) en de relatie tussen voedselaanbod en predatiedruk (beide uitgedrukt in grammen asvrij drooggewicht, AVDG) in verschillende gebieden langs de Oost-Atlantische trekroute (B; vrij naar Zwarts 1988). De getrokken lijn geeft de relatie tussen voedselaanbod en predatiedruk aan voor een serie proefvlakken langs de Friese Waddenzeekust en 1= gehele Nederlandse Waddenzee, 2= Ventjagersplaten, Deltagebied, 3= estuarium van de Taag, Portugal, 4= Golf van Gabès, Tunesië, 5= Banc d'Arguin, Mauritanië, 6= Bijagos archipel, Guinée-Bissau, 7= Lagune van Langebaan, Zuid-Afrika. *Densities of wintering waders on intertidal flats in northwest Europe and West Africa (A; from van de Kam et al. 1999) and the relationship between food abundance and predation pressure (both expressed as grams Ash-Free Dry Mass) for study areas within the same region (B; after Zwarts 1998). The straight line refers to the relationship between food and predation pressure for areas along the Frisian Wadden Sea coast, Netherlands. The numbered dots refer respectively to: 1= Dutch Wadden Sea, 2= Ventjager, Dutch Delta, 3= Tagus estuary, Portugal, 4= Gulf of Gabès, Tunisia, 5= Banc d'Arguin, 6= Archipelago dos Bijagos, Guinea-Bissau and 7= Langebaan Lagoon, South Africa.*

vens over de dichtheden aan steltlopers en het prooiaanbod voor een veel groter aantal wadplaatgebieden (figuur 1), kunnen we de situatie op de Banc d'Arguin nu in perspectief plaatsen. Hoewel de steltloperdichtheden de hoogste waarden bereiken op de Banc d'Arguin (figuur 1A), een gebied met een laag voedselaanbod, wordt elders langs de Oost-Atlantische trekroute, en binnen de Waddenzee, een behoorlijk deel van de variatie in vogeldichtheid wel dege- lijk verklaard door verschillen in voedselaanbod (figuur 1B). De Banc d'Arguin springt er dus uit door een hoge wadvogeldichtheid bij een be- trekkelijk lage biomassa aan wadvogelvoedsel. Om aan de grote vraag naar voedsel te vol- doen, zal de grotere predatie op de wadbodem- dieren op de Banc d'Arguin op de één of ande- re manier gecompenseerd moeten worden. Het is onwaarschijnlijk dat de predatie door krabben

en vissen op de Banc d'Arguin kleiner is dan in de Waddenzee, dus zal de compensatie moe- ten komen uit een hogere vestigingssnelheid van schelpdier- en wormenlarven op de wad- platen en een snellere groei van de bodemdier- en.

Het idee dat de Banc d'Arguin een soort lui- lekkerland voor wadvogels zou zijn werd ook te- gengesproken door de waarneming dat de meeste soorten vrijwel alle beschikbare tijd be- steedden aan voedselzoeken (Altenburg *et al.* 1982, Engelmoer *et al.* 1984). Tijdens de opvet- periode in het voorjaar nam de foerageeracti- viteit vooral 's nachts nog verder toe (Zwarts *et al.* 1990b). En de opvetsnelheden van de meeste soorten steltlopers waren in het voorjaar op de Banc d'Arguin relatief laag vergeleken met op- vetsnelheden elders op de wereld (Zwarts *et al.* 1990a). Hoezeer de opvetsnelheid op de Banc

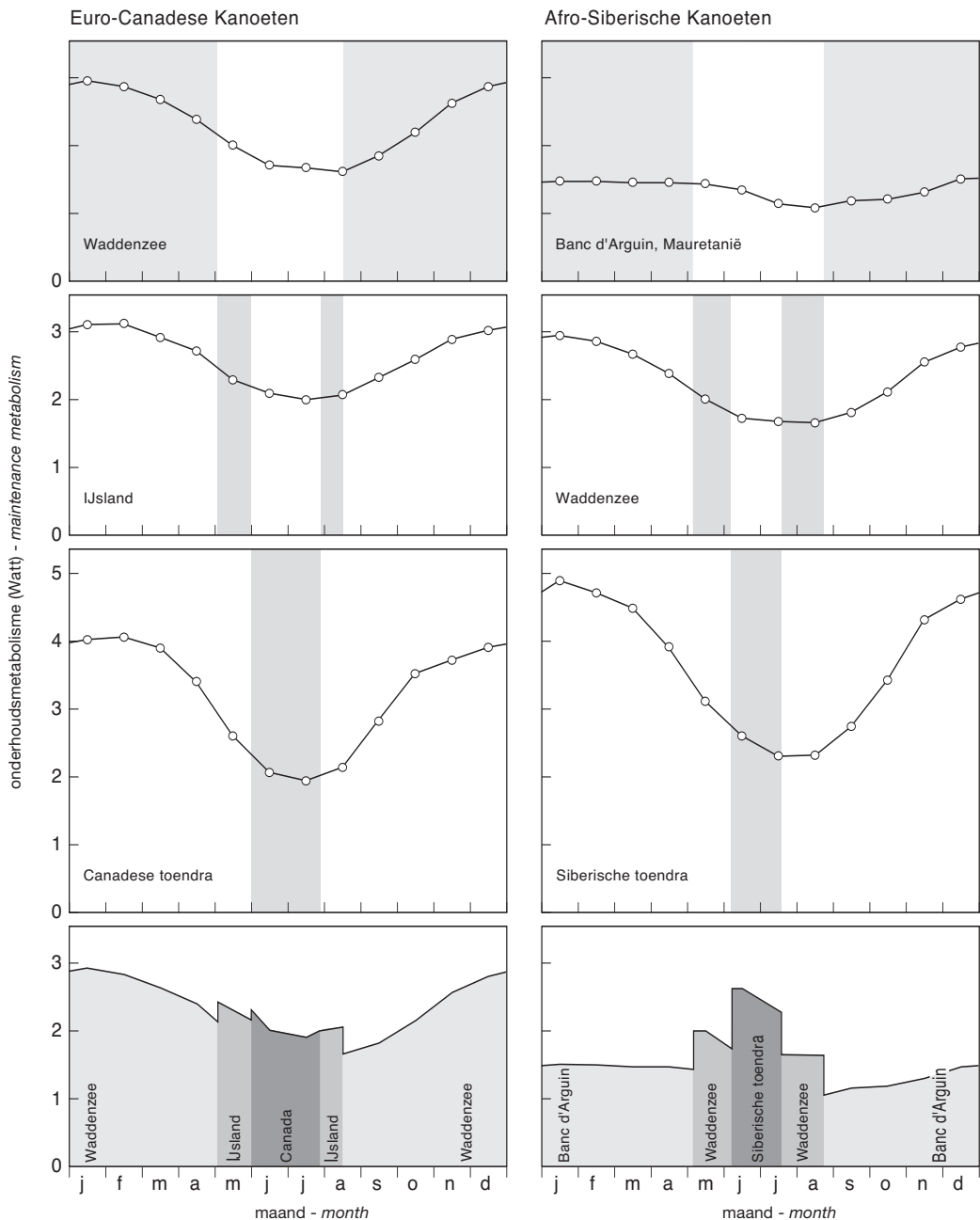


Figuur 2. Wereldverspreiding van zes verschillende Kanoetenpopulaties (aangeduid met hun wetenschappelijke ondersoortnaam) tijdens het broedseizoen en midden in de winter, met een schematische aanduiding van de zuidwaartse trekroute per populatie. *Distribution of the six recognized subspecies of Red Knots (indicated by their respective subspecies names) during the breeding season and in midwinter, with schematic outlines of the routes taken during southward migration.*

d'Arguin beperkt wordt bleek uit een detailstudie aan Regenwulpen *Numenius phaeopus*. Hun dagelijkse voedselopname, en daarmee hun opvetsnelheid, was in belangrijke mate afhankelijk van het paargedrag van hun belangrijkste prooi, de Wenkkrab *Uca tangeri*. De paartijd van deze Wenkkrabben is gerelateerd aan het maandelijkse tijdstip van volle en nieuwe maan, en dat varieert van jaar tot jaar. Dat de opvetsnelheid, en daarmee het moment waarop de Regenwulpen voldoende vet hebben opgeslagen om aan de noordwaartse migratie te beginnen, afhangt van het paargedrag van de Wenkkrabben verklaart dus waarom de timing van de doortrek van Regenwulpen door Nederland afhangt van de datum in april van volle maan (Zwarts 1990)! Als er op de Banc d'Arguin wadvogelvoedsel genoeg zou zijn, dan zou zo'n strakke correlatie met maanstanden niet worden gevonden. Regenwulpen zouden dan gewoon doen wat gemiddeld het beste voor hen is, en ieder jaar op hetzelfde moment door Nederland trekken.

Contrasterende kanoetenpopulaties

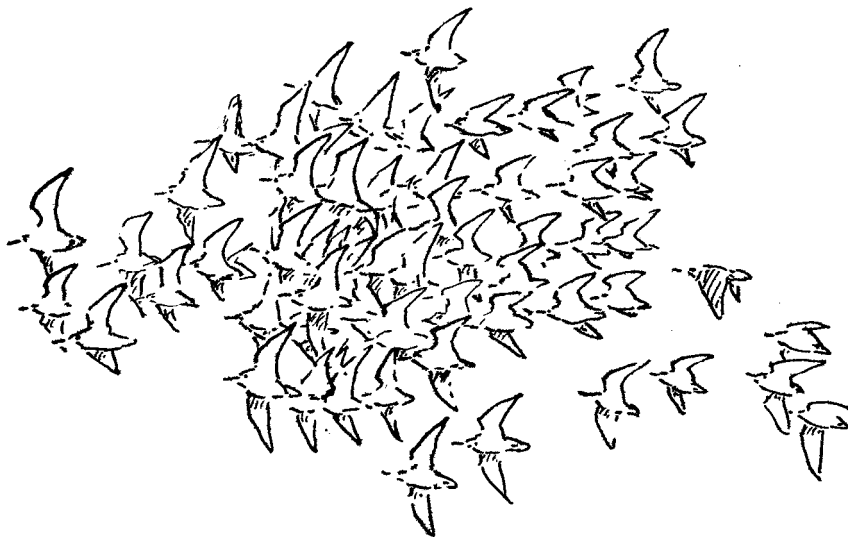
Het Regenwulpen-voorbeeld laat zien dat je vooral ver komt met het begrijpen van aspecten van de trek als je de onderzoekinspanning toespitst op een geschikte soort, een 'modelsoort'. In dit kader is rond 1988 gekozen om intensief de ecologische consequenties van de trek van Kanoeten *Calidris canutus* te gaan bestuderen (Piersma 1994). Er zijn vele argumenten om juist voor de Kanoetstrandloper te kiezen als modelsoort voor wadvogels die aan lange afstandstrek doen. Kanoeten broeden uitsluitend in de hoge Arctis en overwinteren in zowel de gematigde zone als in de tropen; ze leggen twee keer per jaar afstanden af die variëren tussen 5000 en 15 000 kilometer. Buiten de broedtijd leven ze vrijwel uitsluitend langs de kust, meestal in zeer grote groepen in een beperkt aantal wadengebieden op de wereld. Doordat ze gespecialiseerd zijn in het eten van schelpdieren die ze in zijn geheel opeten en in de maag kraken, is het dieet en zelfs de voedselopname relatief gemakkelijk te kwantificeren aan de hand van het uitpluizen van gedroogde poepjes (Dekinga



Figuur 3. Vergelijking van de maandgemiddelde waarden van het onderhoudsmetabolisme van *islandica*- en *canutus*-Kanoeten op de verschillende plaatsen waar ze zich in de loop van het jaar ophouden (berekend met voorspellende formules op grond van weersgegevens, zie tekst), en een samenvatting wat dit betekent voor een individu die van de ene plek naar de andere trekt (onderste panelen). Uit van de Kam *et al.* (1999). *Comparison of the monthly averages of the maintenance metabolism of two Knot-populations, islandica and canutus, at the three locations where they occur in the course of their migrations, with a summary of the annual cycle in the lower panels. From van de Kam et al. (2004).*

& Piersma 1993, J.A. van Gils e.a. in voorbereiding). Kanoeten komen in alle werelddelen voor en er zijn zes ondersoorten bekend die uiterlijk sterk op elkaar gelijken (figuur 2). Omdat deze

ondersoorten echter geheel verschillende broed- en overwinteringgebieden hebben, verschillen ze enorm in bijvoorbeeld de lengte van de af te leggen trekweg, de timing van trek en



daarmee samenhangend de timing van bijvoorbeeld de vleugelrui. Ondanks deze verschillen zijn de Kanoetenpopulaties/ondersoorten erg nauw verwant. Het is zeer waarschijnlijk dat het hele wereldwijde netwerk aan trekbanen van Kanoeten sinds de laatste IJstijd, dus tijdens de afgelopen 15 000 jaar, vanuit een overgebleven restpopulatie is opgebouwd (Baker *et al.* 1994, D.M. Buehler & A.J. Baker pers. med.). Dit is een belangrijk gegeven, omdat de verschillen in eigenschappen dus niet diep-verankerde (en daarmee moeilijk te verklaren) genetische variaties weerspiegelen, maar juist de huidige ecologische selectiedrukken waar we naar op zoek zijn.

Als voorbeeld vergelijken we hier de energetische consequenties van de verschillende trekstrategieën van de twee kanoetenpopulaties die beide van de Waddenzee gebruik maken, zij het gedurende verschillende tijden in het jaar. De broedvogels van Groenland en Noordoost-Canada (de ondersoort *islandica*) overwinteren in de Waddenzee, terwijl de kanoeten die in Siberië broeden (de ondersoort *canutus*) in West-Afrika overwinteren en de Waddenzee alleen gebruiken als tankstation. De meeste Siberische Kanoeten verblijven in Mauritanië (het gebied waarvoor de volgende berekeningen

zijn gemaakt) en een kleiner deel in het nog warmere Guinée-Bissau. We beperken ons overigens tot vergelijkingen van het onderhoudsmetabolisme, de kosten die een vogel maakt om zijn lichaam in een warme omgeving aan de praat en in de kou ook nog op temperatuur te houden (Wiersma *et al.* 1993, Wiersma & Piersma 1994). Overigens wordt verreweg het grootste deel van het verschil in energieverbruik tussen noord en zuid verklaard door het verschil in dit onderhoudsmetabolisme (Bruinzeel & Piersma 1998). Op grond van de weersgegevens van alle plaatsen waar de Kanoeten enige tijd doorbrengen (Müller 1980), en kennis van het biotoop-gebruik op die plaatsen, kan op grond van voorspellende formules (zie Wiersma *et al.* 1993, van de Kam *et al.* 1999) voor iedere plaats de jaarcyclus in onderhoudsmetabolisme berekend worden (figuur 3). Uit deze jaarpatronen kunnen we dan voor de verschillende Kanoeten-populaties relevante stukjes knippen en naast elkaar plakken. Er tekent zich dan een groot contrast tussen de twee populaties af: de Siberiërs maken verreweg de hoogste kosten in de zomer, de Canadezen in de winter (figuur 3).

Het maakt dus nogal wat uit of een Kanoetstrandloper in de Waddenzee of op de tropische Banc d'Arguin de winter doorbrengt: in

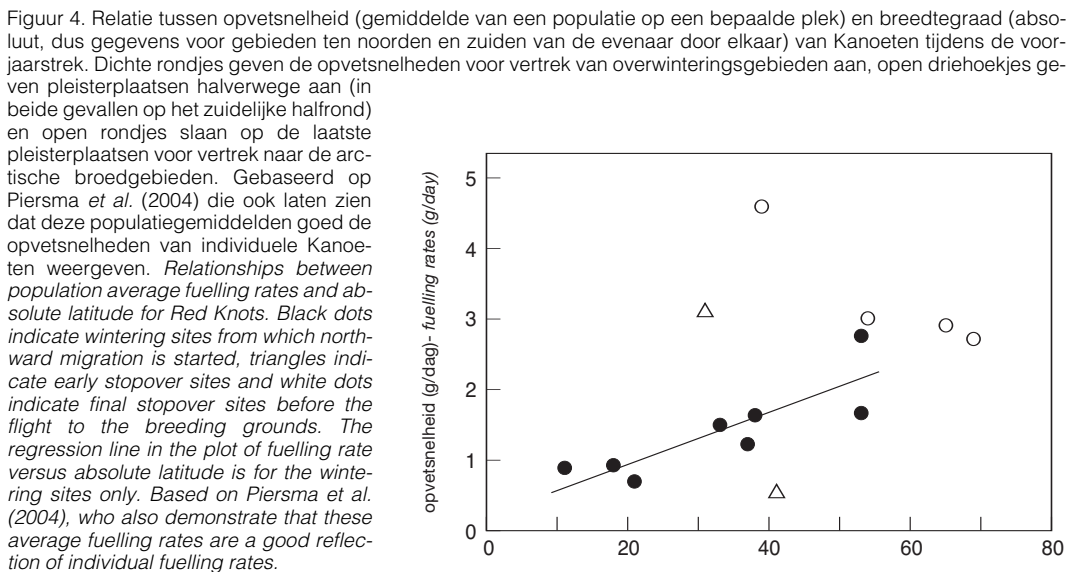
West-Afrika kost het onderhoudsmetabolisme gemiddeld maar half zo veel als in West-Europa. Van dat voordeel profiteren de in Afrika overwinterende vogels gedurende de hele overwinteringsperiode van acht maanden! Aangezien Kanoeten in West-Afrika doorgaans wat minder tijd besteden aan foerageren en vliegen dan soortgenoten die in de Waddenzee overwinteren, is het nog eens extra goedkoop in de tropen. Om in Mauritanië te overwinteren moet een Kanoet, vergeleken met een in de Waddenzee overwinterende soortgenoot, daarentegen wel twee keer 4000-5000 km extra vliegen. De extra vliegkosten worden echter ruimschoots gecompenseerd door de besparingen als gevolg van het gunstige klimaat. Kanoeten die in West-Afrika overwinteren verbruiken op jaarbasis (dus inclusief de voor- en najaarstrek en de broedperiode) naar schatting de helft minder energie dan Kanoeten die in West-Europa overwinteren (Piersma 1994, 2000). Deze gegevens bevestigen de ruwe schattingen van de energetische consequenties voor een overwintering in de tropen in plaats van de Waddenzee die eerder op grond van de schaarse gegevens over Rosse Grutto's *Limosa lapponica* waren gemaakt (Drent & Piersma 1990).

Geografische verschillen in opvetsnelheden

Je zou verwachten dat, gegeven de lagere onderhoudskosten, de Kanoeten in de periode dat

ze reserves moeten opbouwen dit in de tropen sneller kunnen doen dan in de Waddenzee. Het tegendeel blijkt echter waar, niet alleen op de Banc d'Arguin, maar ook in andere tropische waddengebieden zoals in Guinée-Bissau en in Noordwest-Australië. Voor Kanoeten uit de hele wereld blijkt de opvetsnelheid tijdens de voorjaarstrek positief gecorreleerd te zijn met de breedtegraad (figuur 4; uit Piersma *et al.* 2004). De hoogste opvetsnelheden worden gevonden in de noordelijkste waddengebieden, in de periode vlak voor de trek naar het broedgebied. Hoewel in deze noordelijke gebieden de biodiversiteit aan voedseldieren kleiner is, is de oogstbare biomassa, althans in het voorjaar, groter dan in de tropische gebieden. Het relatieve voedselgebrek is op de Banc d'Arguin in het voorjaar zelfs zo uitgesproken dat het Kanoeten en Rosse Grutto's alleen lijkt te lukken om in één ruk weer terug naar de West-Europese waddengebieden te vliegen als ze op grote hoogte langs de Sahara de wind in de rug krijgen (Piersma & Jukema 1990, Piersma & van de Sant 1992, van de Kam *et al.* 1999).

Ook blijkt het vertrekgewicht een functie van de opvetsnelheid te zijn; hoe groter de opvetsnelheid, hoe hoger het vertrekgewicht. Voor Kanoetenpopulaties die relatief dichtbij het broedgebied nog de mogelijkheid hebben om op te vetten (bijvoorbeeld de ondersoorten *rufa* en *islandica*) betekent dit dat ze bij aankomst in het broedgebied een grotere kans maken om



reserves over te hebben om de periode na aankomst op de toendra, als de voedselsituatie vaak slecht is, te overbruggen dan ondersoorten waarbij de laatst beschikbare tussenstations ver van de broedgebieden liggen (zoals bij *canutus*, *piersmai* en *rogersi*; zie figuur 2). De broedvogels van Groenland/Canada (*islandica*) zouden hierdoor in het voordeel kunnen zijn ten opzichte van de Siberiërs (*canutus*). De laatste opvetmogelijkheid voor *islandica* ligt op IJsland terwijl dat, voor zover nu bekend, voor de meeste *canutus* het Waddengebied van Sleeswijk-Holstein (Duitsland) is. Van de Waddenzee naar Siberië is het bijna twee keer zo lang vliegen als van IJsland naar Groenland/Canada, al hebben de Siberiërs waarschijnlijk meer mogelijkheden om onderweg een tussenstop te maken.

Overwinteren in West-Afrika of in Noordwest-Europa?

Als de Banc d'Arguin en andere tropische overwinteringsgebieden vanwege een gebrek aan hoogwaardig voedsel in het voorjaar geen lui-lekkerlanden zijn, waarom nemen dan toch zo veel wadvogels de moeite om er heen te vliegen? Zou het zo kunnen zijn dat het West-Afrikaanse wad ten opzichte van de Waddenzee relatief gezien best wel een lui-lekkerland is en dat deze gebieden juist om die reden zo in trek zijn bij steltlopers? Is de Banc d'Arguin zo dicht bevolkt dat in het voorjaar, als alle wadvogels tegelijkertijd heel veel willen eten om op tijd, in goede conditie, en met een mooi verenpak in de arctische broedgebieden te kunnen verschijnen, het ecosysteem van de Banc d'Arguin het net even niet op kan brengen?

Er zijn argumenten die pleiten voor deze gedachtengang (Ens *et al.* 1990, Meltotte 1996). Immers, in de nazomer trekt een groot deel van de in West-Afrika overwinterende steltlopers door de West-Europese getijdengebieden als die nog niet of nauwelijks bezet zijn door noordelijke overwintersaars. De dominante adulte vogels trekken door naar West-Afrika op een moment dat juvenielen nog in het Waddengebied moeten aankomen (bijvoorbeeld Nebel *et al.* 2000). Als ze hun zinnen niet op de West-Afrikaanse wadden hadden gezet, dan zouden deze adulten de zwakkere en later arriverende jonge vogels toch naar West-Afrika moeten verjagen? En waarom vliegen ze na de broedtijd meteen naar Afrika, in plaats van nog een tijdje in West-Europa te blijven om er (een deel van)

de slagpenrui door te maken zoals dat bijvoorbeeld wordt gedaan door een deel van de Nederlandse Kemphanen *Philomachus pugnax* en Grutto's *Limosa limosa*? Deze laatste twee soorten overwinteren in binnenlandse wetlands in Afrika, gebieden waar vanwege de variabele regenval de tijd van het vrijkomen van goede foerageergebieden bij zakkend water erg onvoorspelbaar is (Wymenga *et al.* 2002). In waddengebieden langs de kust is de voedselbeschikbaarheid door de regelmaat van het getij natuurlijk veel voorspelbaarder. Bij aankomst op de Banc d'Arguin of in de Bijagos Archipel weten wadvogels zeker dat het foerageergebied elke laagwaterperiode beschikbaar is, en dat daar voedsel aanwezig is. De prooien mogen dan misschien wat klein zijn, maar het is er wel warm en veel energie heb je dus niet nodig (tabel 1). Bovendien lopen ze later in de winter niet het risico, zoals wadvogels dat in de Waddenzee wel lopen, om door een strenge winter te worden overvallen. Het zou deze grote voorspelbaarheid kunnen zijn die het aantrekkelijk maakt om zo snel mogelijk de tropische waddengebieden te bereiken om daar te ruïen.

De 'moeilijkheden' die steltlopers in West-Afrika hebben met de opbouw van hun vetvoorraden in het voorjaar zouden dus wel eens het gevolg kunnen zijn van een sterke competitie voor kleine voedselorganismen, misschien indirect veroorzaakt door het feit dat deze kustgebieden voor veel wadvogels vanwege hun voorspelbaarheid als overwinteringsgebieden zo aantrekkelijk zijn (Meltotte 1996). Vooralsnog wegen de lengte van de trekweg en de opvetproblemen in het voorjaar kennelijk op tegen de voordelen die een overwintering op de wadden van West-Europa met zich meebrengt (tabel 1).

Het maken van demografische vergelijkingen

De afrekening van de ecologische voor- en nadelen van verschillende overwinteringsgebieden zoals samengevat in tabel 1 vindt plaats middels directe effecten op overleving, en via de indirecte effecten op het reproductiesucces (het aantal grootgebrachte jongen). Sinds 1998 proberen we grip te krijgen op de aanwas van jongen van de *islandica*-ondersoort van de Kanoet door een intensief vangprogramma in de Waddenzee, en sinds 2002 doen we dat ook voor de *canutus*-ondersoort door middel van winterse vang- en afleesexpedities naar de

Banc d'Arguin. Door kanoeten individueel te merken met een viertal kleurringen en een 'vlag' (een soort verlengde kleurring; zie foto), proberen we ook jaarlijkse schattingen van overleving te krijgen voor de beide overwinteringsgebieden (Brochard *et al.* 2002). Daarnaast geeft het individueel herkenbaar maken van de vogels de mogelijkheid om in detail het gebiedsgebruik gedurende de trek en de overwintering te bestuderen, en dit te vergelijken tussen beide ondersoorten.

We zijn ook nauw betrokken bij vergelijkbare studies aan de Amerikaanse ondersoort *rufa* (Baker *et al.* 2004), de in Nieuw-Zeeland overwinterende *rogersi* en de in Noordwest-Australië overwinterende *piersmai*. Ter vergelijking met een wadvogel waarvan de levenswijze in vele opzichten lijkt op die van de Kanoet, maar die vooral gespecialiseerd is in het eten

van wormen in plaats van schelpdieren, zijn we inmiddels ook begonnen aan een vrijwel identiek kleurringprogramma aan de Rosse Grutto. Net als bij de Kanoet is er ook bij deze soort in ons deel van de wereld sprake van twee populaties; één die in West-Europa overwintert en één die dat in West-Afrika doet. Binnen enkele jaren hopen we in staat te zijn eventuele verschillen in jaarlijkse overleving, en in de seizoenen waarop de sterfte bij de verschillende (onder-) soorten plaatsvindt, te koppelen aan de verschillen in trekgedrag.

Op de kortere termijn zijn er intussen reeds belangrijke inzichten verworven. Onmiddellijk nadat we in 1995 met het kleurringen van de Amerikaanse ondersoort *rogersi* waren begonnen kwamen we op het spoor van een sterke aantalsafname van deze populatie, die achteraf gezien al in 1990 was begonnen (zie Morrison *et*

Tabel 1. Vergelijking van de ecologische voor- en nadelen en de verdere consequenties van overwinteren in een West-Afrikaans waddegebied ten opzichte van de Waddenzee of andere gebieden in Noordwest-Europa. Naar van de Kam *et al.* (1999). *Comparison between the ecological cost and benefits, with further consequences, of wintering in the Northwest-European Wadden Sea compared to areas like the Banc d'Arguin in West-Africa. This table is based on a similar table in van de Kam et al. (2004).*

	Noordwest-Europa	West-Afrika
Voordelen	• Kortere afstand tot broedgebied • Grotere dichtheid prooidieren • Individuele prooidieren zijn over het algemeen groter	• Relatief gunstige windomstandigheden zorgen voor relatief lage reiskosten ondanks grotere afstand • Veel lager energieverbruik door hogere temperaturen • Meer stabiele en voorspelbare voedselbeschikbaarheid
Nadelen	• Energieverbruik is hoog en grenst aan het maximaal haalbare • Soms zijn grote delen van de wadplaten onbereikbaar door windstuwing van water, sneeuw en ijs • Om zulke perioden te overbruggen zijn vet-reserves noodzakelijk; dit geeft een lagere wendbaarheid in vlucht en daarmee mogelijk een hoger predatierisico • Voedselorganismen graven zich diep in en zijn dan onbereikbaar • Lage temperaturen maken tijdsperiode geschikt voor rui van lichaamsveren (geringere isolatie) kort	• Individuele prooidieren zijn over het algemeen erg klein • Hitte-stress kan de mogelijkheid beperken om hard te werken • Hitte-stress kan gebruik anderszins goede hoogwatervluchtplaatsen beperken
Consequenties	• Nu en dan komt sterk verhoogde sterfte voor • Voedsel moet 's winters over een groter foerageergebied worden gezocht • In voorjaar kan gebruik worden gemaakt van sterk verhoogde voedselbeschikbaarheid zonder last te hebben van concurrenten	• Gemiddeld een lagere jaarlijkse sterfte (?) • Veel grotere dichtheden aan foeragerende wadvogels op droogvallend wad • Concurrentie om voedsel tijdens opvetten voor noordwaartse trek



Individueel gekleurde Kanoetstrandloper, op het wad bij Texel gevangen in april 2002, en gefotografeerd in november 2003 in de Wash in Engeland (Chris Kelly) *Individually marked Red Knot, caught April 2002 at the island of Texel and observed/photographed November 2003 in the Wash, England.*

al. 2004). Inmiddels hebben we kunnen laten zien dat deze afname te maken heeft met het verdwijnen van de eieren van Degenkrabben *Limulus polyphemus* als gevolg van overbevising (Baker *et al.* 2004). De krabbeneieren waren tot voor kort gedurende enkele weken in overmaat te vinden op strandjes in de Baai van Delaware (Verenigde Staten), en vormden zo een soort *fast food* in het laatste opvetgebied voor de trekvlucht naar de toendra. Een plotselinge afname van de gemiddelde jaarlijkse overleving van de in Vuurland overwinterende *rufa*-Kanoeten van 85% naar *c.* 56% kwam precies op het moment dat de gemiddelde opvetsnelheid van deze populatie in de Baai van Delaware sterk begon af te nemen. Relatief zware individuele Kanoeten hadden een grotere kans om het jaar daarop weer in Delaware waargenomen te worden dan Kanoeten die niet zoveel re-

serves hadden kunnen aanleggen.

Het individuele merkprogramma op de Banc d'Arguin in Mauretanië heeft ook al tot interessante resultaten geleid. In 2002 telden we in het studiegebied op de Banc d'Arguin in totaal 13 500 Kanoeten. Door in november/december van dat jaar 243 Kanoeten te merken, brachten we daarmee de lokale ringdichtheid op $243/13\,500 = 1$ op 56. Van deze in 2002 gemerkte Kanoeten werden er een jaar later 59 (=24%) teruggezien in het vangstgebied en bleek dat hier gemiddeld 1 op de 59 vogels gemerkt was. Uit het feit dat een jaar later de ringdichtheid nog gelijk was, terwijl het aantal gemerkte vogels door sterfte alleen maar kleiner zal zijn geworden, mogen we concluderen dat er sprake is van een zeer hoge mate van plaatstrouw, veel hoger dan we ooit in een deelgebied van onze Waddenzee bij *islandica* hebben kunnen



De Kanoet leent zich bij uitstek als 'modelsoort' voor onderzoek aan trekstrategieën en bijvoorbeeld de relatie met de populatiedynamiek (Jan van de Kam). *Red Knot has shown to be an excellent 'model' species to study migration strategies and e.g. relationships with population dynamics.*

constateren. Toen we in december 2003 op slechts 4 km van de vangplek 2634 Kanoeten op kleurringen controleerden en op 11 km van de vangplek nog eens 2432 vogels en daarbij geen enkele gemerkte Kanoet van de 2002-serie aangetroffen, werd deze sterke plaatstrouw nog eens extra duidelijk. Eén en ander wijst dus inderdaad op een grote voorspelbaarheid in aanbod en beschikbaarheid van voedsel in dit tropische overwinteringsgebied (tabel 1), aangezien het juist deze voorspelbaarheid is die een grote plaatstrouw mogelijk maakt (zie Piersma *et al.* 1993).

Ons kleurringenschema lijkt ook reeds nieuw licht te werpen op de trekroutes van de beide ondersoorten. Dit voorjaar (2004) zijn er drie in Mauritanië gekleurringde Kanoeten afgelezen in de Porsangerfjord nabij de Noordkaap in Noorwegen. Tot nu toe werd aangenomen, o.a. op grond van ringterugmeldingen, dat alleen *islantica* gebruik maakte van de Noord- Noorse voedselgebieden (Davidson *et al.* 1986). Nu kunnen we echter concluderen dat er ook Siberiërs zijn die een opvetmogelijkheid benutten die de laatste af te leggen afstand naar het broedgebied halveert. De afstand van het Waddengebied in Sleeswijk-Holstein naar Noord-Taimyr bedraagt ruim 4000 km. Van Noord-Noorwegen naar Taimyr is het ruim 2000 km en dat is ongeveer gelijk aan de afstand van het Waddengebied naar Noord-Noorwegen.

Toegespitste vergelijkingen tussen wadvogels wereldwijd

We hopen dat we hier duidelijk hebben gemaakt dat er enorm veel inzicht te halen valt uit vergelijkingen. Door van zeer nauw verwante populaties zaken als jaarritmiek, ecologische omstandigheden en demografie te vergelijken kunnen we begrijpen hoe dieren zich aan verschillende en/of veranderende leefomstandigheden hebben aangepast. Dit inzicht is belangrijk en onmisbaar als het gaat over de manier waarop steltlopers wereldwijd zullen reageren op de veranderende omstandigheden. De wereld verandert snel en hevig, en de grote invloed van de mensheid lijkt die veranderingen alleen maar sneller en heftiger te maken. Zo is er vrijwel overal een grote invloed van mensen op wat er op het wad gebeurt en dat heeft weer grote invloed op de vogelpopulaties die volledig afhankelijk zijn van deze gebieden. De Arctis warmt op en daardoor verandert de situatie in de broedgebieden. Het smelten van het poolijs, en de daarmee samenhangende stijging van de zeespiegel, heeft verstrekende gevolgen in de doortrek- en in de overwinteringsgebieden. Het gegeven dat van de 131 populaties van 55 steltlopersoorten in Afrika en Westelijk Eurazië er 45 in de gevarenzone zitten, dat wil zeggen sterk afnemen en/of erg klein zijn (Stroud *et al.* 2004), spreekt in dit verband boekdelen! Het is daarom niet overdreven te stellen dat we, door het intensief bestuderen van de steltlopers, de 'vinger aan de pols' van de Aarde kunnen houden (Piersma & Lindström 2004). Dat maakt dit soort onderzoek niet alleen heel belangrijk, maar ook zeer urgent.

Dankwoord

Het is werkelijk ondoenlijk om iedereen persoonlijk te bedanken die een kleine of een grote rol heeft gespeeld in de ontwikkeling van het hierboven beschreven onderzoek en onderzoekprogramma, maar onze dank is groot. Uitzonderingen willen we maken voor Leo Zwarts en Rudi Drent, respectievelijk de pionier/inspirator en de 'Godfather' van dit werk, en de Nederlandse Organisatie voor Wetenschappelijk Onderzoek (NWO) en onze moeder-instituten die het onderzoek recentelijk zo krachtig hebben gesteund. Ook het wereldwijde netwerk van steltloper-enthousiasten, geformaliseerd als de internationale *Wader Study Group*,

speelde een sleutelrol. Wij danken de redactie van Limosa, en speciaal Ingrid Tulp en Jeroen Reneerkens, voor hun aanmoedigingen en hun kritisch oog. Dick Visser verzorgde de figuren.

Literatuur

- Altenburg, W., M. Engelmoer, R. Mes & T. Piersma 1982. Wintering waders on the Banc d'Arguin, Mauritania. Report of the Netherlands Ornithological Mauritania Expedition 1980. Stichting Veth tot steun aan Waddenonderzoek, Leiden.
- Altenburg, W., M. Engelmoer, R. Mes & T. Piersma 1983. Recensement des limicoles et autres oiseaux aquatiques au Banc d'Arguin, Mauritanie. *Gerfaut* 73: 243-264.
- Baker, A.J., T. Piersma & L. Rosenmeier 1994. Unraveling the intraspecific phylogeography of Knots *Calidris canutus*: progress report on the search for genetic markers. *Journal für Ornithologie* 135: 599-608.
- Baker, A.J., P.M. González, T. Piersma, L.J. Niles, I. de Lima Serrano do Nascimento, P.W. Atkinson, N.A. Clark, C.D.T. Minton, M.K. Peck & G. Aarts 2004. Rapid population decline in Red Knots: fitness consequences of decreased refuelling rates and late arrival in Delaware Bay. *Proceedings of the Royal Society, London B* 271: 875-882.
- Brochard, C., B. Spaans, J. Prop & T. Piersma 2002. Use of individual colour-ringing to estimate annual survival in male and female Red Knot *Calidris canutus islandica*: a progress report for 1998-2001. *Wader Study Group Bulletin* 99: 54-56.
- Bruinzeel, L.W. & T. Piersma 1998. Cost reduction in the cold: heat generated by terrestrial locomotion partly substitutes for thermoregulation costs in Knot *Calidris canutus*. *Ibis* 140: 323-328.
- Davidson, N.C., K.B. Strann, N.J. Crockford, P.R. Evans, J. Richardson, L.J. Standen, D.J. Townshend, J.D. Uttley, J.R. Wilson & A.G. Wood 1986. The origins of Knots *Calidris canutus* in arctic Norway in spring. *Ornis Scandinavica* 17: 175-179.
- Dekinga, A. & T. Piersma 1993. Reconstructing diet composition on the basis of faeces in a mollusc-eating wader, the Knot *Calidris canutus*. *Bird Study* 40: 144-156.
- Drent, R. & T. Piersma 1990. An exploration of the energetics of leap-frog migration in arctic breeding waders. Pp. 399-412 *In*: E. Gwinner (red.), *Bird migration. Physiology and ecophysiology*. Springer-Verlag, Berlin.
- Engelmoer, M., T. Piersma, W. Altenburg & R. Mes 1984. The Banc d'Arguin (Mauritania). Pp. 293-310 *In*: P.R. Evans, J.D. Goss-Custard & W.G. Hale (red.), *Coastal waders and wildfowl in winter*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ens, B.J., T. Piersma, W.J. Wolff & L. Zwarts 1990. Homeward bound: problems waders face when migrating from the Banc d'Arguin, Mauritania, to their northern breeding grounds in spring. *Ardea* 78: 1-16.
- van de Kam, J., B.J. Ens, T. Piersma & L. Zwarts 1999. *Ecologische atlas van de Nederlandse wadvo-*
- gels*. Schuyt & Co, Haarlem.
- van de Kam, J., B.J. Ens, T. Piersma & L. Zwarts 2004. *Shorebirds. An illustrated behavioural ecology*. KNNV Publishers, Utrecht.
- Meltofte, H. 1996. Are African wintering waders really forced south by competition from northerly wintering conspecifics? Benefits and constraints of northern versus southern wintering and breeding in waders. *Ardea* 84: 31-44.
- Morrison, R.I.G., R.K. Ross & L.J. Niles 2004. Declines in wintering populations of Red Knots in southern South America. *Condor* 106: 60-70.
- Müller, M.J. 1980. *Handbuch ausgewählter Klimastationen der Erde*. 2^e Ed. Gerold Richter, Trier.
- Nebel, S., T. Piersma, J. van Gils, A. Dekinga & B. Spaans 2000. Length of stopover, fuel storage and a sex-bias in the occurrence of Red Knots *Calidris c. canutus* and *C. c. islandica* in the Wadden Sea during southward migration. *Ardea* 88: 165-176.
- Piersma, T. & J. Jukema 1990. Budgeting the flight of a long-distance migrant: change in the nutrient reserve levels of Bar-tailed Godwits at successive spring staging sites. *Ardea* 78: 315-337.
- Piersma, T. & S. van de Sant 1992. Pattern and predictability of potential wind assistance for waders and geese migrating from West Africa and the Wadden Sea to Siberia. *Ornis Svecica* 2: 55-66.
- Piersma, T. 2000. Kostenbesparend vliegen. Met een koperen kanoet de trek achterna. Pp. 17-23 *In*: J.M. Tinbergen, J.P. Bakker, T. Piersma, & J.M. van den Broek (red.), *De onvrije natuur. Verkenningen van natuurlijke grenzen*. KNNV Uitgeverij, Utrecht.
- Piersma, T., Hoekstra, R., Dekinga, A., Koolhaas, A., Wolf, P., Battley, P.F., & Wiersma, P. 1993. Scale and intensity of intertidal habitat use by Knots *Calidris canutus* in the western Wadden Sea in relation to food, friends and foes. *Netherlands Journal of Sea Research* 31: 331-357.
- Piersma, T. 1994. Close to the edge: energetic bottlenecks and evolution of migratory pathways in Knots. *Uitgeverij Het Open Boek, Den Burg*.
- Piersma, T. & Å. Lindström 2004. Migrating shorebirds as integrative sentinels of global environmental change. *Ibis* 146: in druk.
- Piersma, T., D.I. Rogers, P. Gonzalez, L. Zwarts, L.J. Niles, I. de Lima Serrano do Nascimento, C.D.T. Minton & A.J. Baker 2004. Fuel storage rates in Red Knots worldwide: facing the severest ecological constraint in tropical intertidal conditions? *In*: R. Greenberg & P.P. Marra (red.), *Birds of two worlds: the ecology and evolution of migratory birds*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Salvig, J.C., S. Asbirk, J.P. Kjeldsen & P.A.F. Rasmussen 1994. Wintering waders in the Bijagos Archipelago, Guinea-Bissau 1992-1993. *Ardea* 82: 137-142.
- Smit, C.J. & T. Piersma 1989. Numbers, midwinter distribution, and migration of wader populations using the East Atlantic flyway. Pp. 24-63 *In*: H. Boyd & J.-Y. Pirot (red.), *Flyways and reserve networks for water birds*. IWRB, Slimbridge.
- Stroud, D.A., N.C. Davidson, R. West, D.A. Scott, L. Haanstra, O. Thorup, B. Ganter & S. Delany (compilers). *Status of migratory wader popula-*

- tions in Africa and Western Eurasia in the 1990s. *International Wader Studies* 15: 1-259.
- Wolff, W.J., A.G. Duiven, P. Duiven, P. Esselink, A. Gueye, A. Meijboom, G. Moerland & J. Zegers 1993. Biomass of macrobenthic tidal flat fauna of the Banc d'Arguin, Mauritania. *Hydrobiologia* 258: 151-164.
- Wiersma, P. & T. Piersma 1994. Effects of microhabitat, flocking, climate and migratory goal on energy expenditure in the annual cycle of Knots. *Condor* 96: 257-279.
- Wiersma, P., L. Bruinzeel & T. Piersma 1993. Energiebesparing bij wadvogels: over de kieren van de Kanoet. *Limosa* 66: 41-52.
- Wymenga, E., B. Kone, J. van der Kamp & L. Zwarts 2002. Delta Intérieur du Fleuve Niger: ecologie et gestion durable des ressources naturelles. Wetlands International, Wageningen/Altenburg & Wymenga, Veenwouden.
- Zwarts, L. 1988. Numbers and distribution of coastal waders in Guinea-Bissau. *Ardea* 76: 42-55.
- Zwarts, L. 1990. Increased prey availability drives pre-migration hyperphagia in Whimbrels and allows them to leave the Banc d'Arguin, Mauritania, in time. *Ardea* 78: 279-300.
- Zwarts, L., B.J. Ens, M. Kersten & T. Piersma 1990a. Moulting, mass and flight range of waders ready to take off for long-distance migrations. *Ardea* 78: 339-364.
- Zwarts, L., A.-M. Blomert & R. Hupkes 1990b. Increase of feeding time in waders preparing their spring migration from the Banc d'Arguin, Mauritania. *Ardea* 78: 237-256.
- Zwarts, L., J. van der Kamp, O. Overdijk, T. van Spanje, R. Veldkamp, R. West & M. Wright 1998. Wader count of the Banc d'Arguin, Mauritania, in January/February 1997. *Wader Study Group Bulletin* 86: 53-69.
- Theunis Piersma, Afdeling Mariene Ecologie en Evolutie, Koninklijk Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee (NIOZ), Postbus 59, 1790 AB Den Burg, Texel, en Vakgroep Dierecologie, Centrum voor Ecologische en Evolutionaire Studies (CEES), Rijksuniversiteit Groningen, Postbus 14, 9750 AA Haren, theunis@nioz.nl
- Bernard Spaans, Afdeling Mariene Ecologie en Evolutie, Koninklijk Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee (NIOZ), Postbus 59, 1790 AB Den Burg, Texel, spaans@nioz.nl

The power of comparison: ecological studies on waders worldwide

This is a brief review of the international research on waders, or shorebirds, entertained by teams from the University of Groningen and the Royal Netherlands Institute for Sea Research in The Netherlands. Extending the ecological studies to mudflat systems and shorebirds other than the Wadden Sea is logical in view of the very migrant nature of the shorebirds themselves, and because so much can be concluded from comparisons between species and sites. We discuss why many birds winter in the tropics, despite the finding that tropical intertidal areas are not necessarily rich in food. However, the tropics may have other attractions (like low maintenance costs and, perhaps, more highly predictable food conditions than in the north), and the eventual relative pay-offs of different wintering destinations should be reflected in annual survival rates, and the apportionment of mortality over the seasons. A lot of our work has focused on the worldwide migration system of Red Knots *Calidris canutus*. These sandpipers breed only on high arctic tundra but move south from their disjunct, circumpolar breeding areas to non-breeding sites on the coasts of all continents

(apart from Antarctica), between latitudes 58° N and 53° S. Due to their specialised sensory capabilities, Red Knots generally eat hard-shelled prey found on intertidal, mostly soft, substrates. As a consequence, ecologically suitable coastal sites are few and far between, so they must routinely undertake flights of many thousands of kilometres. In contrast to prediction (based on the low costs of living and thus the freedom to allocate nutrients to fuel storage), Red Knots at tropical intertidal sites have lower fuelling rates than birds at more southern or northern latitudes. The highest fuelling rates occur at the most northerly sites, before the flight to the tundra for breeding. These northern fuelling areas offer smaller benthic biodiversity but greater harvestable biomass than circa-tropical sites, at least in spring. We have now started comparative demographic work on Red Knots wintering in North-western Europe and in West-Africa. The first results show that Knots in West-Africa are very site-faithful to a particular small area whereas Knots in the Wadden Sea operate on a much larger scale, indicating a higher predictability of food availability in the tropics. In the near future we will be able to compare annual survival between these two populations of Knots and indeed between survival of Bar-Tailed Godwit *Limosa lapponica* as well.