Oost, West, Thuis Best

Op welke schaal benutten individuele Kanoeten het Nederlandse Waddengebied?

Arie Ouwerkerk

Vanuit wetenschappelijk oogpunt is het interessant te weten hoe groot het leefgebied is van individuele dieren en waarom soorten daarin verschillen. Vanuit het oogpunt van natuurbescherming is dit mogelijk nog belangrijker. Het is essentieel om te weten hoe groot een beschermd gebied moet zijn voor een bepaalde soort om hier langere tijd in te kunnen verblijven. Van Kanoeten was al bekend dat ze in ons Waddengebied flink rondzwerven. Door Kanoeten op grote schaal individueel te merken met kleurringen en ze jarenlang te volgen, werd het mogelijk veel meer over het gebruik en de grootte van hun leefgebied te weten te komen. Door daarnaast ook een aantal vogels te voorzien van zendertjes konden de verplaatsingen van individuen binnen een korte periode in kaart worden gebracht.

Bernard Spaans, Maarten Brugge, Anne Dekinga, Harry Horn, Laurens van Kooten & Theunis Piersma

Veel vogels zijn in hoge mate plaatstrouw, niet alleen aan het broedgebied, maar ook aan de doortrek- en overwinteringsgebieden (Burton & Evans 1997, Warnock & Takekawa 1996, Rehfisch *et al.* 2003, Leyrer *et al.* 2006). Vogels die jaarlijks terugkeren naar de Nederlandse Waddenzee zouden plaatstrouw aan dit grote gebied genoemd kunnen worden, maar meestal wordt er pas van plaatstrouw gesproken als ze terugkeren naar dezelfde foerageergebieden of verzamelplaatsen. Zo bleken foeragerende Wulpen *Numenius arquata* en Zilverplevieren *Pluvialis squatarola* op het wad zelfs territoria te verdedigen (Ens & Zwarts 1980, Townshend 1985). Rotganzen *Branta bernicla* bleken jaar in jaar uit in hetzelfde kleine gebied te overwinteren en steeds dezelfde opvetlocaties in het voorjaar te gebruiken (Ebbinge 1992, Spaans & Postma 2001). De voordelen van plaatstrouw lijken groot. Individuele dieren raken bekend met de ligging van de rijkste voedsellocaties, leren waar en wanneer het gevaar van

predatoren het grootst is en waar veilige uitwijkmogelijkheden zijn bij verstoring. Vogels met een vaste paarband waarbij de partners gedurende een bepaalde periode van het jaar uit elkaar gaan of elkaar kwijtraken, hebben door terug te keren naar vaste pleisterplaatsen een grote kans hun partner daar weer te treffen. Terugkeren naar een vast gebied betekent ook dat je de aldaar aanwezige soortgenoten individueel leert kennen en deze kennis van de hiërarchische verhoudingen zou bij in sociale groepen levende soorten kunnen leiden tot minder onderlinge interferentie, zoals bijvoorbeeld bij Steenlopers *Arenaria interpres* (Whitfield 1985) en Rotganzen (B. Spaans). Het is daarom aannemelijk dat plaatstrouw in de meeste situaties de beste strategie is. Echter, als er in een beperkt gebied niet voldoende voedsel is en/of de voedselvoorraad van jaar op jaar sterk varieert, of het voedsel geregeld niet beschikbaar is, dan ontstaat de noodzaak een groter gebied te gaan gebruiken of permanent te verkassen. Scholeksters *Haematopus ostralegus* die ook na een verslechterde voedselsituatie trouw bleven aan hun leefgebied hadden als gevolg hiervan een aantoonbaar slechtere conditie en een lagere overleving (Verhulst *et al.* 2004).

Kanoeten *Calidris canutus* in de Waddenzee worden ook geconfronteerd met grote jaarlijkse variatie in hun voedselbronnen. Kanoeten eten vooral kleine schelpdieren (Zwarts & Blomert 1992, Piersma *et al.* 1993) en de aanwezigheid hiervan is van jaar op jaar onvoorspelbaar (Zwarts *et al.* 1992). Een goede foerageerplek in een bepaald jaar, waar bijvoorbeeld veel jonge Kokkeltjes *Cerastoderma edule*, Mosseltjes *Mytilus edulis* of Strandgapers *Mya arenaria* voorkomen, is het jaar daarop ongeschikt omdat de overgebleven schelpdieren dan te groot zijn geworden en niet meer door Kanoeten gegeten kunnen worden. Andersom kan op een plek waar in een bepaald jaar geen jonge schelpdieren voorkomen in het volgende jaar veel broed gevallen zijn. Alleen van het Nonnetje *Macoma balthica* kunnen Kanoeten meerdere jaarklassen eten. Een goed nonnetjesgebied in het ene jaar is dit dus ook nog in het volgende jaar. Het Nonnetje is echter zo sterk afgenomen in de Nederlandse Waddenzee dat het nog nauwelijks betekenis heeft als voedsel voor de Kanoet (Piersma *et al.* 2001, van Gils *et al.* 2006a). Daarnaast kunnen perioden met harde wind zorgen voor waterverhoging zodat goede foerageergebieden langere tijd niet beschikbaar komen. Kortom, de aanwezigheid en/of

Figuur 1. Het Nederlandse Waddengebied met de locaties van de automatische ontvangststations. De verticale lijn is de scheiding tussen het westelijk (West) en oostelijk (Oost) Waddengebied. *The Dutch Wadden Sea area with the locations of the automatic receiving stations. The vertical line separates the western part (West) and the eastern part (Oost) of the area.* 1: Brakzand, 2: De Schorren, 3: De Hengst, 4: Posthuiswad, 5: De Richel, 6: Griend, 7: Vrijheidsplaat, 8: Het Oerd, 9: Engelsmanplaat, 10: Brakzand, 11: Simonszand.

beschikbaarheid van voedsel voor Kanoeten in de Waddenzee is binnen een jaar maar vooral tussen jaren onvoorspelbaar.

Nu weten we al uit onderzoek met behulp van gezenderde Kanoeten in de westelijke Waddenzee dat individuele Kanoeten, voornamelijk van de overwinterende ondersoort *C. c. islandica* die op Groenland en in Noord-Canada broedt, vrijwel de hele westelijke Waddenzee gebruiken, een gebied van wel 800 km2 (Piersma *et al.* 1993, van Gils *et al.* 2005). Vergelijkbaar zenderonderzoek op de Banc d'Arguin in Mauritanië, aangevuld met waarnemingen aan individueel gemerkte Kanoeten, liet echter zien dat individuele Kanoeten van de Siberische ondersoort *C. c. canutus* in een seizoen slechts een gebied van 10-15 km^2 benutten en ook tussen jaren in hoge mate plaatstrouw zijn aan hetzelfde gebied (Leyrer *et al.* 2006). De al dan niet voorspelbare aanwezigheid van voedsel is voorlopig de belangrijkste verklaring voor deze grote verschillen in de grootte van het leefgebied.

Vanuit het Koninklijk NIOZ op Texel worden sinds 1998 Kanoeten individueel herkenbaar gemaakt met behulp van kleurringen (Piersma & Spaans 2004, Reneerkens *et al.* 2005). De waarnemingen aan deze gemerkte dieren maken het mogelijk iets te zeggen over hoe en op welke schaal gebieden benut worden door deze soort. Daarnaast hebben we in het najaar van 2001 geprobeerd om met behulp van kleine radiozenders meer over verplaatsingen door Kanoeten tussen het oostelijk en westelijk deel van het Nederlandse Waddengebied te weten te komen. In dit artikel gaan we dieper in op de vraag op welke ruimtelijke schaal Kanoeten het Nederlandse Waddengebied benutten.

Materiaal en methode

We delen het Nederlandse Waddengebied op in een westelijk deel (afgekort West) en een oostelijk deel (afgekort Oost). De grens wordt gevormd door een denkbeeldige lijn door het zeegat tussen Terschelling en Ameland (Amelander gat) naar Zwarte Haan aan de Friese kust (figuur 1). Met het begrip 'seizoen' wordt in dit stuk de periode juli tot juni in het daaropvolgende jaar bedoeld; de seizoenswisseling valt dus tijdens de broedtijd.

Sinds 1998 worden Kanoeten gevangen en individueel gemerkt met vier kleurringen en een vlag (een verlengde kleurring). Het gebruikte kleurringschema en de laatste stand van zaken is te zien op het internet: www.nioz.nl. De jaarlijks gemerkte aantallen zijn weergegeven in tabel 1. De belangrijkste vanglocaties van Kanoeten in West zijn De Richel en Griend en in Oost zijn dit de oostkant van Schiermonnikoog en het Simonszand. In de praktijk gaat op deze vangplaatsen voor het overgrote deel om Kanoeten van de *islandica* ondersoort. Tot nu toe ontvingen we 11 331 aflezingen van 3204 verschillende Kanoetstrandlopers. Dat betekent dat 53% van de gevangen Kanoeten minstens een keer werd teruggezien.

Tabel 1. Aantal gekleurringde Kanoetstrandlopers per seizoen en per deelgebied (stand van zaken december 2008). *Numbers of Red Knots colour-ringed per year in the western and eastern part of the Wadden Sea.*

Seizoen *Season*	Westelijke Waddenzee *Western Wadden Sea*	Oostelijke Waddenzee *Eastern Wadden sea*
1998/1999	207	107
1999/2000	480	119
2000/2001	376	47
2001/2002	434	62
2002/2003	67	162
2003/2004	292	132
2004/2005	181	119
2005/2006	166	258
2006/2007	57	421
2007/2008	235	31
2008/2009	30	104
Totaal *total*	2751	1458

Omdat de waarnemingsintensiteit over het algemeen laag is, zijn individuele verplaatsingen binnen een korte periode moeilijk te achterhalen met kleurringonderzoek. Om meer te weten te komen over eventuele uitwisseling door Kanoeten tussen West en Oost binnen een periode van enkele maanden, werden daarom radiozendertjes gebruikt (BD2; 173 MHz, Holohil Systems, Carp, Canada). Deze zendertjes zijn klein, wegen slechts 1.5 g en worden op de rug van de vogel gelijmd. Ze zenden minimaal twee maanden een signaal uit, maar de afstand waarop ze te ontvangen zijn is niet veel meer dan 1 km op het wad en 6 km in de lucht. De zendertjes vallen na ongeveer een half jaar weer af (van Gils *et al.* 2000, Nebel *et al.* 2000, Rogers *et al.* 2006).

Voorafgaand aan het zenderen werden op 11 voor de Kanoet strategische plaatsen in het Waddengebied (figuur 1) automatische ontvangststations gebouwd die 24 uur per dag de voorgeprogrammeerde frequenties uitluisterden (van Gils *et al.* 2006b, Rogers *et al.* 2006). Elke ontvanger luisterde achter elkaar naar de 40 verschillende frequenties, 20 s per frequentie. De tijd die nodig is om alle frequenties een keer uit te luisteren was daarmee 13 min 20 s. De verkregen data werden opgeslagen op geheugenkaarten die eens per twee weken werden uitgelezen.

Na het plaatsen van de ontvangststations werden op 20 augustus 2001 20 Kanoeten van de *islandica* ondersoort in West (op de Richel) met mistnetten gevangen en van zenders voorzien. Helaas lukte een simultane vangpoging in Oost niet. Bij de volgende nieuwe maan werden op 19 september ook op het Simonszand 20 *islandica* Kanoeten gevangen en gezenderd. Elke gezenderde Kanoet die binnen een straal van 1 km van een ontvangststation kwam werd door dit station geregistreerd. De automatische ontvangers waren actief tot ongeveer 20 oktober. Wanneer een vogel op

Sander Holthuijsen

Controle van een automatisch ontvangststation midden in de Waddenzee. *Inspection of an automatic receiving station built in the Wadden Sea.*

De Richel werd gepeild en de eerstvolgende keer op het Balgzand dan noemden we dit een 'korte' vlucht (9-44 km, binnen deelgebied West of Oost). Een vogel die eerst ergens in Oost en daarna ergens in West geregistreerd werd, of andersom, scoorde hiermee een 'lange' vlucht (rond de 100 km).

Tabel 2. Het aantal individuen van de twee vanggroepen dat minstens één keer is teruggezien per deelgebied, n = het totaal aantal geringde individuen, tussen haakjes: uitgedrukt als percentage van de vangst. *The number of individuals of the two catching groups resighted per subarea, between brackets: expressed as fraction of the total catch.*

	West-Kanoet *West-Red Knot* n = 2751	Oost-Kanoet *East-Red Knot* n = 1458
Teruggezien in West *Resighted in West*	1224 (45%)	231 (16%)
Teruggezien in Oost *Resighted in East*	212 (8%)	186 (17%)

Resultaten

Met het kleurringwerk werd geconstateerd dat individuen ook binnen een seizoen zowel Oost als West bezoeken. Zo werden acht Kanoeten die in West geringd waren, later in het seizoen van vangst in Oost gezien. Andersom werden 52 Kanoeten die geringd werden in Oost in het seizoen van vangst in West gezien. Daarnaast is het 26 keer voorgekomen dat binnen hetzelfde seizoen, maar niet het vangstseizoen, een individu zowel in Oost als in West gezien werd. Om deze uitwisseling ook over alle seizoenen te kwantificeren worden in tabel 2 de aantallen individuen die teruggezien zijn per deelgebied weergegeven en ook uitgedrukt als percentage van de vangst. Van de West kanoeten werd 45% ooit teruggezien in West terwijl 16% van de Oost-kanoeten in West werd teruggezien. Er werden dus 45/16=2.8 keer meer West-kanoeten in West teruggezien dan Oost-kanoeten. Omdat de afleesinspanning in West voor beide groepen hetzelfde is (waarnemers zoeken binnen groepen kanoeten naar gekleurringde vogels, onafhankelijk of deze in West of

Oost blijken te zijn gevangen), moet het verschil komen door een verschil in aanwezigheid. De kans op een West-Kanoet in West is dus gemiddeld 2.8 maal groter dan op een Oost-Kanoet. Als de Kanoeten gevangen in Oost en West volledig zouden mengen, zou er binnen de deelgebieden geen verschil in de percentages teruggeziene vogels moeten zijn. Op dezelfde manier kunnen we naar Oost kijken. De fractie Oost-Kanoeten teruggezien in Oost is 17/8=2.1 maal groter dan die van West-Kanoeten aldaar (tabel 2).

Om na te gaan of de Oost- en West-Kanoeten verschillen in de mate waarin zij van een aantal andere belangrijke pleisterplaatsen buiten het Nederlands deel van de Waddenzee gebruik maken, geeft tabel 3 voor de twee vanggroepen het aantal teruggeziene vogels in Groot-Brittannië (vooral overwinteringsgebied), Sleeswijk-Holstein (overwinterings- en vroegvoorjaarsgebied) en Noord-Noorwegen (opvetgebied in de tweede helft van mei, vlak voor de laatste trekvlucht naar het broedgebied) (Davidson & Wilson 1992). Op grond van het aantal uit deze gebieden teruggemelde individuen lijken de vogels uit de beide deelgebieden zich nauwelijks verschillend te gedragen: Oost- en West-Kanoeten worden er min of meer even vaak gezien (tabel 3). Het grootste relatieve verschil zien we in Groot-Brittannië; hier werden 1.5 keer meer West- dan Oost-Kanoeten gezien. Gegeven het feit dat er grote verschillen zijn in het jaarlijkse aantal gevangen Kanoeten in Oost en in West en de afleesinspanning in de buitenlandse gebieden van jaar op jaar sterk varieert, lijkt het niet gerechtvaardigd aan dit verschil tussen de beide groepen in Groot-Brittannië conclusies te verbinden.

Om te achterhalen hoe frequent er binnen een seizoen tussen West en Oost heen en weer wordt gevlogen deden we in 2001 waarnemingen aan in beide gebieden gezenderde Kanoeten. Zowel de op Richel als op Simonszand gezenderde Kanoeten werden frequent geregistreerd door de automatische ontvangers waarbij de Richel-vogels vaker gepeild werden dan de Simonszand-vogels, maar dat kwam vooral doordat de laatste groep een maand later 'in de lucht' kwam (tabel 4). Binnen twee maanden na vangst werden bij de Richel-kanoeten 1-30 korte vluchten geregistreerd (gemiddeld 15.9 per individu) en 0-2 lange vluchten (gemiddeld 0.3 per individu). Voor de Simonszand-vogels waren dit 1-13 korte vluchten (gem. 4.3 /ind.) en 1-7 lange (gem. 2.4 /ind.; figuur 2). Het aantal geregistreerde vluchten is uiteraard kleiner dan het aantal werkelijke verplaatsingen, omdat de vogels lang niet altijd binnen 1 km van een ontvangststation zullen zijn gekomen en zelfs dan nog slechts eens in de 13 min 20 s gedetecteerd konden worden. Niettemin werd één van de Simonszand Kanoeten tien keer geregistreerd en hieruit bleek dat deze vogel in een maand minstens zeven lange vluchten tussen Oost en West had gemaakt (tabel 5). Als we naar overheersende windrichting kijken op de dagen waarop deze laatste vogel de lange vluchten moet hebben gemaakt, dan blijkt dat in vrijwel alle gevallen de vogel gebruik gemaakt heeft of kan hebben van rugwind. Slechts één van de zeven vluchten moet dwars op de windrichting gemaakt zijn, en tegenwindvluchten werden helemaal niet vastgesteld (tabel 5).

Tabel 3. Aantal in de Westelijke en Oostelijke Nederlandse Waddenzee geringde individuen dat is teruggezien in twee andere belangrijke overwinteringsgebieden, Groot-Brittanië en Sleeswijk-Holstein, en op de voorjaarspleisterplaatsen in het uiterste noorden van Noorwegen. Tussen haakjes: uitgedrukt als fractie van de vangst. *Number of Red Knots colour-ringed in the WW and OW resighted in other important staging areas. Between brackets: expressed as fraction of the total catch.*

Kanoeten *Red Knots*	Groot-Brittannië *Great Britain*	Sleeswijk-Holstein *Schleswig Holstein*	Noord-Noorwegen *Northern Norway*
Geringd in West *Ringed in West*	89 (3.2%)	194 (7.1%)	55 (2.0%)
Geringd in Oost *Ringed in East*	30 (2.1%)	94 (6.3%)	37 (2.5%)

Discussie

Zowel de resultaten gebaseerd op gekleurringde Kanoeten als die gebaseerd op van zenders voorziene vogels laten zien dat er veel Kanoeten zijn die op een vrij nomadische manier opereren. Er wordt niet alleen van West of Oost gebruik gemaakt, maar vaak zelfs van de hele Nederlandse Waddenzee. Toch is er binnen de beide deelgebieden wel degelijk sprake van enige plaatsbinding: in West werd door de jaren heen een 2.8 maal grotere fractie van de West- dan van de Oost-Kanoeten teruggezien, en in Oost werd een 2.1 maal grotere fractie van de Oost- dan van de West-Kanoeten waargenomen. Beide groepen mengen dus met elkaar, maar niet volledig.

Deze verschillen in plaatstrouw tussen Kanoeten die werden gevangen in Oost en West kunnen op verschillende manieren tot stand komen. Bijvoorbeeld als een deel van de in

Tabel 4. Registratie door de automatische ontvangsstations van de twee groepen gezenderde kanoeten (gemiddelden ± SD) *Registration by the automatic receiving stations of the two groups of Red Knots with transmitters (averages ± SD).*

	Richel Kanoeten *Richel Knots*	Simonszand Kanoeten *Simonszand Knots*
Aantal gehoord (percentage) *Number heard (percentage)*	20 (100%)	20 (100%)
Totale periode gehoord (dagen) *Total period heard (days)*	56.6 ± 14,2 (range: 34-81)	27.4 ± 14.3 (range: 7-58)
Aantal dagen waarop gehoord *Number of days on which heard*	31.4 ± 3.7 (range: 6-47)	11.0 ± 7.0 (range: 4-26)

Tabel 5. De registraties (datum en locatie) van Kanoet 37 die op 19 september 2001 bij Simonszand werd gevangen. Zie figuur 1 voor de ligging van de locaties (nummers). In de kolom 'lange vlucht' wordt aangegeven wanneer en in welke richting zo'n vlucht werd gemaakt. Voor de dagen waarop de vluchten plaats gevonden kunnen hebben wordt de overheersende windrichting gegeven (KNMI-station te Hoorn, Terschelling). De laatste kolom geeft aan of de Kanoet voordeel van de wind kan hebben gehad. *Registrations (date and location) by the automatic receiving stations of Red Knot no. 37, caught on 19 September 2001 at Simonszand; see Fig. 1 for locations (numbers). The column 'long flight' indicates when a long flight was made and in which direction. The predominant wind-direction is given for the days on which this could have happened, N = North, W = West, O = East, Z = South. The final column indicates whether the bird may have benefited from the wind.*

datum *date*	locatie *location*	lange vlucht *long flight*	overwegende windrichting *predominant wind direction*	voordeel *benefit*
19 sep	Simonszand (11)			
		west	19: ZO, 20: NO	+
20 sep	Posthuiswad (4)			
		oost	21: NNW, 22: NW	+
23 sep	Engelsmanplaat (9)			
		west	23: ONO, 24 ONO	+
24 sep	Posthuiswad (4)			
1 okt	Posthuiswad (4)			
		oost	2: ZW, 3: WZW, 4: WZW	+
5 okt	Simonszand (11)			
		west	5: Z, 6: Z, 7: Z	+/-
7 okt	Richel (5)			
8 okt	De Hengst (3)			
		oost	9: ZW, 10 & 11: WZW, 12: ZZW	+
13 okt	Simonszand (11)			
		west	14: Z, 15: Z, 16: ZW, 17 OZO	+/- (+)
17 okt	Richel (5)			

Jan van de Kam

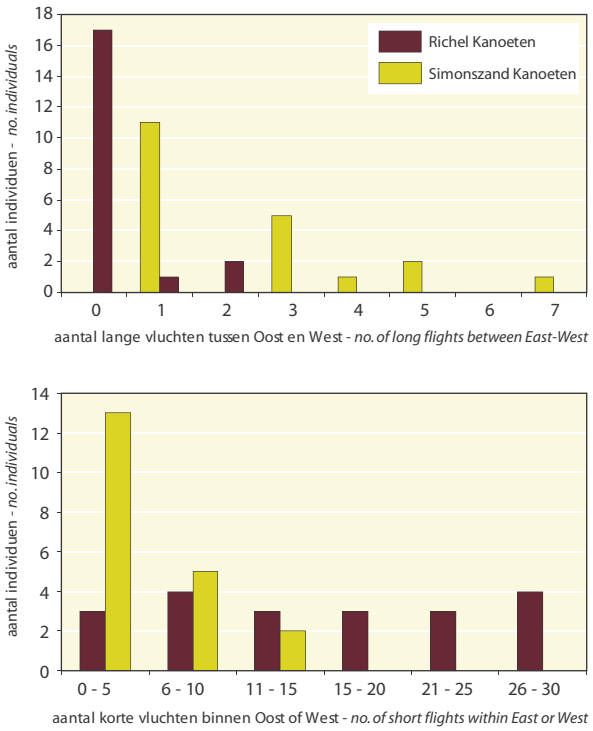
Een gekleurringde Kanoet. Op de rechter tarsus zit tussen de beide (blauwe) kleurringen een (rood) vlaggetje. *A colour-ringed Knot. On the right tarsus there is a (red) flag in between the two (blue) colour-rings.*

Oost gevangen Kanoeten gewoon nooit naar West gaat en een deel van de West-Kanoeten nooit naar Oost. De andere mogelijkheid is dat de West-Kanoeten wel gebruik maken van Oost en vice versa maar dat de verblijfsduur in het niet-vanggebied slechts kort is. Die verblijfsduur is belangrijk omdat een vogel die lang verblijft meer kans heeft om te worden teruggezien dan een die maar kort verblijft. Ook een combinatie van beide manieren is natuurlijk mogelijk.

Uit het zenderexperiment kunnen we concluderen dat de Kanoeten die in augustus 2001 het Westen van de Nederlandse Waddenzee benutten, gedurende de herfst binnen dit deelgebied bleven en niet naar Oost gingen. De Kanoeten die in september 2001 Oost benutten verschoven daarentegen in de loop van de herfst allemaal naar West. De helft van de vogels was daarvoor al minstens één keer op en neer geweest naar West (figuur 2) en één van de vogels zelfs zeven keer (tabel 5). We hebben aanwijzingen dat deze Oost-West vluchten vooral gemaakt worden met wind in de rug, dus 'als de tickets goedkoop zijn' (tabel 5). Benadrukt moet worden dat de ontvangers maar een onbekend deel van het werkelijke aantal verplaatsingen geregistreerd zullen hebben omdat, met een luisterafstand van 1 km, de vogels gemakkelijk buiten bereik van de ontvangers kunnen blijven. Een deel van de Kanoeten benutten in een herfstperiode dus een gebied zo groot als de hele Nederlandse Waddenzee, en mogelijk nog groter want er zijn weinig redenen om aan te nemen dat hun leefgebied bij de Eems ophoudt. Voor deze vogels is hun leefgebied dus nog aanzienlijk groter dan 800 km^2. Het feit dat alle (!) gezenderde Oost-Kanoeten naar West kwamen is een ondersteuning van het idee op grond van de kleurringaflezingen dat Oost-Kanoeten wel naar West komen, maar er dan relatief kort verblijven. Wel lang genoeg om een aantal maal door de ontvangststations te worden geregistreerd maar te kort om met een redelijke kans ook gezien te worden.

De vraag rijst natuurlijk waarom veel Kanoeten uit Oost in de loop van de herfst naar West komen. Het is een feit dat de gemiddelde temperatuur in Oost in de loop van de herfst lager wordt dan in West en dat blijft gedurende de wintermaanden zo (Heyboer & Nellestijn 2002). Lagere omgevingstemperaturen betekenen hogere stookkosten voor de vogels (Wiersma & Piersma 1994). Daarnaast kunnen wadvogels zoals Kanoeten alleen in West hun dagelijkse foerageertijd verlengen door gebruik te maken van de getijvertraging (van Gils *et al.* 2006b). Doordat de getijstroom die bij de zeegaten de Waddenzee binnenkomt of uitgaat er een tijd over doet voordat deze het einde van de stroomgeulen bij de vastelandkust bereikt, valt het tijdstip van laagwater in het zuidoostelijke deel van West 1-2 uur later dan in het noordwestelijke deel. Door in het NW te beginnen met foerageren zodra de platen droogvallen en vervolgens in de loop van de eb op te schuiven richting ZO waar de platen pas later weer onderlopen kunnen wadvogels hun foerageertijd binnen één laagwaterperiode, en dit doen ze ook. Juist in het winterhalfjaar, wanneer het energetisch moeilijker wordt (Wiersma & Piersma 1994), kan zo'n foerageertijdverlenging wel eens heel belangrijk zijn. Ten slotte ligt West een stukje dichter bij de mildere uitwijklocaties waar Kanoeten in geval van een serieuze koude-inval naartoe zullen trekken zoals Oost- en Zuid-Engeland of West-Frankrijk (Piersma & Davidson 1992). De af te leggen afstand wordt daardoor met minstens 100 km (1-2 uur vliegen) bekort.

Onze resultaten bevestigen duidelijk dat Kanoeten in ons Waddengebied een erg groot leefgebied hebben en als gevolg daarvan hoge vliegkosten zullen maken. Het past in het idee dat het beschikbare voedsel tussen jaren onvoorspelbaar is maar ook binnen een seizoen. Na aankomst uit het broedgebied moeten de locaties waar voldoende voedsel is eerst opnieuw worden ontdekt. Dat vereist het verkennen van het hele gebied. Maar ook wanneer die kennis eenmaal verkregen is zullen de vogels steeds opnieuw een afweging moeten maken waar te gaan foerageren; afhankelijk van de voedseldichtheid op een bepaalde plek en van de heersende temperatuur en wind die de voedselbeschikbaarheid, de thermoregulatie- en de vliegkosten beïnvloeden. Daarnaast is het niet onwaarschijnlijk dat de negatieve veranderingen



Figuur 2. Het aantal lange vluchten (boven) en korte vluchten (onder) geregistreerd bij de twee groepen gezenderde Kanoeten. *The number of long flights (about 100 km, upper graph) and short flights (9 - 44 km, lower graph) of the two groups of Red Knots with transmitters.*

in de voedselsituatie voor Kanoeten als gevolg van onder meer de schelpdiervisserij (van Gils *et al.* 2006a) ook hebben geleid tot grotere leefgebieden en daarmee nog hogere dagelijkse kosten voor deze wadvogels.

Dankwoord

Veel dank zijn wij verschuldigd aan de medewerking van de vangers van VRS Calidris op Schiermonnikoog. Door de door hen gevangen Kanoeten te voorzien van kleurringen hebben zij dit onderzoek in belangrijke mate mogelijk gemaakt. Dat geldt ook voor alle 250 aflezers van de gekleurringde Kanoeten. We danken hierbij ook de bemanning van het voor dit werk onmisbare onderzoekschip *Navicula* en de vele tientallen mensen, veelal vrijwilligers, die ons door de jaren heen geholpen hebben met het vangen en kleurringen van Kanoeten. Tot slot danken we Jenny Cremer voor haar commentaar op een eerdere versie van dit stuk.

Literatuur

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.

Burton N.H.K. & P.R. Evans 1997. Survival and winter site-fidelity of Turnstones *Arenaria interpres* and Purple Sandpipers *Calidris maritima* in northeast England. Bird Study 44: 35-44.

Davidson, N.C. & J.R. Wilson 1992. The migration system of European-wintering Knots *Calidris canutus islandica*. Wader Study Group Bulletin 64, Suppl.: 39-51.

Ebbinge B.S. 1992. Regulation of numbers of Dark-bellied Brent Geese *Branta bernicla bernicla* on spring staging sites. Ardea 80: 203-228.

Ens B.J. & L. Zwarts 1980. Territoriaal gedrag bij wulpen buiten het broedgebied. Watervogels 5: 155-169.

van Gils J., T. Piersma, A. Dekinga & B. Spaans 2000. Voortdurend in de lucht; zender-onderzoek aan Kanoeten *Calidris canutus* in de westelijke Waddenzee. Limosa 73: 29-34.

van Gils J.A., A. Dekinga, B. Spaans, W.K. Vahl & T. Piersma 2005. Digestive bottleneck affects foraging decisions in red knots (*Calidris canutus*). II. Patch choice and length of working day. Journal of Animal Ecology 74: 120-130.

van Gils J.A., T. Piersma, A. Dekinga, B. Spaans & C. Kraan 2006a. Shellfish-dredging pushes a flexible avian toppredator out of a protected marine ecosystem. PLoS Biology 4: 2399–2404.

Van Gils J.A., B. Spaans, A. Dekinga, & T. Piersma 2006b. Foraging in a tidally structured environment by red knots (*Calidris canutus*): ideal, but not free. Ecology 87: 1189-1202.

Heyboer D. & J. Nellestijn 2002. Klimaatatlas van Nederland. Elmar, Rijswijk.

Kraan C., J.A. van Gils, B. Spaans, A. Dekinga, A.I. Bijleveld, M. van Roomen, R. Kleefstra & T. Piersma 2009. Landscape-scale experiment demonstrates that Wadden Sea intertidal flats are used to capacity by molluscivore migrant shorebirds. Journal of Animal Ecology 78: 1259-1268.

Leyrer J., B. Spaans, M. Camara & T. Piersma 2006. Small home ranges and high site fidelity in red knots (*Calidris c. canutus*) wintering on the Banc d'Arguin, Mauritania. Journal of Ornithology 147: 376-384.

Nebel S., T. Piersma, J. van Gils, A. Dekinga & B. Spaans 2000. Length of stopover, fuel storage and sex-bias in the occurence of two subspecies of Red Knots *Calidris c. canutus* and *C.c. islandica* in the Dutch Wadden Sea during southward migration. Ardea 88: 165-176.

Piersma, T. & N. Davidson. 1992. The migration of Knots. Wader Study Group Bulletin 64, Supplement.

Piersma T., R. Hoekstra, A. Dekinga, A. Koolhaas, P. Wolf, P.F. Battley & P. Wiersma 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., A. Koolhaas, A. Dekinga, J.J. Beukema, R. Dekker & K. Essink 2001. Long-term indirect effects of mechanical cockle-dredging on intertidal bivalve stocks in the Wadden Sea. Journal of Applied Ecology 38: 976-990.

Piersma T. & B. Spaans 2004. Inzicht uit vergelijkingen: ecologisch onderzoek aan wadvogels wereldwijd. Limosa 77: 43-54.

Rehfisch M.M., H. Insley & B. Swann 2003. Fidelity of overwintering shorebirds to roosts on the Moray Basin, Scotland: implications for predicting impacts of habitat loss. Ardea 91: 53-70.

Reneerkens J., T. Piersma & B. Spaans 2005. De Waddenzee als kruispunt van vogeltrekwegen. Literatuurstudie naar de kansen en bedreigingen van wadvogels in internationaal perspectief. Nioz-rapport 2005-4, NIOZ, Texel.

Rogers D.I., P.F. Battley, T. Piersma, J.A. van Gils & K.G. Rogers 2006. High-tide habitat choice: insights from modelling roost selection by shorebirds around a tropical bay. Animal Behaviour 72: 563-575

Spaans B. & P. Postma 2001. Inland pastures are an appropriate alternative for salt-marshes as a feeding area for spring fattening Dark-bellied Brent Geese *Branta bernicla*. Ardea 89: 427-440.

Townshend D.J. 1985. Decisions for a lifetime: establishment of spatial defence and movement patterns of juvenile Grey Plovers (Pluvialis squaterola). Journal of Animal Ecology 54: 267-274.

Verhulst S., K. Oosterbeek, A. L. Rutten & B. J. Ens. 2004. Shellfish fishery severely reduces condition and survival of oystercatchers despite creation of large marine protected areas. Ecology and Society 9: 17 (online).
URL: http://www.ecologyandsociety.org/vol9/iss1/art17/

Warnock S.E. & J.Y. Takekawa 1996. Wintering site fidelity and movement patterns of Western Sandpipers *Calidris mauri* in the San Francisco Bay estuary. Ibis 138: 160–167.

Whitfield D.P. 1985. Social organisation and feeding behaviour of wintering Turnstone (*Arenaria interpres*). PhD thesis, University of Edinburgh.

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.

Zwarts L. & A.-M. Blomert 1992. Why knot *Calidris canutus* take medium-sized Macoma balthica when six prey species are available. Marine Ecology Progress Series 83: 113-128.

Zwarts L., A.-M. Blomert & J.H. Wanink 1992. Annual and seasonal variation in the food supply harvestable by knot *Calidris canutus* staging in the Wadden Sea in late summer. Marine Ecology Progress Series 83: 129-139.

Bernard Spaans, Maarten Brugge, Anne Dekinga, Laurens van Kooten & Theunis Piersma, Afdeling Mariene Ecologie, Koninklijk Nederlands Instituut voor Zeeonderzoek, Postbus 59, 1790 AB Den Burg (Texel); bernard.spaans@nioz.nl
Harry Horn, Burgemeester van Heusdenweg 15, 8881 EC West-Terschelling

Space use of Red Knots *Calidris canutus* in the Dutch Wadden Sea

Many bird species are site-faithful, not only to breeding sites but also to the areas used during migration and wintering. For Red Knots we already knew that they use very large home-ranges in the Wadden Sea (800 km^2, equivalent to half the Dutch part of this area), whereas they have very small home-ranges (10-15 km^2) in their wintering area on the Banc d'Arguin in Mauritania. Here, the main question is whether Red Knots restrict themselves to half the Dutch Wadden Sea or maybe also move between the western (West) and the eastern parts (East) of this area (Fig. 1) and if so, to which extent? We analysed resighting data from a long-term colour-ringing project on this species (Tab. 1), and applied radio-transmitters on 20 Red Knots in West and 20 in East after erecting 11 automatic receiving stations throughout the Wadden Sea (Fig. 1) to investigate the exchange between West and East within a period of two months.

Many Knots caught in West ('West-Knots') were seen in East and vice versa, but the fraction of West-Knots seen in West was 2.8 times higher than the fraction of East-Knots resighted in West. In the same way, the fraction East-Knots resighted in East was 2.1 times larger than the fraction of West-Knots seen in East. So there was much exchange between the two areas but there is also site fidelity to the catching area in subsequent years. The fraction Knots resighted in important Red Knot areas abroad did not differ much between the two catching areas (Tab. 3).

The telemetry experiment showed that East-Knots moved to West in the course of the autumn while West-Knots stayed within West, though they used a large area there (Fig. 2). Half of the East-Knots visited West more than once during a period of one month and one bird moved at least seven times between these areas. It is likely that this bird made use of tailwinds to make these flights (Tab. 5). The data presented support the known existence of large home-ranges in this species in the temperate zone and show that part of the individuals have even larger ranges than hitherto estimated. The main reason for this seems the unpredictable presence and/or availability of food resources (mainly small shellfish). It is suggested that the higher average temperatures in winter in West than in East and the smaller migration distance from West to alternative wintering areas in Britain could be the reasons why many East Knots move to West in the course of the autumn.