



Mortaliteit is het topje van een ijsberg van angst

Over Slechtvalken en steltlopers in de Waddenzee

Arie Ouwerkerk

Slechtvalken zijn de laatste jaren weer sterk toegenomen in de Waddenzee. Aangezien ze de belangrijkste predator van steltlopers zijn, zal het herstel van de valkenpopulatie gevolgen hebben voor haar prooidieren. De belangrijkste effecten liggen in aanpassingen in gedrag en verspreiding van de steltlopers, die proberen de kans om geslagen te worden door een valk zo klein mogelijk te houden. Deze bijdrage beschrijft hoe ze dat doen en in hoeverre Slechtvalken hun prooidieren, die permanent beducht moeten zijn op een dodelijke aanval, in bedwang houden.

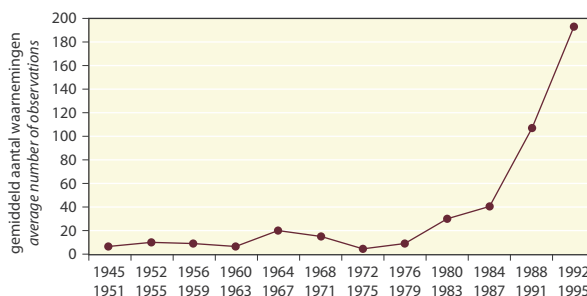
Piet J. van den Hout

In de verte foerageert een dichte groep steltlopers. Met de telescoop is te zien dat het Kanoeten *Calidris canutus* zijn. Eendrachtig zoeken ze de zachte wadbodem af naar schelpdiertjes. Ze hebben het druk en je kunt hun zachte geknutter van verre horen. Plotseling paniek: alle vogels vliegen tegelijk op. Een Slechtvalk *Falco peregrinus* vliegt op de groep af die zich inmiddels tot een wervelende massa heeft omgevormd. In gecoördineerde zwenkingen tonen de vogels beurtelings hun lichte onderzijde en donkere bovenzijde. Het is alsof ze één groot organisme zijn geworden. De valk zwenkt door de lucht maar slaat vooralsnog niet toe. Dan komt één van de vogels los van de groep; kennelijk kan hij het lenige bochtenwerk niet meer volhouden. De valk zet onmiddellijk een drieste achtervolging in. De zwenkingen van de eenling bieden geen soelaas meer en de valk grijpt hem trefzeker in de klauwen. Hij vliegt met zijn buit naar een droge bult langs het wad, kijkt eerst nog wat onzeker om zich heen en begint dan te plukken.

Dertig jaar geleden was een dergelijk schouwspel een zeldzaam verschijnsel in de Waddenzee en elders in Europa. Landbouwgiften zoals DDT en andere organochloorverbindingen hadden de slechtvalkpopulatie in een diep dal gebracht. De afname van het aantal broedvogels in Fenno-scandinavië, waar de meeste van de in de Waddenzee overwinterende vogels vandaan komen, werd in de jaren vijftig van de vorige eeuw ingezet. Van ongeveer 2000-3500 broedparen kelderde de populatie naar 65 broedparen in 1975 (Bijlsma 1993). De oorzaken hiervan lagen niet in de broedgebieden zelf, maar in de overwinteringsgebieden in Europa waar veel van deze landbouwgiften werden gebruikt (Ratcliffe 1993). Na terugdringing van het gebruik van deze pesticiden aan het einde van de jaren zeventig is de populatie zich weer gaan herstellen (figuur 1). In de jaren tachtig en negentig trad een sterke toename op van doortrekkende en overwinterende Slechtvalken in de Waddenzee (figuur 1 en 2), niet alleen als gevolg van een herstel van de Fenno-scandinavische broedpopulatie maar ook door een zich uitbreidend broedbestand in Duitsland (Ratcliffe 1993, Busche *et al.* 1998, Hustings & van Winden 1998).

In vergelijking met andere vogeljagers van open terrein, waaronder Bruine Kiekendief *Circus aeruginosus*, Blauwe Kiekendief *C. cyaneus* en Smelleken *Falco columbarius*, is de Slechtvalk zonder meer de meest bedreigende roofvogel voor steltlopers in de Waddenzee en in open terreinen in het binnenland (Bijlsma *et al.* 2001, Piersma *et al.* 2003). Slechtvalken komen in de Nederlandse Waddenzee vooral voor als doortrekker en overwinteraar. Vanaf midden augustus komen de eerste Fenno-scandinavische broedvogels naar het Waddengebied, maar vooral vanaf september beginnen de aantallen flink op te lopen om in oktober een piekniveau te bereiken dat gedurende de wintermaanden vrijwel gehandhaafd blijft (figuur 3). In de jaren negentig werd het aantal in de Nederlandse Waddenzee overwinterende Slechtvalken geschat op 50-70 (Koks 1998). Het gemiddelde wintermaximum over de periode 1989-2006 lijkt even boven de 45 vogels te blijven steken (figuur 3), maar dit getal berust op vogels gezien tijdens hoogwatertellingen en is vermoedelijk een (flinke) onderschatting van de werkelijke aantallen omdat rustende valken gemakkelijk worden gemist (P. van Geneijgen).

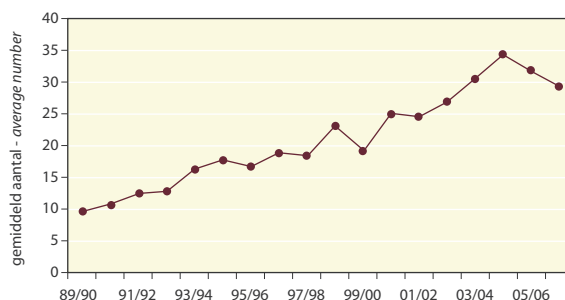
De Slechtvalken komen wijd verspreid over de Waddenzee voor: op bijna elke zandplaat die bij hoog water niet onder water loopt, verblijven gedurende een groot deel van het jaar, maar vooral in het winterhalfjaar, wel een of twee Slechtvalken (figuur 4). Slechtvalken zijn zowel in de broedtijd als in hun wintergebied territoriaal (Cramp & Simmons 1980). Overwinterende vrouwtjes dulden een (kleiner) mannetje in hun territorium, maar de laatste betalen dan een prijs doordat ze soms gevangen prooien moeten afstaan (Dekker & Ferwerda 2008, eigen waarnemingen). In hoever-



Figuur 1. Observaties van Slechtvalken in westelijk Schleswig-Holstein gedurende de jaren 1945-1995 (N=1839). Voor 1952-1995 zijn gemiddelden weergegeven per vierjarige periode; de lage waarden in 1945-1963 zijn mogelijk het gevolg van een geringe waarnemingsinspanning en weerspiegelen mogelijk niet de werkelijke aantallen. Hierdoor wordt wellicht de neergang van de populatie ten gevolge van het pesticidengebruik, voorafgaande aan het latere herstel, gemaskeerd (uit Busche *et al.* 1998). *Observations of Peregrines in Schleswig-Holstein during 1945-1995 (N=1839). Data are averages are for four-year periods over the years 1952-1995; low values in 1945-1963 possibly reflect low observation effort, masking the population decline caused by pesticide use preceding the subsequent recovery (from Busche *et al.* 1998).*

re het hier gaat om vogels met een paarband is onduidelijk. Recent worden steeds vaker overzomerende Slechtvalken waargenomen in de Waddenzee (van Geneijgen 2001), en inmiddels broeden vooral in de Duitse Waddenzee weer minstens tien paren, op bakens of andere obstakels of op de grond (Robitzky 2002, 2006, van Geneijgen 2006, Grave 2008). Het valt te verwachten dat dit aantal in de komende jaren nog zal toenemen. Steltlopers kunnen nu dus jaarrond met Slechtvalken te maken krijgen.

In deze bijdrage wil ik verkennen wat de toename van Slechtvalken in de Waddenzee kan betekenen voor individuen en populaties van doortrekkende en overwinterende steltlopers.



Figuur 2. Aantallen Slechtvalken geteld tijdens watervogeltellingen in de Nederlandse Waddenzee in 1989-2007 (maandgemiddelen over een heel seizoen; gemiddeld 49% bijschatting). Bron: Netwerk Ecologische Monitoring (SOVON, Ministerie van LNV, RWS & CBS). Over de periode voor 1989 (toen de Slechtvalken in een diep dal zaten) zijn geen systematische waarnemingen verzameld; zie daarvoor figuur 1. *Peregrine numbers during high tide counts in the Dutch Wadden Sea over 1989-2007 (monthly averages over a year; on average 49% was imputed). No systematic observations were collected over the period before 1989 (when peregrines suffered serious decline); see figure 1 for this period.*

Dodelijke effecten van predatie

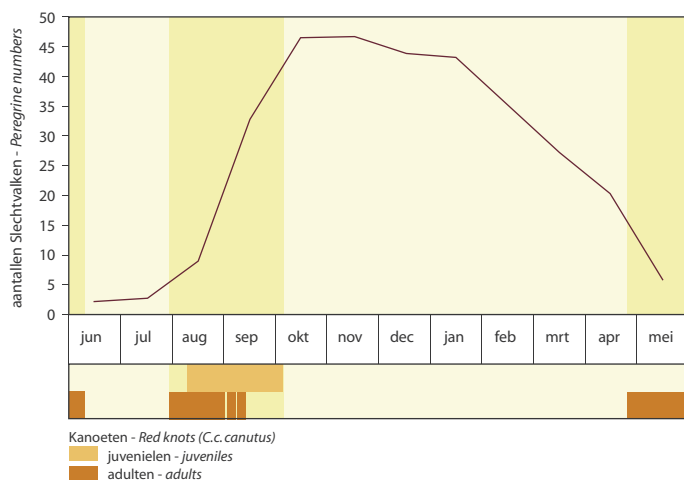
In het algemeen leidt een toename van prooidieren er toe dat meer prooien worden gegrepen en dat de predatoren in aantal toenemen (Rosenzweig & MacArthur 1963, Nielsen 1999). Die toename wordt echter geremd als de predatoren last van elkaar krijgen. Bij het jagen op steltlopers op het open wad kan dit effect groot zijn. Dat komt omdat deze steltlopers allerlei maatregelen nemen om predatiegevaar te controleren. Ze vermijden vaak plaatsen waar ze bij verrassing kunnen worden aangevallen en betrachten waakzaamheid tijdens het foerageren. Vanwege die waakzaamheid moeten valken het voor hun vangstsucces van verrassing hebben (Rudebeck 1950-1951). Daarbij hebben ze al snel last van soortgenoten die steltlopers in de nabijheid alarmeren waardoor deze zich nog moeilijker zullen laten pakken. Dat verklaart waarom Slechtvalken ook buiten de broedtijd territoriaal kunnen zijn en op lokaal niveau het aantal valken per aanwezige steltloper doorgaans erg klein is. Als de aantallen roofvogels toenemen en eventuele territoria bezet raken leidt onderlinge concurrentie er al snel toe dat de roofvogels maar beperkt kunnen profiteren van de rijkdom aan prooidieren om hen heen.

Verzadiging van de predator is een tweede reden om te verwachten dat Slechtvalken geen grote invloed zullen hebben op populaties van steltlopers in termen van directe mortaliteit (het aantal opgegeten steltlopers). Als we ervan uitgaan dat in een gematigd klimaat een mannetje Slechtvalk ongeveer 80-100 g en een vrouwtje 110-180 g per dag aan voedsel nodig heeft, inclusief onverteerbare delen (Bijlsma 1990), dan betekent dit dat een Slechtvalk – afhankelijk van geslacht en aan jagen bestede energie – aan één á twee Kanoeten of drie tot zes Bonte Strandlopers *Calidris alpina* per dag genoeg heeft. Dat, vooral bij grotere soorten, verza-

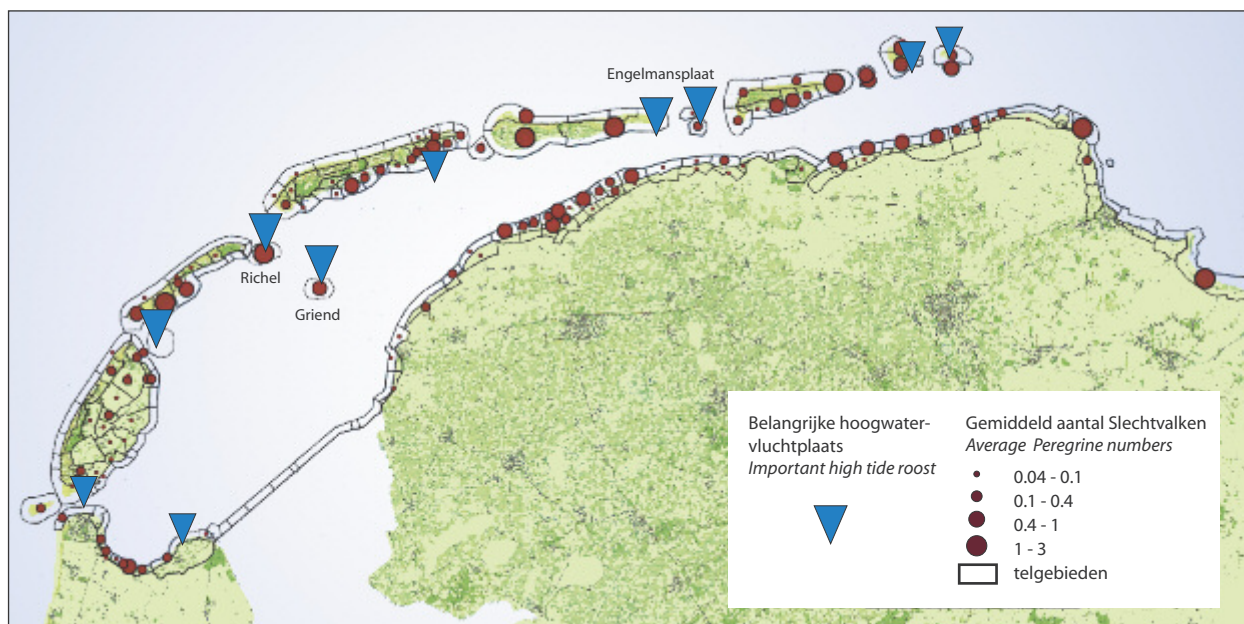
diging een rem zal zetten op het aantal prooien dat een valk vangt, komt overeen met de beperkte tijd die Slechtvalken doorgaans besteden aan het jagen op steltlopers (Dekker 1980, Van den Hout *et al.* 2008). Bij een verhouding van één valk op duizenden steltlopers valt te verwachten dat de getalsmatige invloed van predatie door valken op steltloperpopulaties over het algemeen klein zal zijn.

Niet-dodelijke effecten van predatie

Slechtvalken zijn gevreesde jagers. Dat dwingt de prooidieren tot het afwegen van belangen: enerzijds streven ze naar een goede conditie, uiteindelijk ten gunste van een succesvolle voortplanting, anderzijds moeten zij zorgen dat ze niet voortijdig eindigen in de klauwen van een valk (Cresswell 2008). Die afwegingen kunnen betrekking hebben op morfologie en gedrag van het prooidier. Als vogels ten gunste van betere ontsnappingsprestaties hun lichaamsgewicht verlagen gaat dat ten koste van de reserves die hen tegen verhongering beschermen (Cuthill & Houston 1997). De energie die nodig is om voor hetzelfde doel de borstspieren te vergroten (Van den Hout *et al.* 2006) kan maar één keer worden uitgegeven en gaat dus ten koste van andere bestedingsopties. De aanwezigheid van predatoren kan bovendien betekenen dat prooidieren aantrekkelijke voedselplekken niet benutten omdat dat hen de kop kan kosten (Brown *et al.* 1999). Gedragaanpassing kan ook inhouden dat de prooidieren hun waakzaamheid vergroten, wat ten koste gaat van hun foerageertijd (Brown 1999, Wait & Field 2007), en/of dat ze meer de veiligheid van groepen opzoeken, wat ten koste gaat van ongestoord voedselzoeken (Krause & Ruxton 2002). Hoe de afwegingen uitvallen wordt vooral bepaald door de conditie van het individu en de belangen die op het spel staan (Houston & McNamara 1999). Individuen



Figuur 3. Hoe doortrekkende Kanoeten de Slechtvalkpiek vermijden door vroeg en laat te trekken. De balken geven de periodes weer waarin adulte en juveniele Kanoeten van de ondersoort *C.c. canutus* de Nederlandse en Duitse Waddenzee (de laatste vooral in het voorjaar) bezoeken. Het onderbroken deel van de rode balk geeft de periode aan waarin nog slechts een minderheid van adulten in de Waddenzee aanwezig is. Het seizoenspatroon van Slechtvalkaantallen betreft de Nederlandse Waddenzee en berust op gemiddelden over de jaren 1989-2006. De toename van broedende Slechtvalken in de Duitse Waddenzee is in deze figuur niet opgenomen. De Slechtvalkaantallen zijn voor gemiddeld 40% bijgeschat. Bron: NEM (SOVON, Ministerie van LNV, RWS & CBS). *How transient Red Knots avoid the peak of Peregrine migration by travelling early and late in the season. The bars represent the staging periods in the Dutch and German (the latter particularly in Spring) Wadden Sea of C. c. canutus. The dashed portion of the red bar represents the period in which a minority of the adult Knots are still present in the Wadden Sea. The pattern of Peregrine occurrence refers to the Dutch Wadden Sea and is based on counts in 1989-2006. Peregrine numbers are 40% imputed.*



Figuur 4. Verspreiding van niet-broedende Slechtvalken in de Nederlandse Waddenzee op basis van seizoensgemiddelden over 12 maanden 1989-2007. Belangrijke hoogwatervluchtplaatsen zijn met een zwarte driehoek aangegeven; de grootte van de driehoeken geeft een indicatie van de relatieve aantallen Kanoeten die van een hoogwatervluchtplaats gebruikmaken. Bron: Werkgroep Slechtvalk Nederland en SOVON. *Distribution of non-breeding Peregrines in the Dutch Wadden Sea based on averages over 12 months in 1989-2007. Triangles denote important high tide roosts of Red Knots; the size of the triangles indicates the relative bird numbers that use these sites.*

met weinig reserves zullen relatief veel gevaar accepteren; als ze uitsluitend voor veiligheid kiezen zouden ze doodgaan door verhongering (Brown & Kotler 2007). Dus zullen ze zich wagen op rijke maar gevaarlijke foerageerplekken die steltlopers met een betere conditie wijselijk mijden. Vogels die zich voorbereiden op een lange trekvlucht zullen ook meer gevaar accepteren, zowel door gewicht aan te zetten (wat ten koste gaat van hun wendbaarheid en daardoor van hun ontsnappingskansen) als door langer te foerageren (waardoor ze langer aan predatiegevaar blootstaan).

Net als de valken hebben de steltlopers ook met elkaar te maken. Steltlopers zullen er naar streven foerageerplekken te kiezen waar enerzijds genoeg voedsel beschikbaar is en anderzijds het predatiegevaar minimaal is. Maar omdat ze dat allemaal willen, zullen de vogels niet alleen vaardig moeten zijn in het zoeken van voedsel maar ook tegenover concurrenten hun mannetje moeten staan. In zo'n situatie zullen juist de ondergeschikte vogels naar de gevaarlijkere foerageerplekken worden gedrongen door vogels die hoger in de hiërarchie staan (Cresswell 1994). Door verslechtering van de foerageeromstandigheden (bijvoorbeeld door habitatvernietiging, Goss-Custard 2003), of door toegenomen energiebehoefte (bijvoorbeeld bij vorstinvall, Cresswell 2008) zal deze concurrentie toenemen met als gevolg dat meer ondergeschikte vogels in de klauwen van de roofvogels worden gedreven. Dit lot treft vooral jonge vogels, vermoedelijk door hun gebrek aan vaardigheden, niet alleen op het gebied van sociale interacties met concurrenten, maar ook op het gebied van foerageren en predatorvermijding (Groves 1978, Burger 1980, Wunderle 1991).

Dit brengt ons tot de verwachting dat steltlopers de predatiekosten door de toename van Slechtvalken in de Waddenzee niet zozeer zullen betalen in termen van directe sterfte, maar eerder indirect, via gedrag, met kosten op de langere termijn voor overleving en voortplanting (Brown *et al.* 1999, Cresswell 2008). Niet-dodelijke effecten zullen zijn af te lezen aan het feit dat bepaalde vogelsoorten of leeftijdsklassen vaker worden gedood dan je op basis van hun voorkomen in de populatie zou verwachten. Selectieve predatie van onervaren en ondergeschikte individuen zal naar verwachting een bufferende werking hebben op sterfte van de rest van de populatie (Holt 1997).

Studies van roofvogel-steltloperinteracties in wadgebieden

In de Waddenzee is weinig systematisch onderzoek gedaan naar de invloed van roofvogels op populaties en individuen van steltlopers. Dat was door het ontbreken van de predatoren lange tijd ook onmogelijk, maar het is ook nu bij hun aanwezigheid niet zo eenvoudig. Dat komt niet alleen doordat predatie door roofvogels hoe dan ook moeilijk is waar te nemen, maar vooral doordat de steltlopers zich bij laag water ophouden in uitgestrekte gebieden die voor onderzoekers moeilijk bereikbaar zijn. Kanoeten *Calidris canutus*, een van de talrijkste steltlopers in de Waddenzee, bewegen zich daar over een oppervlakte van wel 800 km² op zoek naar voedselconcentraties die zich van jaar tot jaar op verschillende locaties kunnen bevinden (van Gils & Piersma 1999, van Gils *et al.* 2000, Spaans *et al.* dit nummer). Dat maakt het moeilijk om een goed beeld te krijgen van de invloed van valken op populaties en individuen van steltlopers.

De meeste studies aan predatie door Slechtvalken in waddengebieden zijn verricht in het polder- of kwelderlandschap dat grenst aan het wad, waar Slechtvalken vooral jagen op eenden, zangvogels en kwelderbezoekende steltlopers (Page & Whitacre 1975, Whitfield 1985, Cresswell & Whitfield 1994). Vergeleken met het open wad hebben zulke gebieden een enigszins besloten karakter, waardoor steltlopers vanuit de dekking kunnen worden overrompeld (Dekker 1980, Dekker & Ferwerda 2008). Hier kunnen roofvogels een steltloperpopulatie aanzienlijk uitdunnen, soms tot de helft van de oorspronkelijke omvang gedurende een winterperiode (Page & Whitacre 1975, Whitfield 1985, Buchanan *et al.* 1988, Cresswell & Whitfield 1994). Recent verichtten Dekker en Ferwerda (2008) intensieve waarnemingen aan predatie door Slechtvalken op Bonte Strandlopers *Calidris alpina* in de buitendijkse gebieden langs de Friese kust. Dit is zo'n gebied waar valken graag jagen omdat ze gebruik kunnen maken van dekking in de vorm van vegetatie en dijklighamen om vogels bij verrassing aan te vallen. Dekker & Ydenberg (2004) constateerden dat valken in de kwelders van Boundary Bay, British Columbia, Canada, een gebied dat te vergelijken is met de Friese waddenkust, vier maal zo veel jaagsucces hadden als op het open wad. De meeste steltlopers, Kanoeten voorop, vermijden juist die randsituaties en gebruiken het open wad waar zij ruim uitzicht hebben op de horizon en eventuele naderende belagers (Piersma *et al.* 1993, Ydenberg & Prins 1984, Rogers *et al.* 2006). We moeten er op bedacht zijn dat intensieve studies naar de manier waarop valken op steltlopers jagen (Page & Whitacre 1975, Cresswell & Whitfield 1994), hoewel op zichzelf zeer waardevol, vooral verricht zijn op de plaatsten waar valken vaak jagen, en dat de hier waargenomen hoge predatiedruk geen representatief beeld geeft van het gevaar waaraan de meeste steltlopers blootstaan. Het gaat niet alleen om de vraag waar en wanneer de steltlopers met valken worden geconfronteerd, maar ook waar en wanneer dat niet het geval is.

Een gebied dat wat openheid en vogelaantallen betreft gelijkenis vertoont met de Waddenzee is de Banc d'Arguin, een waddengebied in Mauritanië dat grenst aan de Sahara (Altenburg *et al.* 1982, Isenmann 2006). Daar brengen jaarlijks meer dan twee miljoen steltlopers de winter door (Altenburg *et al.* 1982, Smit & Piersma 1989, Davidson & Stroud 2006). Effecten van predatie op steltlopers zijn hier goed te bestuderen (zie ook Bijlsma 1990), doordat de vogels in vergelijking met de Waddenzee een veel kleiner gebied gebruiken (2-16 km²). Bovendien zijn de vogelbewegingen op de Banc d'Arguin zowel tussen als binnen jaren aanzienlijk voorspelbaarder dan in de Waddenzee (Leyrer *et al.* 2006). De uitkomsten van de studie op de Banc d'Arguin kunnen ons iets leren over de mogelijke effecten van toegenomen valkenpredatie op steltlopers in de Waddenzee.

Van de Banc d'Arguin naar de Waddenzee

Vanaf het schiereiland van Iwik hebben we in vijf opvolgende winters (2002-2006) systematische waarnemingen kunnen doen aan op steltlopers jagende valken (Lanner *Falco biarmicus*, Slechtvalk en Barbarijse Valk *Falco peregrinoides*; Van den Hout *et al.* 2008). We vergeleken per steltlopersoort en leeftijdsklasse (het laatste alleen voor Kanoet, Rosse Grutto *Limosa lapponica* en Bonte Strandloper) de aantallen die in het gebied aanwezig waren (op basis van hoogwatertellingen en mistnetvangsten) met de aantallen die door roofvogels waren gedood (op basis van prooiresten). De prooiresten vormden bepaald geen afspiegeling van de aantallen waarin die prooidieren in het gebied voorkwamen. Dit vonden we zowel op het niveau van soorten als van leeftijdsklassen. Kennelijk zijn bepaalde categorieën vogels kwetsbaarder voor predatie dan andere. Vooral steltlopers die door hun foerageerspecialiteit, of doordat ze kennelijk van elders verdreven werden, dicht bij de kustlijn hun voedsel zochten vonden we als slachtoffer terug. Opvallend was ook dat van alle prooi-soorten in verhouding tot de grootte van de plaatselijke winterpopulatie maar weinig vogels werden gepredeerd. Van de overwinterende Regenwulpen *Numenius phaeopus*, een soort die door zijn specialistische krabben dieet aan de kustlijn is gebonden, werd 7% gedood, van de Zilverplevieren *Pluvialis squatarola* en Bontbekplevieren *Charadrius hiaticula* rond 2% en van de overige steltloper-soorten werd 1% of minder van de winterpopulatie door valken gedood (van den Hout *et al.* 2008).

De valken op de Banc d'Arguin bleken een voorkeur te hebben voor middelgrote steltlopers, zoals Regenwulpen, Steenlopers *Arenaria interpres*, Zilverplevieren en Kanoeten (van den Hout *et al.* 2008). Maar deze voorkeur werd opzij gezet als gemakkelijk grijpbare individuen van andere soorten in het vizier kwamen. Zodra in het najaar groepen vermoeide zangvogels (vaak Bonte Vliegenvangers *Ficedula hypoleuca*) het onderzoeksgebied aandeden, deden de valken geen moeite meer om op steltlopers te jagen. Ook tijdens een influx van de Afrikaanse Treksprinkhaan *Locusta migratoria* in december 2004 daalde de predatiedruk op steltlopers enigszins. Dat valken kwetsbaarheden uitbuiten bleek ook in oktober 1988, toen ze zich toelegden op ernstig verzwakte, vooral juveniele, Bonte Strandlopers (Bijlsma 1990). De vogels waren vel over heen en vermoedelijk net aangekomen van de vermoeiende reis van broed- naar overwinteringsgebied. Bijlsma vermoedde dat deze door onervarenheid in het vinden van voedsel veel tijd nodig hadden om hun energietekort op te heffen.

Voor de steltlopers laten ons onderzoek en dat van Bijlsma (1990) zien dat bepaalde categorieën van individuen veel beter in staat blijken om predatie te ontlopen dan andere. Eerstejaars Kanoeten, Rosse Grutto's en Bonte Strandlopers bleken veel vaker te worden gepakt dan oudere vogels: res-

pectievelijk vijf, drie en twee maal zo vaak als verwacht op basis van de leeftijdsverhoudingen in de populatie. Bij Kanoeten was het aandeel eerstejaars vogels in de prooires-ten zelfs 92%; het gebruikelijke percentage in het veld is zo'n 25%! Op basis van terugmeldingen van individueel gekleur- ringde Kanoeten (Piersma & Spaans 2004) konden we voor deze soort de predatiemortaliteit schatten tegen de achter- grond van de algehele jaarlijkse sterfte. Van de geschatte to- tale jaarlijkse mortaliteit van 11.1% voor adulte en 16.5% voor eerstejaars Kanoeten kon slechts respectievelijk 0.8 en 6.2% worden verklaard door predatie in het wintergebied (van den Hout *et al.* 2008). Het lijkt er dus niet op dat de val- ken de populatie van Kanoeten via directe mortaliteit regu- leren.

We hebben sterke aanwijzingen dat het hoge percentage juveniele Kanoeten in het valkendieet te wijten is aan foera- geren op relatief gevaarlijke stukken wad in de nabijheid van duintjes waar de valken hun prooi kunnen verrassen. De meerderheid van de Kanoeten mijdt predatie door te gaan foerageren op zeegrasvelden ver uit de kust, waar de valken zelden komen. En wanneer ze, gedwongen door het tij, dichter bij de kant komen, doen ze dat in grote groepen, waar- door het individuele risico op predatie sterk wordt verkleind (van den Hout *et al.* 2008). De valken besparen zich de moei- te om de grote groepen steltlopers naar hun voedselgebie- den te volgen. In plaats daarvan leggen ze zich toe op de – liefst eenzame – vogels die zich ophouden op plaatsen waar ze gemakkelijker te grijpen zijn, niet alleen vanwege de ver- rassingsmogelijkheden maar ook doordat de valken dan niet een prooi hoeven te isoleren uit grote massa's wervelen- de vogels (Krause & Ruxton 2002, Caro 2005, Bijlsma 1990, Cresswell & Quinn 2004).

Eerder stelde ik dat gedragsaanpassingen aan predatiege- vaar met zich meebrengen dat de ondergeschikte vogels naar meer gevaarlijke voedselplekken worden teruggedron- gen. Op de Banc d'Arguin vonden we aanwijzingen dat juve- niele Kanoeten zich in de grote groepen op het zeegras in- derdaad moeilijk kunnen handhaven, door groepen te bestuderen die vlak voor hoogwater nog even het laatste zeegras bij de kust kwamen benutten. Op vrij korte afstand konden we adulte en juveniele vogels onderscheiden en hun onderlinge agressie in kaart brengen. Het bleek dat jon- ge Kanoeten vier keer zo vaak werden verjaagd door oudere soortgenoten dan andersom. Een andere optie, die de vori- ge niet hoeft uit te sluiten, dat de vogels nabij de kant ten koste van veiligheid profiteren van een hogere voedselop- namesnelheid, wordt momenteel onderzocht.

Ook in de Waddenzee weerspiegelt de prooikeuze van Slechtvalken niet de prooi-soorten die het talrijkst vertegen- woordigd zijn, maar leggen ze zich vooral toe op gemakke- lijk grijpbare vogels. Dat kunnen eenzame trekkers zijn die niet vertrouwd zijn met het open waddenhabitat. Soms zijn



Piet van den Hout

Slechtvalk in stootduik, Sitz Mountains, Alaska, 29 juni 2008. *Peregrine swooping.*

dat nachtelijke trekkers die vermoedelijk in de ochtend- of avondschemering worden gevangen, of in het kunstlicht van industriecomplexen of vuurtorens (Smit 2000, van Geneijgen 2000, 2005, eigen waarnemingen). De predatie op rallen (Waterral *Rallus aquaticus*, Meerkoeit *Fulica atra* en Waterhoen *Gallinula chloropus*), Houtsnippen *Scolopax rusti- cola*, Appelvinken *Coccothraustes coccothraustes*, Kleine Alken *Alle alle* en andere exotische wadgasten staat in geen verhouding tot hun voorkomen in de Waddenzee, vooral als we dat afzetten tegen de duizenden steltlopers die 'voorradig' zijn (Smit 2000, Oosterhuis & Kok 2003, Reneerkens *et al.* 2005). In het weekend staan vaak vermoeide en/of ver- dwaalde wedstrijddiven op het menu (van Geneijgen 1997, eigen waarnemingen).

Buiten de trekperioden verdwijnen vanzelf ook de ver- moeide of ontheemde trekvogels van het menu van de Slechtvalk. Dan krijgen de steltlopers weer de volle aan- dacht. Maar ook onder de steltlopers zijn Slechtvalken selec- tief. Net als in Mauritanië worden middelgrote soorten zoals Kanoet, Rosse Grutto en Tureluur *Tringa totanus* in verhou- ding tot hun talrijkheid het vaakst geslagen (Smit 2000, Oosterhuis & Kok 2003). Op Engelsmanplaat grepen de Slechtvalken op uiteenlopende momenten in het jaar bijna evenveel Kanoeten (12) als Bonte Strandlopers (19) terwijl de laatste aanzienlijk talrijker waren (Smit 2000). Op Griend vonden we in maart 2004 22 slechtvalkprooien die gelet op hun stadium van versheid in de loop van de winter geslagen moesten zijn. Ook hier domineerden middelgrote steltlo- pers: 10 Kanoeten, 10 Rosse Grutto's, 1 Steenloper en 1 Tureluur.

Ook in de Waddenzee maken de meeste steltlopers, vooral Kanoeten, zoveel mogelijk gebruik van de open gebieden en mijden ze het relatief voedselrijke wad dicht bij Griend (Piersma *et al.* 1993). De valken mijden ook hier de open wadvlaktes om zoveel mogelijk hun prooien vanuit een hinderlaag te kunnen overrompelen. Juveniele steltlopers worden vaak aangetroffen op plaatsen waar de meerderheid van hun soortgenoten niet komt (van der Have 1984, Swennen 1984), vermoedelijk omdat het voor de meeste individuen vanuit een afweging van voedsel tegen veiligheid niet loont om daar te foerageren. Ook hier lijken inferieure foerageervaardigheden en verschillen in competitieve kracht een rol te spelen (Swennen 1984, Cresswell 1994, Cresswell & Whitfield 2008).

Gevaarbeheersing door steltlopers

Om acuut predatiegevaar te vermijden moeten vogels niet alleen op veilige plaatsen foerageren maar ook beschikken over het vermogen om snel op te vliegen en lenig te manoeuvreren om aan aanvallen van de valken te kunnen ontkomen (Lima 1993). Vooral voor steltlopers die groepsgewijs ontsnappen betreffen deze vaardigheden niet alleen de relatie tussen steltloper en roofvogel (Howland 1974) maar ook die tussen de steltlopers onderling (Lank *et al.* 2003, van den Hout *et al.* 2009). Niet alleen moeten ze voldoende soortgenoten om zich heen hebben om een sociale ontsnapping effectief te maken, ook moeten ze zich, om in de groep te kunnen blijven, met hun groepsgenoten kunnen meten in manoeuvreerkunst (Rudebeck 1950-1951).

Vooral als vogels door omstandigheden zoals rui of opvetten tijdelijk minder wendbaar zijn, komt het erop aan elke ontmoeting met een predator uit de weg te gaan. Het opvetten voor trekvluchten kan de wendbaarheid van de vogels sterk beperken (Burns & Ydenberg 2002). Als Kanoeten in gewicht toenemen, zoals bij opvetten voor trek, passen zij, om niet in te boeten op vliegprestaties, ook de grootte van hun borstspieren aan. Vanaf 145 g lukt het ze echter niet meer om evenredig vliegspier te blijven ontwikkelen en vanaf ca. 160 g worden ze minder wendbaar (Dietz *et al.* 2007). We hebben ook experimenteel kunnen vaststellen dat steltlopers hun vliegvermogen aanpassen aan predatiedreiging. In de wadvogelfaciliteit van het NIOZ hebben we Steenlopers en Kanoeten dagelijks een keer geconfronteerd met een overglijdend roofvogelmodel. Steenlopers vergrootten daarop hun borstspier, maar niet hun lichaamsgewicht (van den Hout *et al.* 2006), terwijl Kanoeten hun lichaamsgewicht verlaagden, maar hun borstspier niet veranderden (van den Hout *et al.* 2009). Beide strategieën resulteren in relatief meer borstspier, en daardoor betere vliegcapaciteit.

Het gaat hier natuurlijk om aanpassingen in vrij onnatuurlijke laboratoriumomstandigheden en uiteraard willen wij weten in hoeverre ook in de natuur extra gewicht predatiekos-

ten met zich meebrengt. Volgens Dierschke (2003) wordt het belang van verminderd vluchtvermogen door het aanzetten van gewicht overschat. Op Helgoland vond hij namelijk vooral de lichte individuen onder doortrekkende zangvogels terug als prooirest van roofvogels. Hij veronderstelt dat deze vogels zich door hun slechte conditie vaker aan het gevaar van predatie moeten blootstellen, terwijl de zwaardere individuen zich kunnen permitteren op veiliger plaatsen te foerageren. Om predatiegevaar te beperken kunnen vogels zich volgens Dierschke daarom beter toeleggen op een goede lichaamsconditie en een hoge sociale rang dan op gewichtsbeheersing. Ze hoeven er alleen maar voor te zorgen dat ze zich ter compensatie van hun geringere wendbaarheid op veiliger foerageerplaatsen kunnen handhaven. In een theoretische studie relativeert ook Lind (2004) de betekenis van extra lichaamsgewicht door te beweren dat de overleving van een zangvogel veel meer afhangt van de vraag of hij een predator tijdig weet te ontdekken – en in de struiken te vluchten – dan van zijn lichaamsgewicht. Lank & Ydenberg (2003) zijn het niet helemaal eens met de conclusie van Dierschke (2003) dat de mate van blootstelling aan predatoren een belangrijker aspect is in de ecologie van doortrekkers dan hun ontsnappingscapaciteit. Met deze redenering veronachtzaamt Dierschke volgens hen de gedragsverschillen tussen zware en lichte vogels. Een betere formulering lijkt daarom dat zwaardere zangvogels een lagere sterfte hadden ondanks hun slechtere ontsnappingsvaardigheid, maar dankzij extra antipredatiemaatregelen zoals foerageren op minder gevaarlijke plaatsen. Aan extra gewicht zijn zo gezien wel degelijk belangrijke predatiekosten verbonden, maar zangertjes kunnen deze compenseren door vaker de veiligheid van struiken op te zoeken.

Maar wat betekent extra gewicht voor steltlopers die op het open wad hun voedsel zoeken? In hoeverre kunnen opvettende steltlopers door habitatkeus predatiegevaar ontlopen? Weliswaar vermeden de Kanoeten op de Banc d'Arguin predatie door zoveel mogelijk de openheid van het wad te kiezen, bij opkomend en afgaand tij zullen zij een valk echter niet kunnen vermijden (van den Hout *et al.* 2008, Dekker & Ydenberg 2004). Dan rest ieder individu slechts de bescherming van de groep (Hamilton 1971, van den Hout *et al.* 2008). Zo beschouwd zouden de predatiekosten van extra gewicht voor steltlopers wel eens hoger kunnen zijn dan voor zangertjes. Recente waarnemingen op het Duitse Waddeneiland Trischen, Schleswig-Holstein, wijzen inderdaad in deze richting. Hier verzamelen zich in april en mei grote aantallen Kanoeten die zich voorbereiden voor hun laatste non-stop vlucht naar de broedgebieden in Siberië (Prokosch 1988). Vooral hier is het opbouwen van eiwit- en vetreserves van groot belang, niet alleen voor de lange vlucht maar ook voor overleving in mogelijk barre omstandigheden bij aankomst en de fysieke omschakeling van trek-



Monika Dorsch

Figuur 5. Verzameling prooien van het Slechtvalkenbroedpaar van het waddeneiland Trischen (Schleswig-Holstein, Duitsland), aangetroffen op 9 juni 2008 op een kleine observatietoren: 22 Kanoeten, 3 Bonte Strandlopers, 5 Houtsnippen, 1 Steenloper, 1 Drieteenstrandloper, 1 wedstrijdduif, 1 Waterral en 2 Spreeuwen. De Kanoeten lagen alle bijeen en leken in korte tijd na elkaar (ongeveer 2-3 weken voor de tijd van vondst) te zijn gedood. (Vrijwel) alle vogels zijn in broedkleed; van de meeste was niet of nauwelijks gegeten. De gekleurde vogel werd op 6 mei van hetzelfde jaar in Frankrijk geringd. *Prey collected by Peregrines breeding on the island of Trischen (Schleswig-Holstein, Germany). These were found on 9 June 2008 on a small observation tower and included 22 Red Knots, 3 Dunlins, 5 Woodcocks, 1 Ruddy Turnstone, 1 Sanderling, 1 feral pigeon, 1 Water Rail and 2 Common Starlings. The Red Knots lay close together and appeared to have been killed about 2-3 weeks before they were found. (Nearly) all birds were in breeding plumage and most of the birds were largely left uneaten. The colour-marked individual was caught in France on 6 May in the same year.*

naar broedconditie (Morrison *et al.* 2007). De Kanoeten verhogen hier hun gewicht van ongeveer 150 tot 215 g (Prokosch 1988, Piersma *et al.* 1992). In het voorjaar van 2008 werd op het eiland Trischen nabij een slechtvalkennest een verzameling prooien aangetroffen die, naast 5 Houtsnippen, 1 wedstrijdduif *Columbia livia* forma *domestica*, 1 Waterral, 2 Spreeuwen *Sturnus vulgaris*, 3 Bonte Strandlopers, 1 Steenloper en 1 Drieteenstrandloper *Calidris alba*, bestond uit maar liefst 22 Kanoeten (Monika Dorsch; figuur 5). Helaas weten we niet hoe zwaar deze Kanoeten waren maar gelet op de geschatte datum van predatie (eind mei-begin juni) en het feit dat ze in broedkleed waren zullen dit vrijwel zeker zware vogels zijn geweest die op het punt stonden naar het broedgebied af te reizen. De meeste Kanoeten waren nog niet aangegeten. Het feit dat de Slechtvalk, die nog twee uitgevlogen afhankelijke jongen te verzorgen had, in staat was een verzameling van deze vogels aan te leggen doet vermoeden dat de gevangen Kanoeten, anders dan de 'zware zangertjes' van Dierschke, een vrij gemakkelijke prooi waren. Het feit dat de opvetsnelheden van Kanoeten juist op deze laatste pleisterplaats aanzienlijk hoger zijn dan op andere locaties op hun trekroutes (Piersma *et al.* 2005) zou wel eens te maken kunnen hebben met hun streven om juist in deze periode van geringe wendbaarheid zo kort mogelijk aan predatiegevaar bloot te staan (Piersma 1987).

Dat voor steltlopers van open terrein lichaamsgewicht predatiekosten met zich meebrengt suggereert ook de studie aan Goudplevieren *Pluvialis apricaria* van Piersma *et al.* (2003). Over reeks van jaren waarin de slechtvalkenpopulatie toenam lieten Goudplevieren een opmerkelijke verlaging zien van hun wintergewichten. Piersma *et al.* (2003) suggereren dat de Goudplevieren vanuit toegenomen angst om door een Slechtvalk gegrepen te worden hun strategische winterse vetreserves hebben verlaagd, en inmiddels is duidelijk dat dit patroon ook voor Kieviten *Vanellus vanellus* geldt (Piersma *et al.* in voorbereiding).

In hoeverre kunnen steltlopers de valken in de tijd ontlopen (Lank *et al.* 2003)? Op veel locaties in de Waddenzee hebben de steltlopers (nog steeds) alleen met doortrekken- de en overwinterende Slechtvalken te maken die omstreeks mei al noordwaarts zijn vertrokken (figuur 3). Hierdoor ontlopen de steltlopers de valken juist op het moment dat ze het meest kwetsbaar zijn, in hun opvetperiode. De vestiging van de Slechtvalk als broedvogel in de Waddenzee kan plaatselijk een grote stijging in predatiedruk op steltlopers veroorzaken. Robitzky (2002) constateerde in het Waddengebied van Schleswig-Holstein een gemiddeld broedbegin van 20-21 april (N=12). Bij een totale broedduur van 33-41 dagen (Cramp & Simmons 1980), begint de jongenfase tussen 13 mei en 1 juni, precies in de tijd dat volvette steltlopers

zich opmaken voor hun reis naar de broedgebieden. Juist in die periode hebben de Slechtvalken met hun 3-4 jongen een grote voedselbehoefte, en vaak ook grotere vangstsuccessen (Dekker & Taylor 2005), getuige ook de prooiverzameling op Trischen. Opvallend genoeg valt het broedschema van in het binnenland broedende valken ruim een maand eerder (broedbegin tussen 3 en 21 maart, N=13). Robitzky suggereert dan ook dat de Slechtvalken zich hebben aangepast aan het trekschema van steltlopers. Consistent hiermee is dat laat broeden ook werd geconstateerd bij de Slechtvalken die broeden op een zandplaat in de Westerschelde (leg-begin 28 april, van Geneijgen 2006).

De steltlopers die de Waddenzee in het najaar alleen tijdelijk aandoen op hun route naar Afrika, waaronder de Siberische ondersoort van de Kanoet (*Calidris c. canutus*), weten de trekkende Slechtvalken doorgaans te vermijden.

De piek van aankomende en doortrekkende steltlopers valt in juli en augustus en dan verblijven de meeste Slechtvalken nog in het noorden (figuur 3; Piersma *et al.* 1992, Nebel *et al.* 2000). De steltlopers daarentegen die de Waddenzee gebruiken als overwinteringsgebied worden daar hoe dan ook met Slechtvalken geconfronteerd. Deze steltlopers zijn vermoedelijk het kwetsbaarst bij aankomst in hun overwinteringsgebied, omdat ze zich dan van hun trektocht moeten herstellen. Om hoge energieopnames te behalen zullen ze zich langer aan predatiegevaar moeten blootstellen (van Gils *et al.* 2005, 2007). Voor schelpdiereters zoals Kanoeten, zal de keuze voor een foerageergebied bovendien worden beperkt door de grootte van hun maag-darmstelsel. Kanoeten slikken de schelpen geheel in en naarmate ze meer schelpmateriaal moeten verwerken moeten ze over een groter maag-darmstelsel beschikken (van Gils *et al.*



Arie Ouwerkerk

Kanoeten die in de Waddenzee in juli-augustus doortrekken worden vanwege de geringe aantallen broedende Slechtvalken duidelijk minder aan predatie blootgesteld dan hun soortgenoten die er overwinteren. *As breeding Peregrines are still rare in the Dutch Wadden Sea, migratory Red Knots in July and August still have a lower risk of predation than wintering birds.*

2003, Battley en Piersma 2005). De zoektocht naar geschikt voedsel zou de vogels noodgedwongen op gevaarlijke plekken kunnen brengen. Dit speelt vermoedelijk vooral bij eerstejaars vogels, die voor het eerst in hun leven moeten overschakelen van een insectendieet naar een van schelpdieren. Zij komen een maand later dan de adulten aan in de Waddenzee (Piersma *et al.* 1992) en zullen vanwege een kleine maag niet direct kunnen aansluiten bij de grote groepen schelpdieretende soortgenoten. In combinatie met hun onervarenheid bij het vinden van goede voedselgebieden zou dit kunnen verklaren waarom we vaak juveniele Kanoeten aantreffen op plaatsen waar de meerderheid van hun soortgenoten zich niet waagt, zoals strekdammen (de Graaf 2006; J. Reneerkens, eigen observaties) en andere plaatsen dicht bij de kust of in de buurt van andere obstructies in het landschap (B. Spaans, eigen observaties).

CONCLUSIES

Er zijn sterke aanwijzingen dat in de Waddenzee, net als op de Banc d'Arguin, de valken populaties van overwinterende steltlopers niet via directe consumptie reguleren. Effecten van predatie zijn overwegend van niet-dodelijke aard: het intimidatie-effect op groepen vogels lijkt veel groter dan het predatie-effect op individuen. Met andere woorden: directe mortaliteit is slechts het topje van een ijsberg van 'angst'. Wat die 'angst' precies inhoudt is moeilijk te zeggen (Lima 1998). Het betreft in elk geval niet de verlamrende stressgevoelens die we in het gewone spraakgebruik vaak aan de term hechten, want 'angst' voor valken drijft steltlopers ertoe allerlei maatregelen te nemen, in gedrag en morfologie, om het predatierisico te verkleinen. Predatiekosten worden zo niet betaald met directe sterfte maar afgewenteld op de langere termijn. Onder de invloed van predatiegevaar kunnen steltlopers namelijk minder energie omzetten in overleving (op langere termijn) en reproductie.

In het kat-en-muisspel tussen predator en prooi proberen de valken kwetsbaarheden van de steltlopers uit te buiten. We zien dan ook dat juist onervaren vogels en vogelsoorten die onbekend zijn met het terrein aan valken ten prooi vallen, terwijl de meerderheid van de steltlopers aan predatie weet te ontkomen. De selectie door valken van onervaren en zwakke vogels, dus individuen met een lage reproductieve waarde, beperkt de directe invloed van predatie op de omvang van populaties.

Veel doortrekkende steltlopers ontlopen de confrontatie met Slechtvalken in de tijd, zowel in voor- als najaar, maar de toename van broedende Slechtvalken in de Waddenzee zou het predatiegevaar voor een toenemend aantal individuen wel eens kunnen gaan verhogen. Dit speelt vooral bij opvetters die de Waddenzee als laatste halte gebruiken alvorens naar hun broedgebieden af te reizen.

DANKWOORD

Hartelijke dank aan SOVON (Marc van Roomen, Erik van Winden) voor aantalsgegevens van Slechtvalken in de Waddenzee, aan Rob Bijlsma voor het aanleveren van een rijk palet aan interessante stukjes uit de grijze literatuur, aan Peter van Geneijgen voor feedback en achtergrondinformatie over Nederlandse Slechtvalken en aan Uwe Robitzky, Harald Gerken, Klaus Günther en Jutta Leyrer voor informatie over de Duitse Waddenzee. Monika Dorsch (vogelwacht op Trischen) berichtte over de prooien van op Trischen broedende Slechtvalken. De prooiresten van Griend in 2004 werden verzameld door Laurens van Kooten. Discussies met Theunis Piersma hebben de gedachtenvorming voor dit stuk gestimuleerd. Theunis bedacht de titel en hij, Jan van Gils en Jeroen Reneerkens becommentarieerden een eerdere versie van dit artikel.

LITERATUUR

- Altenburg W., M. Engelmoer, R. Mes & T. Piersma 1982. Wintering Waders on the Banc d'Arguin, Mauritania. Report of the Netherlands Ornithological Mauritanian Expedition 1980. Stichting Veth tot Steun aan Waddenonderzoek, Leiden.
- Battley P.F. & T. Piersma 2005. Adaptive interplay between feeding ecology and features of the digestive tract in birds. *In*: J.M. Starck & T. Wang (eds), *Physiological and ecological adaptations to feeding in vertebrates*, p. 262-273. Science Publishers, New Hampshire.
- Bijlsma R.G. 1990. Predation by large falcons on wintering waders on the Banc d'Arguin, Mauritania. *Ardea* 78: 75-82.
- Bijlsma R.G., F. Hustings & C.J. Camphuysen 2001. Algemene en schaarse vogels van Nederland. Avifauna van Nederland 2. GMB Uitgeverij/KNNV Uitgeverij, Haarlem/Utrecht.
- Brown J. S. 1999. Vigilance, patch use and habitat selection: foraging under predation risk. *Evolutionary Ecology Research* 1: 49-71.
- Brown J.S. & B.P. Kotler 2007. Foraging and the ecology of fear. *In*: D.W. Stephens, J.S. Brown & R.C. Ydenberg (eds), *Foraging: behaviour and ecology*, p. 437-480. University of Chicago Press, Chicago.
- Brown J.S., J.W. Laundre & M. Gurung 1999. The ecology of fear: optimal foraging, game theory, and trophic interactions. *Journal of Mammalogy* 80: 385-399.
- Buchanan J.B., C.T. Schick, L.A. Brennan & S.G. Herman 1988. Merlin predation on wintering Dunlins: hunting success and Dunlin escape tactics. *Wilson Bulletin* 100: 108-118.
- Burger J. 1980. Age differences in foraging Black-necked Stilts in Texas. *Auk* 97:633-636.
- Busche G., H.A. Bruns, & P. Todt 1998. Zunahme rastender Wanderfalken (*Falco peregrinus*) im Westen Schleswig-Holsteins ab 1980. *Die Vogelwarte* 39: 183-189.
- Caro T. 2005. Anti-predator defenses in birds and mammals. University of Chicago Press, Chicago.
- Cramp S. & K.E.L. Simmons (eds) 1980. The birds of the Western Palearctic, Vol. 2. Oxford University Press, London.
- Cresswell W. 1994. Age-dependent choice of redshank (*Tringa totanus*) feeding location: profitability or risk? *Journal of Animal Ecology* 63: 589-600.
- Cresswell W. 2008. How starvation risk in Redshanks *Tringa totanus* results in predation mortality from Sparrowhawks *Accipiter nisus*. *Ibis* 150 (Suppl.): 219-218.
- Cresswell W. 2008. Non-lethal effects of predation in birds. *Ibis* 150: 3-17.
- Cresswell W. & D.P. Whitfield 1994. The effects of raptor predation on wintering wader populations at the Tynningham estuary, southeast Scotland. *Ibis* 136:223-232.
- Cresswell W. & J.L. Quinn 2004. Faced with a choice, sparrowhawks more

- often attack the more vulnerable prey group. *Oikos* 104: 71–75.
- Cuthill I.C. & A.I. Houston 1997. Managing time and energy. In: C.J. Krebs & N.B. Davies (eds), *Behavioural Ecology: an evolutionary approach*. Blackwell, London.
- Davidson N.C. & D.A. Stroud 2006. African-Western Eurasian Flyways: current knowledge, population status and future challenges. In: G.C. Boere, C.A. Galbraith & D.A. Stroud (eds), *Waterbirds Around the World*, p. 63–73. The Stationery Office, Edinburgh.
- Dekker D. 1980. Hunting success rates, foraging habits, and prey selection of peregrin falcons migrating through central Alberta. *Canadian Field-Naturalist* 94: 371–382.
- Dekker D. & R.C. Ydenberg 2004. Raptor predation on wintering dunlins in relation to the tidal cycle. *Condor* 106: 415–419.
- Dekker D. & R. Taylor 2005. Cooperative hunting by a breeding pair of peregrine falcons and their fledglings. *Journal of Raptor Research* 39: 394–403.
- Dekker D. & A. Ferwerda 2008. Slechtvalken in Noard-Fryslân-Bûten-dyks. *Twirre* 19: 2–10.
- Dierschke V. 2003. Predation hazard during stopover: are light or heavy birds under risk? *Journal of Avian Biology* 34: 24–29.
- van Geneijgen P. 2006. Broedresultaten van Slechtvalken in Nederland in 2006. *Slechtvalk Nieuwsbrief* 12: 2–9.
- van Geneijgen P. 2000. Slechtvalken jagen op nachtelijke trekvogels. *Slechtvalk Nieuwsbrief* 6: 6.
- van Geneijgen P. 2005. Nachtbrakende Slechtvalken. *Limosa* 78: 80–81.
- van Gils J.A. & T. Piersma 1999. Day- and night-time movements of radiomarked Red Knots staging in the western Wadden Sea in July–August 1995. *Wader Study Group Bulletin* 89: 36–44.
- van Gils J.A., T. Piersma, A. Dekinga & B. Spaans 2000. Voortdurend in de lucht: zenderonderzoek aan Kanoeten *Calidris canutus* in de westelijke Waddenzee. *Limosa* 73: 29–34.
- van Gils J.A., T. Piersma, A. Dekinga & M.W. Dietz 2003. Cost-benefit analysis of mollusc-eating in a shorebird II. Optimizing gizzard size in the face of seasonal demands. *Journal of Experimental Biology* 206: 3369–3380.
- 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., A. Dekinga, P. J. van den Hout, B. Spaans, & T. Piersma 2007. Digestive organ size and behavior of red knots (*Calidris canutus*) indicate the quality of their benthic food stocks. *Israel Journal of Ecology & Evolution* 53: 329–346.
- Goss-Custard J.D. 2003. Fitness, demographic rates and managing the coast for wader populations. *Wader Study Group Bulletin* 100: 183–191.
- de Graaf C. 2006. Toename van Kanoetstrandlopers bij Den Helder in het najaar 2004 en 2005. *De Steenloper* 126: 10–14.
- Grave C. 2008. Wanderfalken (*Falco peregrinus*) – Neuer Brutvogel auf Norderoogsand. *Seevögel* 29: 63.
- Groves S. 1978. Age-related differences in Ruddy Turnstone foraging and aggressive behavior. *Auk* 95: 97–103.
- Hamilton W.D. 1971. Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology* 31: 295–311.
- van der Have T.M., E. Nieboer & G.C. Boere 1984. Age-related distribution of Dunlin in the Dutch Wadden Sea. In: P.R. Evans, J.D. Goss-Custard & W.G. Hale (eds.), *Coastal waders and wildfowl in winter*, p. 160–176. Cambridge University Press, Cambridge.
- Holt R.D. 1977. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology* 12: 197–229.
- Houston A.I. & J.M. McNamara 1999. *Models of adaptive behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge.
- van den Hout P.J., T. Piersma, A. Dekinga, S.K. Lubbe & G.H. Visser 2006. Ruddy turnstones *Arenaria interpres* rapidly build pectoral muscle after raptor scares. *Journal of Avian Biology* 37: 425–430.
- van den Hout P.J., B. Spaans & T. Piersma 2008. Differential mortality of wintering shorebirds on the Banc d'Arguin, Mauritania, due to predation by large falcons. *Ibis* 150 (Suppl.1): 219–230.
- van den Hout P.J., K.J. Mathot, L.R.M. Maas & T. Piersma 2009. Predator escape tactics in birds: linking ecology and aerodynamics. *Behavioral Ecology*, advance access.
- Howland H. C. 1974. Optimal strategies for predator avoidance: the relative importance of speed and manoeuvrability. *Journal of Theoretical Biology* 47: 333–350.
- Hustings F. & E. van Winden 1998. Slechtvalken terug uit een diep dal. *SOVON-Nieuws* 11(4): 14–16.
- Isenmann P. 2006. The Birds of the Banc d'Arguin. *Fondation Internationale du Banc d'Arguin, Arles*.
- Koks B. 1998. Slechtvalken in de Nederlandse Waddenzee. *Slechtvalk Nieuwsbrief* 4(2): 13–15.
- Krause J. & G.D. Ruxton 2002. *Living in Groups*. Oxford University Press, Oxford.
- Lank D.B. & R.C. Ydenberg 2003. Death and danger at migratory stopovers: problems with "predation risk". *Journal of Avian Biology* 34: 225–228.
- Lank D.B., R.W. Butler, J. Ireland & R.C. Ydenberg 2003. Effects of predation danger on migration strategies of sandpipers. *Oikos* 103: 303–309.
- 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.
- Lima S.L. 1993. Ecological and evolutionary perspectives on escape from predatory attack: a survey of North American birds. *Condor* 105: 1–47.
- Lima S.L. 1998. Stress and decision making under the risk of predation: recent developments from behavioral, reproductive, and ecological perspectives. *Advances in the Study of Behavior* 27: 215–290.
- Lind J. 2004. What determines probability of surviving predator attacks in bird migration? The relative importance of vigilance and fuel load. *Journal of Theoretical Biology* 231: 223–227.
- Oosterhuis R. & J. Kok 2003. Voedselkeuze van slechtvalken op Griend. *Twirre* 14: 105–108.
- Nebel S., T. Piersma, J.A. van Gils, A. Dekinga & B. Spaans 2000. Length of stopover, fuel storage and a sex-bias in the occurrence 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.
- Nielsen O.K. 1999. Gyrfalcon predation on ptarmigan: numerical and functional responses. *Journal of Animal Ecology* 68: 1034–1050.
- Page G. & D.F. Whitacre 1975. Raptor predation on wintering shorebirds. *Condor* 77: 73–83.
- Piersma T. 1987. Hink, stap of sprong? Reisbeperkingen van arctische steltlopers door voedselzoeken, vetopbouw en vliegsnelheid. *Limosa* 60: 185–194.
- Piersma T., P. Prokosch & D. Bredin 1992. The migration system of the Afro-Siberian Knot *Calidris canutus canutus*. *Wader Study Group Bulletin* 64 (Suppl.): 52–63.
- Piersma T., R. Hoekstra, A. Dekinga, A. Koolhaas, P. Wolf, P. 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 & J. Jukema 2003. Seasonal body mass changes in Eurasian Golden Plovers *Pluvialis apricaria* staging in the Netherlands: decline in late autumn mass peak correlates with increase in raptor numbers. *Ibis* 145: 565–571.
- Piersma T. & B. Spaans 2004. Inzicht uit vergelijkingen: ecologisch onderzoek aan wadvogels wereldwijd. *Limosa* 77: 43–54.
- Piersma T., D.I. Rogers, P.M. González, L. Zwarts, L.J. Niles, I.de Lima Serrano do Nascimento, C.D.T. Minton & A.J. Baker 2005. Fuel storage rates before Northward Flights in Red Knots Worldwide. In: R. Greenberg & P.P. Marra (eds), *Birds of Two Worlds: the ecology and evolution of migration*, p. 262–273. John Hopkins University Press, Baltimore.
- Piersma T., A. Veenstra, & J. Jukema in voorbereiding. Seasonal body mass cycles of Northern Lapwing *Vanellus vanellus* in The Netherlands over 60 years: winter mass levels were inversely related to both raptor abundance and winter temperatures. *Aangeboden aan Ibis*.
- Prokosch P. 1988. *Das Schleswig-Holsteinische Wattenmeer als Früh-*

jahrs-Aufenthaltsgebiet arktischer Watvogel-Populationen am Beispiel von Kiebitzregenpfeifer (*Pluvialis squatarola*, L. 1758), Knutt (*Calidris canutus*, L. 1758) und Pfuhschepfe (*Limosa lapponica*, L. 1758). Corax 12: 274-442.

Ratcliffe D. 1993. The Peregrine Falcon. Poyser, London.

Reneerkens J.R., T. Piersma & B. Spaans 2005. De Waddenzee als kruispunt van Vogeltrekwegen. NIOZ-rapport 2005-4, Texel.

Robitzky U. 2002. De Slechtvalk in de Duitse deelstaat Sleeswijk-Holstein. Slechtvalk Nieuwsbrief 7(2): 5-8.

Robitzky U. 2006. Jahresbericht Arbeitsgesellschaft Wanderfalkenschutz Schleswig-Holstein 2005

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

Rosenzweig M.L. & R.H. MacArthur 1963. Graphical representation and stability of predator-prey interactions. American Naturalist 97: 209-223.

Rudebeck G. 1950-1951. The choice of prey and modes of hunting of predatory birds with special reference to their selective effect. Oikos 2-3: 65-88; 200-231.

Smit H. 2000. Prooien van Slechtvalken op Engelsmanplaat. Slechtvalk Nieuwsbrief 6(2): 3-4.

Smit C.J. & T. Piersma 1989. Numbers, midwinter distribution, and migration of wader populations using the East Atlantic flyway. In: H. Boyd. & J.-Y. Pirot (eds), Flyways and reserve networks for waterbirds, p. 24-63. IWRB Special Publication No. 9. International Waterfowl and Wetlands Research Bureau, Slimbridge.

Spaans B., M. Brugge, A. Dekinga, H. Horn, L. van Kooten & T. Piersma 2009. Oost, West, thuis best: op welke schaal benutten individuele Kanoeten het Nederlandse Waddengebiet? Limosa 82:113-121

Swennen C. 1984. Differences in quality of roosting flocks of oystercatchers. In: Evans P.R., J.D. Goss-Custard & W.G. Hale (eds), Coastal waders and wildfowl in winter, p. 177-189. Cambridge University Press, Cambridge

Wait T.A. & K.L. Field 2007. Foraging and the ecology of fear. In: D.W. Stephens, J.S. Brown & R.C. Ydenberg (eds), Foraging: behaviour and ecology, p. 331-362. University of Chicago Press, Chicago.

Whitfield D.P. 1985. Raptor predation on wintering waders in southeast Scotland. Ibis 127: 544-558.

Wunderle J.M. 1991. Age-specific foraging proficiency in birds. Current Ornithology 8: 273-324. Plenum Press, New York.

Ydenberg R.C. & H.H.T. Prins 1984. Why do birds roost communally? In: Evans P.R., J.D. Goss-Custard & W.G. Hale (eds), Coastal waders and wildfowl in winter, p. 123-239. Cambridge University Press, Cambridge.

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

Piet van den Hout, Afdeling Mariene Ecologie, Koninklijk Nederlands Instituut voor Zeeonderzoek, Postbus 59, 1790 AB Den Burg; piet.van.den.hout@nioz.nl

Mortality is the tip of an iceberg of fear: Peregrines *Falco peregrinus* and shorebirds in the Wadden Sea

The recovery of Peregrine populations in the last few decades triggers the question what impact these raptors have on shorebirds using the Wadden Sea as a staging or wintering site. To answer this question, we took advantage of results of a four-winter study on raptor predation on shorebirds on the Banc d'Arguin, a key wintering site for shorebirds on the East-Atlantic Flyway. We suggest that in the Wadden Sea, as on the Banc d'Arguin, populations of wintering shorebirds are not regulated through direct consumption by predators. Instead, raptors may have a profound intimidating impact on (groups of) shorebirds, which induces the latter to engage in a wide spectrum of anti-predation behaviours and body com-

position changes. This means that shorebirds pay predation costs by means of foregone opportunities affecting their long-term survival and reproduction, rather than by direct mortality.

In a predator-prey game of anti-predation measures against stealth, predators will try to exploit vulnerabilities of their prey. Because of this, especially inexperienced birds or migrants which are unfamiliar with the habitat are prone to being depredated. However, also fattening (spring) migrants may suffer considerable predation costs, and these may increase in the near future, as growing numbers of Peregrines breed in the Wadden Sea region.