



Hoe de draagkracht van de Waddenzee vogelaantallen op de Banc d'Arguin beperkt

Arie Ouwerkerk

Omdat veel van de in Afrika overwinterende steltlopers gebruik maken van de Waddenzee als opvetstation, zou de voedselsituatie in de Waddenzee wel eens van invloed kunnen zijn op het aantal in Afrika overwinterende steltlopers. Om dit te onderzoeken wordt in dit artikel gekeken naar Kanoeten en hun voedsel, in de Waddenzee en op de Banc d'Arguin, vroeger en nu, daarbij gebruikmakend van de rigoureuze veranderingen die de laatste jaren in de Waddenzee hebben plaats gehad.

Jan A. van Gils, Matthijs van der Geest, Casper Kraan, Eelke O. Folmer, Erik J. Jansen en Theunis Piersma

De Waddenzee en de Banc d'Arguin in Mauritanië zijn sterk met elkaar verbonden. Miljoenen steltlopers overwinteren op de Banc d'Arguin en gebruiken daarbij onder andere de Waddenzee als doortrekstation van en naar hun arctische broedgebieden (Altenburg *et al.* 1983, van de Kam *et al.* 1999). Het is dan ook geen toeval dat het vooral Nederlandse ecologen zijn die al sinds 1980 regelmatig onderzoek doen op de Banc d'Arguin (Altenburg *et al.* 1982, Engelmoer *et al.* 1984, Ens *et al.* 1990, Wolff *et al.* 1993b). Veel van het onderzoek van toen, maar ook dat van nu, richt zich op de vraag hoe het kan dat de dichtheid aan wadvogels daar zo hoog is in vergelijking met de Waddenzee. Over alle steltlopersoorten gemiddeld is de dichtheid zo'n 10 keer hoger op de Banc d'Arguin (Altenburg *et al.* 1982, Zwarts 1988, van de Kam *et al.* 1999, Piersma & Spaans 2004). Dit is een opmerkelijk groot verschil, zeker gezien het feit dat wadvogelvoedsel op de Banc d'Arguin juist in veel lagere dichtheid voorkomt dan

in de 'voedselrijke' Waddenzee (Zwarts 1988, Piersma & Spaans 2004).

Dat de Waddenzee zo voedselrijk zou zijn is inmiddels een wat verouderd beeld. De ecologische toestand van de Nederlandse Waddenzee is danig veranderd ten opzichte van de jaren tachtig en er zijn grote veranderingen opgetreden in de aantallen wadvogels en het aanbod van hun voedsel. Dit, in combinatie met recente gegevens verkregen tijdens een serie nieuwe Nederlandse expedities naar Mauritanië, maakt dat de tijd rijp is voor een bijgestelde vergelijking van deze aspecten tussen Waddenzee en Banc d'Arguin. We richten ons daarbij op een bekende en algemene schelpdieretende wadvogel: de Kanoet *Calidris canutus*. De vergelijking tussen de 30 jaar oude en de huidige situatie levert een aanstekelijke en belangrijke hypothese op die stelt dat het functioneren van beide wadsystemen, hoewel ze hemelsbreed 4500 km uit elkaar liggen, nauw gekoppeld is.

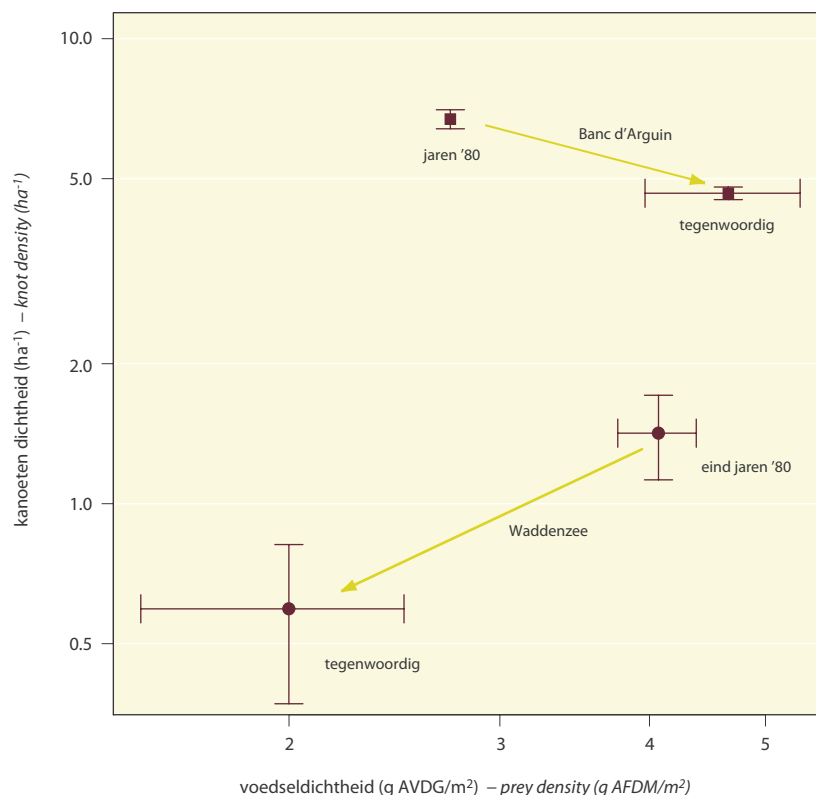
METHODEN

Om kanoetendichtheden te schatten hebben we gebruik gemaakt van gebiedsdekkende tellingen en deze vervolgens gedeeld door het totale oppervlak aan beschikbare wadplaten (699 km² voor het westelijk deel van de Nederlandse Waddenzee, C. Kraan; 522 km² voor de Banc d'Arguin,

Wolff *et al.* 1993a). De tellingen in de westelijke Waddenzee zijn uitgevoerd in december 1988 t/m 1992 en in december 2002 t/m 2006 (SOVON, Kraan *et al.* 2009), die op de Banc d'Arguin in december 1978/januari 1979 (Trotignon *et al.* 1980), januari/februari 1980 (Altenburg *et al.* 1982) en meer recentelijk in januari/februari 1997 (Zwarts *et al.* 1998), januari 2000 (Hagemeijer *et al.* 2004) en januari 2006 (Diawara & Overdijk 2007).

Voedseldichtheden in de westelijke Nederlandse Waddenzee zijn gemeten rond het eiland Griend in de nazomers van 1988 t/m 1992 (Piersma *et al.* 1993) en in de nazomers van 2002 t/m 2006 (Kraan *et al.* 2009). Deze laatstgenoemde dataset bevat ook veel monsterpunten buiten de Griendervaard, maar om een eerlijke vergelijking te maken met het verleden beperken we ons hier tot de monsterpunten rond Griend. Het betreft hier dichtheden van de geschikte lengteklassen (Piersma *et al.* 1993) van de drie meest algemene kanoetenprooien (Kokkel *Cerastoderma edule*, 3-14 mm, Nonnetje *Macoma balthica*, 3-18 mm, en Wadslakje *Hydrobia ulvae*, alle lengtes). Gebiedsdekkende schattingen van voedseldichtheden op de Banc d'Arguin zijn uitgevoerd in het vroege voorjaar van 1986 (Wolff *et al.* 1993a) en in het vroege voorjaar van 2007 (Jansen 2008). Hier hebben we ons beperkt tot (alle lengteklassen) van de vier meest algemene kanoetenprooien: de tweekleppigen *Loripes lacteus*, *Diplodonta diaphana* en *Dosinia* sp. en het kleine slakje *Bittium* sp.

Figuur 1. In de westelijke Nederlandse Waddenzee zijn zowel Kanoeten als hun voedsel in aantal afgenomen sinds de late jaren tachtig (weergegeven zijn de gemiddelden $\pm$ standaardfout). Op de Banc d'Arguin is het aantal Kanoeten ook teruggelopen, maar is de voedseldichtheid toegenomen. Merk op dat zowel de horizontale als de verticale as logaritmisch geschaald zijn. In the western Dutch Wadden Sea, both Red Knots and their food have declined markedly since the late 1980s (given are means and standard errors). Also at Banc d'Arguin has the density of Red Knots declined, however the density of their prey has increased there. Note that both axes are scaled logarithmically.



Voedseldichtheid drukken we uit als de hoeveelheid asvrij drooggewicht (AVDG) per m².

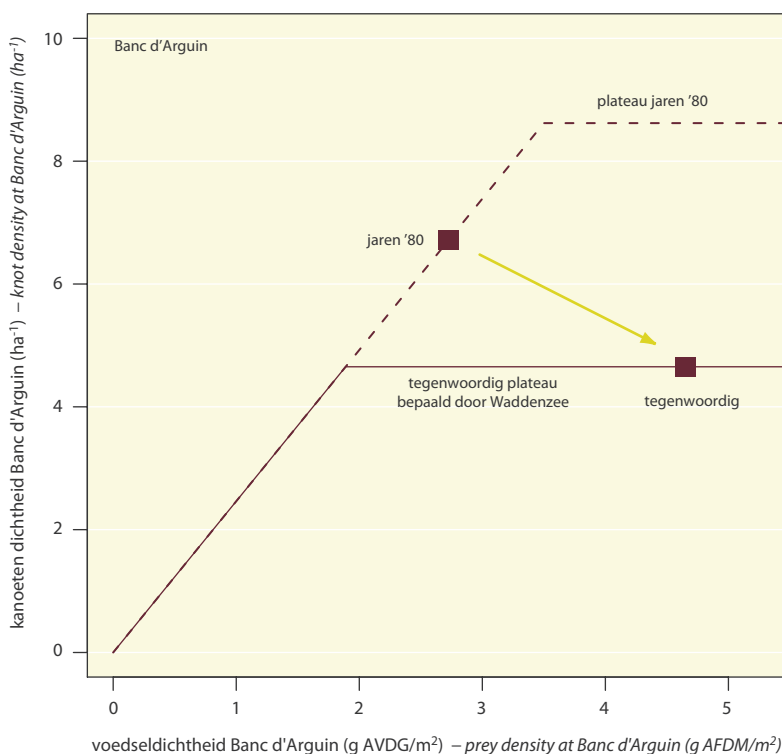
RESULTATEN

In de westelijke Nederlandse Waddenzee is zowel de dichtheid van Kanoeten als de dichtheid aan voedsel afgenomen tussen het einde van de jaren tachtig (1988-1992) en nu (2002-2006; figuur 1). De kanoetendichtheid nam af van 1.4 ($\pm$ standaardfout van 0.3) tot 0.6 ($\pm$ 0.2) vogels/ha; de voedseldichtheid nam af van 4.1 ($\pm$ 0.3) tot 2.0 ($\pm$ 0.5) g AVDG/m². Op de Banc d'Arguin echter nam gedurende diezelfde periode de dichtheid van Kanoeten af (van 6.7 $\pm$ 0.3 tot 4.7 $\pm$ 0.1 vogels/ha), terwijl de dichtheid aan voedsel juist toenam (van 2.7 (standaardfout niet bekend) tot 4.7 $\pm$ 0.7 g AVDG/m²; figuur 1). Hoewel gebiedsdekkende tellingen op de Banc d'Arguin moeilijker uitvoerbaar zijn dan in de Waddenzee, zijn de getallen betrouwbaar, mede gezien de kleine standaardfouten.

DISCUSSIE

Het zal niemand verbazen dat onze analyse laat zien dat in de westelijke Nederlandse Waddenzee zowel Kanoeten als hun voedsel in aantal zijn afgenomen. Er is de afgelopen jaren een reeks van studies gepubliceerd die deze tendens onderschrijven, zowel voor Kanoeten (van Roomen *et al.* 2005, van Gils *et al.* 2006, Kraan *et al.* 2009) als voor hun voedsel (Piersma *et al.* 2001, van Gils *et al.* 2006, 2009, Kraan *et al.* 2007, 2009). Als oorzaken van deze teloorgang zijn genoemd (1) de verstoring en vergroving van het sediment met daarin een prominente rol voor bodemberoering, vooral als gevolg van mechanische schelpdiervisserij (Piersma *et al.* 2001, van Gils *et al.* 2006, Kraan *et al.* 2007), en (2) verhoogde consumptie van schelpdierbroed door jonge Garnalen *Crangon crangon*, die mogelijk steeds vroeger in het jaar op het wad te vinden zijn als gevolg van een toegenomen zeewatertemperatuur (Philippart *et al.* 2003).

Wat wel verbazing zal wekken, is het feit dat op de relatief onverstoorde Banc d'Arguin de kanoetendichtheid is afgenomen, terwijl tegelijkertijd de voedseldichtheid is toege-



Figuur 2. Hypothetisch scenario dat zou kunnen verklaren waarom het aantal Kanoeten op de Banc d'Arguin is gedaald terwijl de voedseldichtheid juist is toegenomen. In de jaren tachtig lag er veel meer voedsel in de Waddenzee dan nu en werd het aantal Kanoeten op de Banc d'Arguin waarschijnlijk bepaald door de hoeveelheid voedsel op de Banc d'Arguin zelf. Tegenwoordig wordt het aantal Kanoeten op de Banc d'Arguin echter beperkt door de lage voedseldichtheden in de Waddenzee. *Hypothetical scenario which could explain why Red Knots wintering at Banc d'Arguin have declined in spite of an increase in their food supply. In the 1980s there was much more food available in the Wadden Sea than nowadays and the number of Knots wintering at Banc d'Arguin was most likely determined by the food abundance at Banc d'Arguin itself. Nowadays, the number of Banc-d'Arguin-wintering Knots is regulated by the low food stocks in the Wadden Sea.*



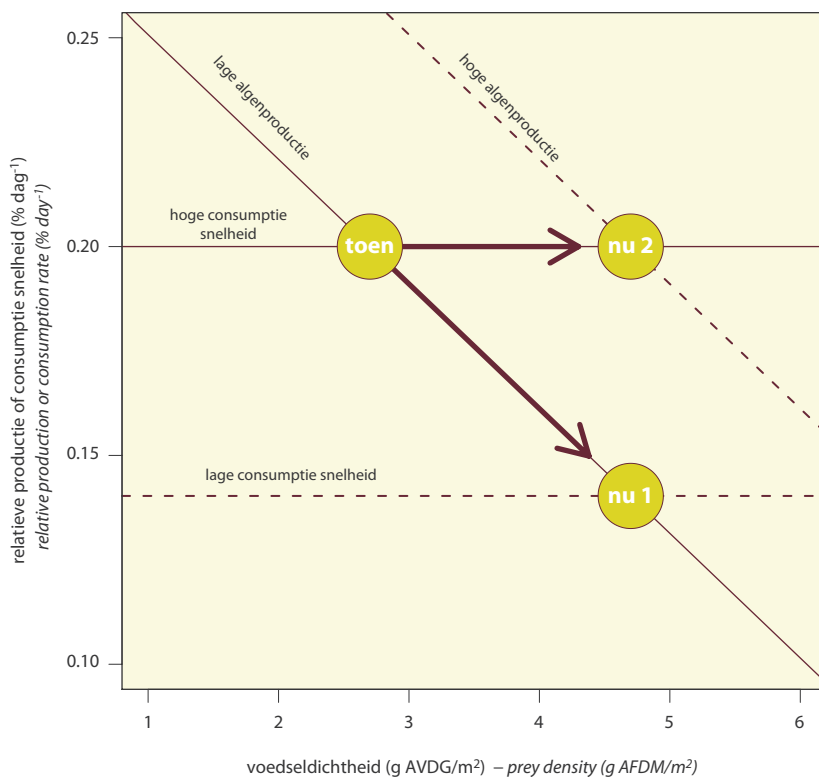
Arie Ouwerkerk

Voedselproblemen in de Waddenzee zijn er mogelijk de oorzaak van dat Kanoeten ook in West-Afrikaanse wadgebieden zoals de Banc d'Arguin zijn afgenomen. *It is hypothesized that food shortage in the Waddenzee has also lead to a decline of Red Knot in West-African wetlands like the Banc d'Arguin.*

nomen. We kunnen alleen maar speculeren wat er achter deze ogenschijnlijk onlogische veranderingen zit. Gezien de toename van het voedselaanbod lijkt het aannemelijk om de oorzaak van de afname van Kanoeten buiten Mauritanië te zoeken. Aangezien de op de Banc d'Arguin overwinterende Kanoeten (behorende tot de ondersoort *C. c. canutus*) gebruik maken van de Waddenzee als tussenstop van en naar hun broedgebieden in Siberië (Piersma *et al.* 1992, Nebel *et al.* 2000) is het meest voor de hand liggende idee dat de voedselafname in de Waddenzee debet is aan het dalend aantal Kanoeten op de Banc d'Arguin (Davidson 2003). Dat de *canutus*-populatie ook in andere overwinteringsgebieden afneemt versterkt het idee dat de oorzaak van deze trend niet binnen de Banc d'Arguin gezocht moet worden. Sinds de tachtiger jaren zijn in Guinee-Bissau de aantallen afgenomen van 144 000 tot 31 000 vogels (Zwarts 1988, Salvig *et al.* 1994), in het noorden van Marokko van 2500 naar 300 (Stroud *et al.* 2004) en in Namibië en Zuid-Afrika van 13 000 naar 6500 (Underhill 1997). Deze interpretatie zou betekenen dat de Banc d'Arguin tegenwoordig niet geheel 'vol zit' tot het maximale draagkrachtnivo voor Kanoeten, maar dat de bovengrens wordt bepaald door de voedselsituatie elders, en wel in de Nederlandse Waddenzee (figuur 2). Gezien het feit dat eind jaren tachtig de voedseldichtheid in de Waddenzee twee keer groter was dan nu, plus het feit dat de voedseldichtheid in de Banc d'Arguin toen juist lager lag,

lijkt het aannemelijk dat het aantal Kanoeten dat in de jaren tachtig op de Banc d'Arguin voorkwam wel werd bepaald door de draagkracht van de Banc d'Arguin (figuur 2; dit wordt ondersteund door berekeningen aan maximale vogeldichtheden waarbij minimaal vereiste opnamesnelheden nog net worden gehaald, J.A. van Gils). Een eventuele toename in voedseldichtheid op de Banc d'Arguin zou destijds dus wel tot een toename in de lokale kanoetendichtheid hebben geleid.

Het is onduidelijk wanneer de door de Waddenzee opgelegde bottleneck voor de *canutus*-ondersoort optreedt: tijdens de voor- of de najaarstrek. Tijdens de voorjaarstrek maken de meeste *canutus*-kanoeten gebruik van de minder door mechanische visserij gehavende Duitse Waddenzee en niet zozeer van de verslechterde Nederlandse Waddenzee. Dit was altijd al zo en lijkt niet veranderd te zijn sinds jaren tachtig (Piersma *et al.* 1994). Het meest waarschijnlijke is dan ook dat de klappen vallen tijdens de najaarstrek, wanneer wel veel Kanoeten gebruik maken van het Nederlandse deel van de Waddenzee. Het blijkt dat het aantal *canutus*-kanoeten dat in het najaar pleistert in de Nederlandse Waddenzee sterk afhankelijk is van hoeveelheid zacht (dus gemakkelijk verteerbaar) voedsel: hoe minder zacht voedsel (Strandkrabben *Carcinus maenas* en Garnalen), hoe minder Kanoeten eind juli en in de eerste week van augustus in de westelijke Waddenzee worden geteld (van Gils *et al.* 2005b).



Figuur 3. Een klassiek populatiemodel uit de visserijbiologie verklaart populatiegrootte als de balans tussen productiesnelheid enerzijds (diagonale lijnen die dichtheidsafhankelijke groei weergeven) en consumptiesnelheid anderzijds (horizontale lijnen). In dit denkraam kunnen twee verschillende hypothesen verklaren waarom de voedseldichtheid (populatiegrootte) op de Banc d'Arguin nu hoger is dan in de jaren tachtig. De ene hypothese stelt dat minder Kanoeten leidt tot minder consumptie van schelpdieren, wat er voor zorgt dat het evenwicht tussen productie en consumptie, en dus de omvang van de schelpdierpopulatie, verder naar rechts verschuift (van 'toen' naar 'nu 1'). De andere hypothese stelt dat niet de consumptiesnelheid is veranderd maar dat juist de hoeveelheid voedsel voor de schelpdieren, algen, is toegenomen, wat ook leidt tot een toegenomen schelpdierpopulatie (van 'toen' naar 'nu 2'). Hoewel het hier een conceptueel model betreft, zijn de getallen zo realistisch mogelijk gekozen; zo werd een dagelijkse consumptiesnelheid van 0.2% gevonden op tropische wadplaten (van de Kam *et al.* 1999, p. 228) en volgt deze ook uit een voor Kanoeten vereiste opnamesnelheid van 0.2 mg AVDG/s als ze gedurende 12 uur per etmaal foerageren bij waargenomen voedsel- en vogeldichtheden zoals in de jaren tachtig (respectievelijk 2.7 g AVDG/m² en 6.7 Kanoeten/ha). A classical population model from fishery sciences explains population size as the balance between production rate on the one hand (diagonal lines representing density-dependent growth) and consumption rate on the other hand (horizontal lines). Within this framework, two different hypotheses can explain why prey density at Banc d'Arguin is higher nowadays than in the 1980s. One hypothesis states that consumption of bivalves has declined (fewer Knots), which shifts the balance to the right (from 'toen' to 'nu 1'). The other hypothesis states that the algal production has increased, shifting the consumption-production balance from 'toen' to 'nu 2'. The parameters have been chosen realistically; e.g. a daily consumption rate of 0.2% was found on tropical mudflats (van de Kam *et al.* 1999, p. 228) and also follows from an intake rate of 0.2 mg AFDM/s (required for Knots feeding for 12 h a day) at an average food and Knot density as observed in the 1980s (respectively 2.7 g AFDM/m² and 6.7 Knots/ha).

Kanoeten op doortrek hebben meestal een relatief kleine spiermaat (van Gils *et al.* 2005a) en vereisen daarom een Waddenzee die rijk is aan hoogkwalitatief, voedsel (Krabben, Garnalen, Nonnetjes), en het is juist dit relatief zachte voedsel dat de laatste jaren zo sterk is afgenomen (van Gils *et al.* 2006, 2009, Kraan *et al.* in voorbereiding). Bovendien weten we dat de aantallen doortrekkende *canutus*-kanoeten in de nazomer in de westelijke Waddenzee in de afgelopen decade sterk zijn gedaald (T. Piersma, A. Dekinga & B. Spaans), en we kennen geen Europese alternatieven voor deze verdwenen vogels (hoewel in het najaar van 2008 veel *canutus*-kanoeten in Frankrijk zijn gezien; J. Leyrer). Mogelijk slaan *canutus*-kanoeten de Waddenzee volledig over in slechte voedsel jaren en vliegen dan in één ruk door van Siberië naar West-Afrika (of stoppen dus even in Franse estuaria), iets wat

vooral voor de later doortrekkende mannetjes zou gelden (Nebel *et al.* 2000). Hoewel zo'n extra lange vlucht van 8650 km theoretisch zeker mogelijk zou moeten zijn (Gill *et al.* 2005) is het niet onwaarschijnlijk dat dit doorvliegen leidt tot verhoogde sterfte, ergens onderweg of direct na de (verzwakte) aankomst op de Banc d'Arguin.

Tot slot speculeren we nog over de vraag waarom het kanoeten voedsel op de Banc d'Arguin juist is toegenomen. Mogelijkerwijs spelen de afgenomen aantallen Kanoeten een rol: die kunnen hebben geleid tot een verminderde consumptie van schelpdieren die de schelpdierpopulatie in staat stelde te groeien tot een nieuw evenwicht. Er is tevens recentelijk een alternatief idee geopperd, dat een toegenomen algenproductie verantwoordelijk stelt voor de toegenomen schelpdierbiomassa (Honkoop *et al.* 2008). Laten we

een klassiek populatiemodel uit de visserijbiologie (Schaefer 1957) op deze twee ideeën los (figuur 3), waarin dichtheidsafhankelijke productie een belangrijke rol speelt, dan voorspelt het idee van een verminderde consumptiesnelheid dat de individuele productiesnelheid van de schelpdieren nu zou zijn afgenomen, terwijl het idee van de toegenomen algenproductie voorspelt dat de individuele productiesnelheid van de schelpdieren gelijk zou zijn gebleven (onder een gelijkblijvende consumptiesnelheid). Omdat schelpdieren jaarringen aanleggen zouden deze contrasterende voorspellingen getoetst kunnen worden door groeicurven van schelpdieren van toen met nu te vergelijken. Zoals zo vaak sluiten beide ideeën elkaar niet uit, en waarheid zou dus ook wel eens in het midden kunnen liggen!

DANKWOORD

Dank aan Piet van den Hout, Romke Kleefstra, Jutta Leyrer en Jeroen Reneerkens voor het lezen en commentariëren van het manuscript, en aan Jeroen Reneerkens voor de uitnodiging om aan deze special bij te dragen.

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.
- 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.
- Davidson N.C. 2003. Declines in East Atlantic wader populations: is the Wadden Sea the problem? *Wader Study Group Bulletin* 101/102: 19-20.
- Diawara Y. & O. Overdijk 2007. Wader count in the Banc d'Arguin national Park (Mauritania). In: C.H. Diagana and Dodman, T. (red.), Coastal waterbirds along the West African Seaboard, January 2006. Wetlands International, Wageningen.
- Engelmoer M., T. Piersma, W. Altenburg & R. Mes 1984. The Banc d'Arguin (Mauritania). In: P.R. Evans, J.D. Goss-Custard, & W.G. Hale (red.), Coastal waders and wildfowl in winter, p. 293-310. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ens B.J., T. Piersma, W. J. Wolff & L. Zwarts (red.) 1990. Homeward bound: problems waders face when migrating from the Banc d'Arguin, Mauritania, to their northern breeding grounds in spring. *Ardea* 78: 1-364.
- Gill R.E. Jr, T. Piersma, G. Hufford, R. Servranckx & A. Riegen 2005. Crossing the ultimate ecological barrier: evidence for an 11 000-km-long nonstop flight from Alaska to New Zealand and eastern Australia by bar-tailed godwits. *Condor* 107: 1-20.
- Hagemeijer W., C. Smit, P. de Boer, A. van Dijk, N. Ravenscroft, M. van Roemen & M. Wright 2004. Wader and Waterbird Census at the Banc d'Arguin, Mauritania, January 2000. WIWO Report 81. Foundation Working Group International Waterbird and Wetland Research (WIWO), Beek-Ubbergen.
- Honkoop P.J.C., E.M. Berghuis, S. Holthuisen, M.S.S. Lavaleye & T. Piersma 2008. Molluscan assemblages of seagrass-covered and bare intertidal flats on the Banc d'Arguin, Mauritania, in relation to characteristics of sediment and organic matter. *Journal of Sea Research* 60: 255-263.
- Jansen E.J. 2008. Using remote sensing to predict macrobenthos abundance in the Banc d'Arguin, Mauritania. MSc Report Animal Ecology Group, University of Groningen.
- Kraan C., T. Piersma, A. Dekinga, A. Koolhaas & J. van der Meer 2007. Dredging for edible cockles *Cerastoderma edule* on intertidal flats: short-term consequences of fishermen's patch-choice decisions for target and non-target benthic fauna. *ICES Journal of Marine Science* 64: 1735-1742.
- Kraan C., J.A. van Gils, B. Spaans, A. Dekinga, A.I. Bijleveld, M. van Roemen, 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.
- Kraan, C., Dekinga, A. & T. Piersma (verstuurd). Now an empty mudflat: past and present benthic abundances in the western Dutch Wadden Sea. *Helgolander Marine Research*.
- 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 two subspecies of red knots (*Calidris c. canutus* and *islandica*) in the Dutch Wadden Sea during southward migration. *Ardea* 88: 165-176.
- Philippart C.J.M., H.M. van Aken, J.J. Beukema, O.G. Bos, G.C. Cadée, & R. Dekker 2003. Climate-related changes in recruitment of the bivalve *Macoma balthica*. *Limnology and Oceanography* 48: 2171-2185.
- 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, 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., P. Prokosch & D. Bredin 1992. The migration system of Afro-Siberian knots *Calidris canutus canutus*. *Wader Study Group Bulletin* 64, Suppl.: 52-63.
- Piersma T. & B. Spaans 2004. Inzicht uit vergelijkingen: ecologisch onderzoek aan wadvogels wereldwijd. *Limosa* 77: 43-54.
- Piersma T., Y. Verkuil & I. Tulp 1994. Resources for long-distance migration of knots *Calidris canutus islandica* and *C. c. canutus*: how broad is the temporal exploitation window of benthic prey in the western and eastern Wadden Sea. *Oikos* 71: 393-407.
- 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.
- Schaefer M.B. 1957. Some considerations of population dynamics and economics in relation to the management of the commercial marine fisheries. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 14: 669-681.
- Stroud D.A., N.C. Davidson, R. West, D.A. Scott, L. Haanstra, O. Thorup, B. Ganter & S. Delany (eds) 2004. Status of migratory wader populations in Africa and Western Eurasia in the 1990s. *International Wader Studies* 15: 1-259.
- Trotignon E., J. Trotignon, M. Baillou, J.-F. Dejonghe, L. Duhautois & M. Lecomte 1980. Recensement hivernal des limicoles et autres oiseaux aquatiques sur le Banc d'Arguin (Mauritanie) (Hiver 1978/79). *L'Oiseau et R.F.O.* 50: 323-343.
- Underhill L.G. 1997. Knot *Calidris canutus*. In: J.A. Harrison, Allen, D.G., Underhill, L.G., Herremans, M., Tree, A.J., Parker, V. & Brown, C.J. (eds), The Atlas of Southern African Birds. Vol. 1: Non-passerines, p. 414-415. BirdLife South Africa, Johannesburg.
- van de Kam J., B. Ens, T. Piersma & L. Zwarts 1999. Ecologische atlas van de Nederlandse wadvogels. Schuyt & Co, Haarlem.
- van Gils J.A., P. F. Battley, T. Piersma & R. Drent 2005a. Reinterpretation of gizzard sizes of red knots world-wide emphasises overriding importance of prey quality at migratory stopover sites. *Proceedings of the Royal Society of London B* 272: 2609-2618.
- van Gils J.A., A. Dekinga, B. Spaans, W. K. Vahl & T. Piersma 2005b. 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., C. Kraan, A. Dekinga, A. Koolhaas, J. Drent, P. de Goeij & T. Piersma 2009. Reversed optimality and predictive ecology: burrowing depth forecasts population change in a bivalve. *Biology Letters* 5: 5-8.
- van Gils J.A., T. Piersma, A. Dekinga, B. Spaans & C. Kraan 2006. Shellfish dredging pushes a flexible avian top predator out of a marine protected area. *PLoS Biology* 4: 2399-2404.
- van Roomen M., C. van Turnhout, E. van Winden, B. Koks, P. Goedhart, M. Leopold & C. J. Smit 2005. Trends van benthivore watervogels in de Nederlandse Waddenzee 1975-2002: grote verschillen tussen schelpdiereneters en wormeneters. *Limosa* 78: 21-38.
- Wolff W.J., A.G. Duiven, P. Duiven, P. Esselink, A. Gueye, A. Meijboom, G. Moerland & J. Zegers 1993a. Biomass of macrobenthic tidal flat fauna of the Banc d'Arguin, Mauritania. *Hydrobiologia* 258: 151-163.
- Wolff W.J., J. van der Land, P.H. Nienhuis & P.A.J.W. de Wilde (red.). 1993b. Ecological studies in the coastal waters of Mauritania. *Hydrobiologia*: 1-222.
- Zwarts L. 1988. Numbers and distribution of coastal waders in Guinea-Bissau. *Ardea* 76: 42-55.
- 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.

Jan A. van Gils, Matthijs van der Geest, Casper Kraan, en Theunis Piersma, Afdeling Mariene Ecologie (MEE), NIOZ Koninklijk Nederlands Instituut voor Zeeonderzoek, Postbus 59, 1790 AB Den Burg, Texel, jan.van.gils@nioz.nl
 Eelke O. Folmer, Erik J. Jansen en Theunis Piersma, Vakgroep Dieroecologie, Centrum voor Ecologische en Evolutionaire Studies (CEES), Rijksuniversiteit Groningen, Postbus 14, 9750 AA Haren

How the carrying capacity of the Wadden Sea regulates the number of wintering waders at Banc d'Arguin

The number of Red Knots *Calidris canutus* wintering at the Banc d'Arguin, Mauritania, has declined over the last two decades. The fact that food densities in this relatively undisturbed ecosystem have increased suggests that the reason for the declining Knot abundance needs to be sought elsewhere along the flyway. With the Wadden Sea acting as a major stopover site for Red Knots wintering at the Banc d'Arguin (at least in spring), we hypothesize that the declining food stocks in the Wadden Sea are responsible for the reduced number of Red Knots wintering in Mauritania. Speculating further, we bring up

the idea that the declining Red Knot population has led to reduced predation pressure on the bivalve stocks at the Banc d'Arguin, which may be the reason why food densities in Mauritania have gone up. Others have brought up an alternative, but non-mutually exclusive, hypothesis explaining this increase by an increased algal production. With production rates in individual shellfish presumably being under strong density-dependent control, the reduced predation hypothesis (in contrast to the alternative hypothesis) predicts lower per capita shellfish production rates nowadays than two decades ago.