

Waarom overwinteren sommige Drieteenstrandlopers in de Waddenzee terwijl andere tropische stranden verkiezen?



Jeroen Reneerkens

Langs de waterlijn dribbelende Drieteenstrandlopers zijn een vertrouwd beeld op de Nederlandse winterstranden. Toch komen de meeste drietenen juist voor langs de kusten van tropisch Afrika. Het is er lekker warm en het voedselaanbod is er waarschijnlijk voorspelbaar. In dit artikel wordt een vergelijking gemaakt van het voedselaanbod en de tijdsbesteding van Drieteenstrandlopers op Waddenzee-eiland Vlieland en op een strand dicht bij de evenaar, in Ghana. Is het echt zo goed toeven op een tropisch strand of kleven er ook nadelen aan?

Jeroen Reneerkens, Kirsten Grond, Edward Koomson, Yaa Ntiama-Baidu & Theunis Piersma

Drieteenstrandlopers *Calidris alba* zijn hoogarctische broedvogels die buiten het broedseizoen nagenoeg alle kusten van de wereld bevolken. De Drieteenstrandlopers die op de Nederlandse stranden en in het waddengebied overwinteren, behoren tot de nominaatvorm *C.a. alba* en broeden in Groenland (o.a. Gudmundsson & Lindström 1992, Engelmoer & Roselaar 1998, Lyngs 2003) en het uiterste noordoosten van Canada (Reneerkens *et al.* 2008). Ook overwintert een groot deel van de broedpopulatie Drieteenstrandlopers langs de Afrikaanse kusten tot in Zuid-Afrika (Gudmundsson & Lindström 1992, Engelmoer & Roselaar 1998). Hoewel er lange tijd is gedacht dat de in Siberië broedende Drieteenstrandlopers gemengd met de Groenlanders in West-Europa overwinteren, is er nog geen overtuigend bewijs geleverd dat dit op grote schaal plaatsvindt (Langston 2002, Reneerkens *et al.* 2009). In het waddengebied komen de grootste aantallen drieteentjes voor tijdens de voorjaarsstrek



Jeroen Reneerkens

Figuur 1. Een gekleurde Drieteenstrandloper op de Vliehors op Vlieland (17 april 2007). Dit individu werd geringd op 20 februari 2007 en werd tot op 10 maart 2009 negen keer waargenomen op het Noordzeestrand van Vlieland. *A colour-ringed sanderling on the Vliehors, Vlieland (17 April 2007, The Netherlands). Between ringing (20 February 2007) and 10 March 2009 this individual has been resighted nine times.*

(mei en eerste week juni) en najaarstrek (juli-september) (van Turnhout & van Roomen 2008). In die perioden verblijven zowel lokale overwinteraars als vogels die op stranden elders in Europa of in Afrika overwinteren in het waddengebied (Meltotte *et al.* 2003, van Turnhout & van Roomen 2008, Reneerkens *et al.* in druk).

Vermoedelijk overwinteren er meer Drieteenstrandlopers langs de Afrikaanse westkust dan in Europa. Van Marokko tot Zuid-Afrika overwinteren naar schatting 77 800 drietenen (Summers *et al.* 1987, Underhill *et al.* 1999, Stroud *et al.* 2004). Dat is 62% van de 123 000 drietenen die in Europa en de westkust van Afrika overwinteren. Dat lijkt misschien niet verwonderlijk. De winters op de stranden van de waddeneilanden zijn immers koud en harde wind kan ertoe leiden dat voedsel (o.a. wormen en schelpdieren) soms dagenlang niet bereikbaar is vanwege hoge zeewaterstanden. Drieteenstrandlopers moeten dan uitwijken naar andere, meestal onbekende locaties. Om zichzelf tegen die onvoorspelbaarheid te wapenen leggen vogels 's winters vaak een extra vetvoorraad aan, voor tijden van plotselinge voedselschaarste (Lima 1986). Drieteenstrandlopers die in gematigde streken overwinteren zijn vergeleken met tropische overwinteraars gemiddeld 6 gram zwaarder (Reneerkens *et al.* in druk).

Weersomstandigheden hebben een aanzienlijke invloed op de hoeveelheid energie die steltlopers besteden aan het op peil houden van hun lichaamstemperatuur (Wiersma & Piersma 1994, Kelly *et al.* 2002). Amerikaanse onderzoekers

hebben de hoeveelheid energie die overwinterende Drieteenstrandlopers dagelijks uitgeven gemeten op vier breedtegraden in verschillende klimaatzones. Niet geheel onverwacht ontdekten ze dat de dagelijkse energie-uitgaven hoger waren in koudere gebieden en dat de omgevingstemperatuur maar liefst 70% van de variatie in energie-uitgaven verklaart (Castro *et al.* 1992). Het lokale klimaat zal dus in belangrijke mate bepalen in hoeverre een strand geschikt is om er te overwinteren. Maar waarom kiezen dan niet alle Drieteenstrandlopers voor een warm winterverblijf op een tropisch strand? Uiteraard speelt niet alleen de omgevingstemperatuur een rol. Ook de afstand tot de broedgebieden en daarmee dus de afstand van de trekvluchten die tweemaal per jaar moeten worden voltooid, de hoeveelheid beschikbaar voedsel, de kans om gepakt te worden door roofdieren, de mate van verstoring en de kans om ziek te worden (Piersma 2006) kunnen bepalen of en voor hoeveel Drieteenstrandlopers het gunstig is om op een bepaalde lokatie te overwinteren. Deze aspecten zullen de overlevingskansen en mogelijk zelfs het broedsucces van de vogels beïnvloeden en inzicht hierin is dus van belang voor de bescherming van de kwetsbare kustgebieden (Reneerkens *et al.* 2005, Piersma 2007). In dit artikel beschrijven we de tijdsbesteding van en voedselbeschikbaarheid voor Drieteenstrandlopers op het strand van Vlieland en dat van Esiamia in Ghana. Dat plaatsen we in de context van ons lopende onderzoek aan Drieteenstrandlopers tussen Groenland en Ghana.

MATERIAAL EN METHODEN

Het veldwerk vond plaats op het Noordzeestrand van Vlieland (53°16'N, 4°55'E) en het strand van Esiam, zo'n 300 km ten westen van Accra in Ghana (4°56'N, 2°21'W). Op beide locaties komen grote aantallen Drieteenstrandlopers voor tijdens de trekperiodes en in de winter (Ntiemoa-Baidu 1991, van Turnhout & van Roomen 2008). De voedsel-ecologie werd op Vlieland bestudeerd tussen 27 augustus en 31 oktober 2007 en in Esiam tussen 11 januari en 7 maart 2008. De gemiddelde luchttemperatuur op Vlieland varieerde tijdens de onderzoeksperiode tussen 15.2 °C in september en 11.9 °C in november en de windsnelheid bedroeg gemiddeld 27.1 km/u en bereikte stormkracht op meerdere dagen. In Esiam was het weer veel stabiel met een gemiddelde luchttemperatuur van 32 °C in januari, nauwelijks wind en een hoge luchtvochtigheid.

Drieteenstrandlopers werden gevangen met mistnetten en op Vlieland bovendien met een kanonnet. We voorzagen de vogels van een metalen ring (aan de tibia) en twee kleurringen aan elke tarsus in de kleuren wit, geel, groen of rood en een vlag (verlengde kleurring; figuur 1). De gebruikte vlagkleur was geel in Nederland en rood in Ghana.

Op verschillende dagen en bij verschillende waterstanden werden de aantallen Drieteenstrandlopers geteld en werd van zoveel mogelijk vogels het gedrag bepaald (foerageren, slapen/rusten, poetsen, wassen of rennen). Op deze manier bepaalden we de gemiddelde tijdsbestedingen van Drieteenstrandlopers voor beide locaties. We bepaalden de snelheid van voedselopname door individuen door een telescoop nauwlettend te volgen gedurende perioden tot 10 minuten. Elke prooi die werd ingeslikt werd geturfd en indien mogelijk geïdentificeerd. Meestal was goed te zien wanneer en welke prooien werden ingeslikt.

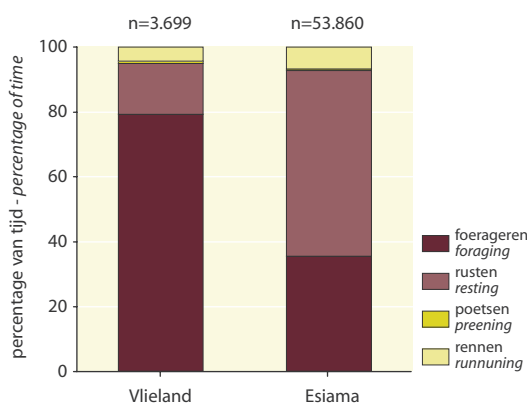
De hoeveelheid voor Drieteenstrandlopers beschikbaar voedsel werd gemeten tussen 17 en 26 september op Vlieland en 16 en 29 januari in Esiam door met steekbuizen van respectievelijk 12.5 en 14.9 cm doorsnee bodemonsters te nemen tot een diepte van 20 cm. Deze monsters werden ter plekke gezeefd over een zeef met een maaswijdte van 1 mm en alle potentiële prooidieren werden ingevroren voor latere analyse. De bodemonsters werden verzameld langs de waterlijn, waar Drieteenstrandlopers doorgaans foerageren. Door dit zeven keer om de ca. 100 m te doen bij verschillende waterstanden (over in totaal 6 km strandlengte in Nederland en 13 km in Ghana), verzamelden we bodemonsters op verschillende afstanden van de gemiddelde hoogwaterlijn. Omdat de wormen zich vaak snel ingraven op het moment dat de steekbuis de grond in wordt gestoken kan hun natuurlijke ingraafdiepte (en daarmee hun beschikbaarheid voor de Drieteenstrandlopers) niet gemeten worden. De wormen verzamelen met hun palpen voedsel

aan het bodemoppervlak en zijn daarmee voor de vogels (en voor ons) meestal zichtbaar (zie ook Kelly 2008). In Ghana hebben we wel de ingraafdiepte van de schelpdieren gemeten. Van alle potentiële prooidieren werd de lengte in klassen onderverdeeld. Schelpdieren noteerden we als klein (< 5 mm), gemiddeld (6-9 mm) of groot (> 9 mm). Van wormen noteerden we de lengte in centimeters. Na twee dagen drogen in een oven bij 60 °C bepaalden we de calorische waarden en het asvrij drooggewicht van de wormen en andere zachte prooidieren met een bomcalorimeter. Voor de schelpdieren werd uitgegaan van een vaste calorische waarde van 22 kJ per gram vlees (Zwarts & Wanink 1993).

RESULTATEN

Op het Noordzeestrand van Vlieland was de dichtheid van Drieteenstrandlopers met 34 vogels per km een stuk lager dan in Esiam waar we gemiddeld 214 vogels per km strand telden. In Ghana opereerden de Drieteenstrandlopers ook in veel grotere groepen dan op Vlieland, waar ze veel meer verspreid, of zelfs solitair, foerageerden.

De tijdsbesteding van de Drieteenstrandlopers verschilde aanzienlijk tussen de beide locaties. Op het strand van Vlieland werd maar liefst 79% van de tijd naar voedsel gezocht en de resterende tijd werd voornamelijk gerust. In Ghana daarentegen besteedden de vogels slechts 36% van hun tijd aan foerageren. Hier rustten de vogels gedurende het grootste deel van de tijd (58%), terwijl Vlielandse Drieteenstrandlopers slechts 17% van hun tijd rustend doorbrachten. Alle andere activiteiten vielen in het niet bij slapen en foerageren (figuur 2). Gedurende de hele getijcyclus werden vogels waargenomen die voedsel zochten, maar op bei-



Figuur 2. Gemiddelde tijdsbesteding van Drieteenstrandlopers op Vlieland (Nederland) en in Esiam (Ghana). Het aantal gedragswaarnemingen van individuele vogels waarop deze staafdiagrammen gebaseerd zijn is bovenin weergegeven. *Time budgets of Sanderlings observed in Vlieland (The Netherlands) and Esiam (Ghana). The number of birds observed is given on top.*



Jeroen Reneerkens

Figuur 3. Een groep rustende Drieteenstrandlopers op het strand van Esiama, Ghana, op 22 januari 2008.. *A flock of sanderlings on the beach of Esiama, Ghana.*

de locaties werd er tijdens hoogwater minder gefoerageerd dan tijdens laagwater.

Ook het type en de hoeveelheid voedsel verschilden aanzienlijk tussen beide locaties. Op Vlieland was de Gekorrelde Zaagjes *Scolecophagus squamatus* (Speybroeck *et al.* 2007) veruit de belangrijkste voedselbron. Daarnaast leken de Drieteenstrandlopers op Vlieland geregeld ook kleine prooien op te pikken die door een telescoop kijkend niet te determineren waren. We vermoeden dat dit onder andere het vlokreeftje *Haustorius arenarius* betrof dat we geregeld in de bodemonmonsters tegenkwamen. De energetische waarde van Gekorrelde Zaagjes was 17.53 kJ/g asvrij drooggewicht. In Ghana kwamen veel minder wormen voor en foerageerden de Drieteenstrandlopers vrijwel uitsluitend op Gekorrelde Zaagjes *Donax rugosus*, een schelpdier dat hier meestal 6-9 mm lang of kleiner was. Prooien van deze grootte worden door Drieteenstrandlopers in hun geheel ingeslikt. De dichtheid van deze schelpdieren op het Ghanese strand was overweldigend: langs het hele strand liep een band van zo'n 2 tot 14 meter breed met 5 700-14 300 Gekorrelde Zaagjes per m² (figuur 4). Mede door dit enorme aanbod van schelpdieren was de gemiddelde energetische dichtheid aan voedsel meer dan 15 keer groter in Ghana (1717 kJ/m²) dan op Vlieland (98 kJ/m²). Hoewel deze Gekorrelde Zaagjes in een vrij smalle strook langs het strand voorkwamen, bewogen ze zich met de vloedstroom mee,

waardoor ze vrijwel het hele tij door beschikbaar waren voor Drieteenstrandlopers. Wat de zaagjes bovendien tot een gemakkelijke prooi maakte is dat ze een oppervlakkig bestaan leidden; de kleine dieren graven zich net onder het zandoppervlakte (gemiddeld 1.1 cm diep) in waarbij hun sifons (voedselopnameorganen) duidelijk zichtbaar zijn. Bij elke golf die over de zaagjes stroomt komen de schelpdierdieren bovendien even bloot te liggen. Drieteenstrandlopers kunnen ze dus gedurende vrijwel de hele getijcyclus gemakkelijk oppikken (figuur 4). Dit resulteerde in gemiddelde voedselopnamesnelheden van 8.2 kJ/u foerageren op het Vlielandse strand en 130 kJ/u in Ghana.

DISCUSSIE

Overvloed aan schelpdieren: is Ghana een drieteenstrandloperparadijs?

Het is duidelijk dat de stranden van Esiama en Vlieland niet alleen van elkaar verschillen in omgevingstemperatuur, maar ook in het type en de hoeveelheid voedsel dat beschikbaar is voor Drieteenstrandlopers. Alleen al vanwege de voedselbeschikbaarheid kun je je voorstellen waarom de dichtheid van Drieteenstrandlopers zoveel hoger is in Esiama. Eigenlijk lijkt alles gunstiger voor Drieteenstrandlopers in Ghana vergeleken met Vlieland: lekker weer waardoor het op peil houden van de lichaamstemperatuur geen

probleem is en veel voedsel dat bijna 24 uur per dag beschikbaar is. Geen wonder dat de vogels in Ghana het merendeel van de dag maar wat lijken te luiëren. Eerder onderzoek in Noord- en Zuid-Amerika liet ook al zien dat Drieteenstrandlopers in koudere gebieden veel meer tijd besteedden aan voedselzoeken (Castro *et al.* 1992).

Waarom overwinteren er dan nog Drieteenstrandlopers langs de kusten van Europa? Is alles in Ghana echt wel zo gunstig als het lijkt? We moeten niet vergeten dat, hoe overvloedig ook, een schelpdierdieet helemaal niet zo voordelig is vergeleken met een wormendieet. De schelpen moeten immers in de vogelmaag worden gekraakt en alle overtollige en onverteerbare schelpgruis moet via de darmen weer worden uitgepoept (van Gils *et al.* 2005). De vele poepjes op een hoogwatervluchtplaats van Drieteenstrandlopers bestonden dan inderdaad ook uit hoopjes schelpgruis (figuur 5). De maag van Drieteenstrandlopers op een schelpdierdieet is dus al gauw gevuld met onverteerbaar schelpgruis dat verder foerageren tijdelijk verhindert. Het is waarschijnlijk dat de ogenschijnlijk rustende vogels in Ghana eigenlijk hard aan het werk waren om alle schelpgruis uit hun maag en spijsverteringskanaal te verwijderen.

Behalve dat het voedselaanbod in Ghana minder gunstig is dan het lijkt zijn er natuurlijk nog wel andere nadelen aan te wijzen van overwinteren in de tropen. In ons nog lopende



Jeroen Reneerkens

Figuur 5. Een poepje van een Drieteenstrandloper in Ghana bestaat vrijwel volledig uit schelprestjes. *A dropping of Sanderling in Ghana consists predominantly of shell fragments.*



Jeroen Reneerkens

Figuur 4. Gekorrelde Zaagjes *Donax rugosus* komen in enorme dichtheden voor op het strand van Esiam, Ghana, maar door de ongunstige schelp:vees verhouding is het geen bijzonder voordelige prooi. *The shellfish Donax rugosus is very abundant on the beach at Esiam, Ghana, but due to its unfavourable shell:meat ratio it is not as profitable as it seems.*

onderzoek proberen we hierin inzicht te krijgen. Drieteenstrandlopers die langs de Afrikaanse stranden overwinteren zullen twee maal per jaar een veel langere trekvlucht moeten maken dan overwinteraars in Europa. Sillett en Holmes (2002) toonden voor de Blauwe Zwartkeelzanger *Dendroica caerulescens* aan dat de overlevingskansen tijdens de trekperiodes zo'n 15 keer kleiner zijn dan tijdens de winter. Lange trekvluchten zijn dus niet zonder gevaren en in de tropen overwinterende Drieteenstrandlopers zouden dus een grotere kans kunnen hebben om tijdens de trekperiodes het loodje te leggen dan hun op de waddeneilanden overwinterende soortgenoten (Koomson 2007). Het is bekend dat onvoorspelbare weersveranderingen, beperkte opvetmogelijkheden (Dick & Pienkowski 1979, Baker *et al.* 2004, Piersma *et al.* 2005) of een verhoogd predatierisico tijdens de trekperiode (bijvoorbeeld Lindström 1989, van den Hout, dit nummer) hier een rol in spelen.

Hoewel dit nog nauwelijks is onderzocht, denken wij dat langere afstandtrekkers die in de tropen overwinteren een grotere kans hebben om ziek te worden (Piersma 1997, 2003, Mendes *et al.* 2005). Immers, bacteriën en virussen komen meer voor in warme en vochtige omgevingen (Guernier *et al.* 2004). Bovendien is eerder aannemelijk gemaakt dat vogels die lange trekvluchten maken, en daar-

door in veel verschillende omgevingen voorkomen, een beter immuunsysteem hebben ontwikkeld om de verschillende ziekten die ze tegenkomen beter weerstand te bieden (Møller & Erritzøe 1998). We verwachten dat er voor- en nadelen kleven aan het overwinteren in de tropen, en andere aan overwinteren in het waddengebied. De balans tussen die voor- en nadelen bepaalt welke strategie het meest succesvol is. Naast voedselaanbod, energieuitgaven en predatiekans zouden we graag ook het risico ziek te worden (of de investeringen die de vogels doen om ziekte te voorkomen) van Drieteenstrandlopers op verschillende breedtegraden bestuderen (zie Buehler & Piersma 2008).

Om inzicht te krijgen in de overlevingskansen van Drieteenstrandlopers die op verschillende breedtegraden overwinteren hebben we de afgelopen jaren veel Drieteenstrandlopers individueel herkenbaar gemaakt met kleurringen (figuur 1). Op grond van ringaflezingen van deze vogels kunnen de overlevingskansen van Drieteenstrandlopers op verschillende breedtegraden worden bepaald (zie ook Spaans *et al.* en Lok *et al.*, dit nummer). Die kunnen vervolgens gerelateerd worden aan hun lichaamsgewicht en/of de hoeveelheid bacteriën in hun lichaam. Zo hopen we inzicht te krijgen in de ecologische aspecten die een rol spelen in de keuze van het overwinteringsgebied van Drieteenstrand-



Jeroen Reneerkens

Drieteenstrandlopers leggen in gematigde streken 's winters gemiddeld 6 gram vet aan en zijn daardoor zwaarder dan soortgenoten die op tropische stranden overwinteren, Schiermonnikoog 24 december 2008. *Sanderlings in cold temperate environments put on some 6 gram fat and hence are heavier than conspecifics wintering on tropical beaches.*

lopers en de consequenties daarvan voor overleving en voortplanting.

Meld waarnemingen van gekleurde Drieteenstrandlopers

Sinds 2002 zijn er meer dan 1700 Drieteenstrandlopers van kleureringen voorzien in Ghana, Mauritanië, Nederland, IJsland en Groenland. De vogels hebben allemaal twee kleureringen aan beide loopbenen (tarsi) en een vlag op één van beide tarsi die zowel boven, tussen als onder de twee kleureringen kan zitten (zie figuur 1). De gebruikte kleuren van zowel ringen als vlag zijn geel, wit, rood en groen. Let op dat er ook twee kleureringen van dezelfde kleur aan hetzelfde pootje kunnen zitten. Wij stellen waarnemingen van gekleurde Drieteenstrandlopers bijzonder op prijs. Het levert ons behalve inzichten in het trekgedrag en -routes van de vogels (Reneerkens *et al.* in druk) ook belangrijke informatie op over hun overlevingskansen. Waarnemers krijgen snel antwoord met locatie en datum waarop de betreffende vogel werd geïnd en later waargenomen en in het geval van vogels uit Groenland ook het verloop van het broedseizoen. Meer informatie over dit onderzoek is te vinden op de website van de Internationale Wader Study Group: <http://www.waderstudygroup.org/res/project/sanderling.php>.

DANKWOORD

Carl Zuhorn verdient veel dank voor de onmisbare logistieke ondersteuning van het veldwerk op Vlieland. De vanggroep Wildwest, en vooral Peter de Boer, Leon Kelder, Kees Oosterbeek, Bernard Spaans en Carl Zuhorn worden bedankt voor de hulp en het meedenken tijdens de vangexpedities op Vlieland. Het veldwerk in Ghana werd uitgevoerd in goed gezelschap van Ali Nuoh en Samuel Adu. De grote inspanning van vogelaars die hun kleuringswaarnemingen aan ons doorsturen is van zeer grote waarde voor het hier gepresenteerde en het nog lopende onderzoek en wij willen allen hiervoor bedanken. Koos Dijksterhuis, Piet van den Hout en Jutta Leyrer worden bedankt voor het becommentariëren van een eerdere versie van dit artikel. Dit onderzoek werd voor een belangrijk deel gefinancierd door een WOTRO-beurs voor TP en YNB, een post-doc beurs van NWO in het kader van het Internationaal Pooljaar voor JR en TP, en reisbeurzen van het Marco Polo fonds en het Groninger Universiteits Fonds voor KG.

LITERATUUR

Baker A.J., P.M. Gonzalez, T. Piersma, L.J. Niles, I. de Lima Serrano do Nascimento, P.W. Atkinson, N.A. Clark, C.D.T. Minton, M.K. Peck & G. Aarts 2004. Rapid population decline in Red Knots: fitness consequences of decreased refuelling rates and late arrival in Delaware Bay. *Proceedings of the Royal Society of London B* 271: 875-882.

Buehler D.M. & T. Piersma 2008. Travelling on a budget: predictions and

ecological evidence for bottlenecks in the annual cycle of long-distance migrants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 363: 247-266.

- Castro G., J.P. Myers & R.E. Ricklefs 1992. Ecology and energetics of sanderlings migrating to four latitudes. *Ecology* 73: 833-844.
- Dick W.J.A. & M.W. Pienkowski. 1979. Autumn and early winter weights of waders in north-west Africa. *Ornis Scandinavica* 10: 117-123.
- Engelmoer M. & C.S. Rooselaar 1998. Geographical variation in waders. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- van Gils J.A., S. R. de Rooij, J. van Belle, J. van der Meer, A. Dekinga, T. Piersma & R. Drent 2005. Digestive bottleneck affects foraging decisions in red knots *Calidris canutus*, I Prey choice. *Journal of Animal Ecology* 74: 105-119.
- Gudmundsson G.A. & Å. Lindström 1992. Spring migration of sanderlings *Calidris alba* through SW Iceland: where from and where to? *Ardea* 80: 315 – 326.
- Guernier V., M.E. Hochberg & J.F.O. Guegan 2004. Ecology drives the worldwide distribution of human diseases. *PLoS Biology* 2: 740-746.
- van den Hout P.J. 2009. Mortaliteit is het topje van de ijsberg van angst: over Slechtvalken en steltlopers in de Waddenzee. *Limosa* 82: 122-133.
- Kelly C. 2008. Sanderling studies on the Wash. In: Wash Wader Ringing Group 2006-2007 Report, p. 16-21. Wash Wader Ringing Group.
- Kelly J.P., N. Warnock, G.W. Page & W.W. Weathers 2002. Effects of weather on daily body mass regulation in wintering dunlin. *Journal of Experimental Biology* 205: 109-120.
- Koomen E. 2007. Cost-benefit analysis of flying far and wintering cheaply: comparative demographics of sanderlings in Ghana, Mauritania and Netherlands. Introductory essays in Functional Ecology, Groningen, Rijksuniversiteit Groningen.
- Langston M. 2002. Sanderling *Calidris alba*. In: C.V. Wernham, M.P. Toms, J.H. Marchant, J.A. Clark, G.M. Siriwardena & S.R. Baillie (eds). The Migration Atlas: Movements of the Birds of Britain and Ireland, p. 297-299. T. & A.D. Poyser, London.
- Lima S.L. 1986. Predation risk and unpredictable feeding conditions - determinants of body mass in birds. *Ecology* 67: 377-385.
- Lindström A. 1989. Finch flock size and risk of hawk predation at a migratory stopover site. *Auk* 106: 225-232.
- Lok T., O. Overdijk, H. Horn & T. Piersma 2009. De lepelaarpopulatie van de Wadden: komt het einde van de groei in zicht? *Limosa* 82: 149-157.
- Lyngs P. 2003. Migration and winter ranges of birds in Greenland. An analysis of all ringing recoveries. *Dansk Ornitologisk Forenings Tidsskrift* 97: 1-167.
- Meltofte H., J. Blew, J. Frikke, H.-U. Rösner & C.J. Smit 2003. Numbers and distribution of waterbirds in the Wadden Sea. Results and evaluation of 36 simultaneous counts in the Dutch-German-Danish Wadden Sea 1980-1991. IWRB Publication 34/ Wader Study Group Bulletin 74, special issue.
- Mendes L., T. Piersma, M. Lecoq, B. Spaans & R.E. Ricklefs 2005. Disease-limited distributions? Contrasts in the prevalence of avian malaria in shorebird species using marine and freshwater habitats. *Oikos* 109: 396-404.
- Møller A.P. & J. Erritzøe 1998. Host immune defence and migration in birds. *Evolutionary Ecology* 12: 945-953.
- Ntiemoa-Baidu Y. 1991. Seasonal changes in the importance of coastal wetlands in Ghana for wading birds. *Biological Conservation* 57: 139-158.
- Piersma T. 1997. Do global patterns of habitat use and migration strategies co-evolve with relative investments in immunocompetence due to spatial variation in parasite pressure? *Oikos* 80: 623-631.
- Piersma T. 2003. "Coastal" versus "inland" shorebird species: interlinked fundamental dichotomies between their life- and demographic histories? *Wader Study Group Bulletin* 100: 5-9.
- Piersma T. 2006. Understanding the numbers and distribution of waders and other animals in a changing world: habitat choice as the lock and the key. *Stilt* 50: 3-14.
- Piersma T. 2007. Using the power of comparison to explain habitat use and migration strategies of shorebirds worldwide. *Journal of*

- Ornithology 148: S45-S59.
- Piersma T. & B. Spaans 2004. Inzicht uit vergelijkingen: ecologisch onderzoek aan wadvogels wereldwijd. *Limosa* 77: 43-54.
- 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, Koninklijk Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, Den Burg.
- Reneerkens J., R.I.G. Morrison, & G. Coulomb 2008. First re-sighting of an individually marked Sanderling *Calidris alba* from Ellesmere Island. *Wader Study Group Bulletin* 115: 116-118.
- Reneerkens J., A. Benhoussa H. Boland, M. Collier, K. Grond, K. Günther, G. T. Hallgrímsson, J. Hansen, W. Meissner, B. de Meulenaer, Y. Ntiama-Baidu, T. Piersma, M. Poot, M. van Roomen, R. W. Summers, P.S. Tomkovich & L.G. Underhill 2009. Sanderlings using African-Eurasian flyways: a review of current knowledge. *Wader Study Group Bulletin*: 116: 2-20.
- Sillett T.S. & R.T. Holmes 2002. Variation in survivorship in a migratory songbird through its annual cycle. *Journal of Animal Ecology* 71: 296-308.
- 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 Waddengebied? *Limosa* 82: 113-121.
- Speybroeck J., L. Alsteens, M. Vincx & S. Degraer 2007. Understanding the life of a sandy beach polychaete of functional importance - *Scolecipis squamata* (*Polychaeta: Spionidae*) on Belgian sandy beaches (northeastern Atlantic, North Sea). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 74: 109-118.
- Stroud D.A., N.C. Davidson, R. West, D.A. Scott, L. Haanstra, O. Thorup, B. Ganter & S. Delany 2004. Status of migratory wader populations in Africa and Western Eurasia in the 1990s. *International Wader Studies* 15.
- Summers R.W., L.G. Underhill, M. Waltner & D.A. Whitelaw. 1987. Population, biometrics and movements of the sanderling *Calidris alba* in southern Africa. *Ostrich* 58: 24-39.
- van Turnhout C. & van Roomen. 2008. Drieteenstrandlopers in Nederland: steeds meer wad-, steeds minder strandvogel? *Limosa* 81: 1-9.
- Underhill L.G., A.J. Tree, H.D. Oschadleus & V. Parker. 1999. Review of ring recoveries of waterbirds in southern Africa. *Avian Demography* Unit, University of Cape Town, South Africa.
- Wiersma P. & T. Piersma. 1994. Effects of microhabitat, flocking, climate and migratory goal on energy-expenditure in the annual cycle of red knots. *Condor* 96: 257-279.
- Zwarts L. & J.H. Wanink. 1993. How the food-supply harvestable by waders in the Wadden Sea depends on the variation in energy density, body-weight, biomass, burying depth and behavior of tidal-flat invertebrates. *Netherlands Journal of Sea Research* 31: 441-476.

Jeroen Reneerkens, Kirsten Grond en Theunis Piersma, Animal Ecology Group, Centre for Ecological and Evolutionary Studies, Rijksuniversiteit Groningen, Postbus 14, 9750 AA Haren;
 J.W.H.Reneerkens@rug.nl, k.grond@student.rug.nl, theunis.piersma@nioz.nl
 Edward Koomson en Yaa Ntiama-Baidu, Centre for African Wetlands, University of Ghana, P.O. Box LG 67 Legon, Accra, Ghana;
 skedson@yahoo.com, ynbaidu@ug.edu.gh

Why do some Sanderlings *Calidris alba* winter in the Wadden Sea while others prefer tropical beaches?

Sanderlings *Calidris alba* occur worldwide along sandy beaches and have a wide range of non-breeding locations in different climate zones. Previous studies clearly indicated that ambient temperatures have profound effects on daily energy expenditures of Sanderlings. In this study we investigated the foraging ecology of Sanderlings on beaches near Esiam, Ghana and on the Wadden Sea island of Vlieland, The Netherlands. The diet was very different at the two locations. In Vlieland the birds fed predominantly on the polychaete *Scolecipis squamata* whereas a small shellfish *Donax rugosus* was taken in Esiam (Fig. 4,5). The latter prey item was very abundant in Esiam where a band of 2-14 m width con-

taining densities of 5,700-14,300 individuals per m² occurred. This resulted in caloric energy intake rates of 8 kJ/h foraging time in Vlieland and 130 kJ/h in Ghana. On Vlieland the birds spent on average 79% of their time foraging and in Esiam this was only 36% and most time (58 %) was spent resting (Fig. 2). We argue, however, that during the long resting breaks on roosts, Sanderlings in Ghana were in fact digesting and emptying their gut and intestines from indigestible shell remains. During future studies we plan to study annual and seasonal survival of sanderlings wintering at different latitudes in relation to disease risk and predation probability.