

Hink, stap of sprong? Reisbeperkingen van arctische steltlopers door voedselzoeken, vetopbouw en vliegsnelheid

Hop, skip, or jump? Constraints on migration of arctic waders by feeding, fattening, and flight speed

THEUNIS PIERSMA

... maar zijn we wel de intelligentste? ...
Kijk nu eens naar een trekvogel....
Het is zich het leven op aarde bewust op een manier
die volkomen anders is dan de onze ...
door gebruik te maken van wind, temperatuur, luchtdruk,
richtingsgevoel, ... en dat alles op een manier
waaraan wij ... niet kunnen tippen.*

Meer dan vijf miljoen steltlopers brengen de winter door aan de kusten van West-Afrika. De meeste van hen gaan in het voorjaar naar de Noordeuropese en arctische broedgebieden, een afstand van 4000 km of meer. Over deze voorjaars-trek is de afgelopen jaren veel bekend geworden, voor een deel door de activiteiten van Nederlandse onderzoekers in Marokko en Mauretanië (o.a. Kersten *et al.* 1983, Ens 1985, Piersma *et al.* 1987). Niet alle verzamelde gegevens zijn reeds tot op de bodem uitgewerkt en gepubliceerd. Het is echter al wel mogelijk om aan de hand van een eerste analyse van het thans beschikbare materiaal de problemen die deze trekkende steltlopers op hun reis tegenkomen, te inventariseren.

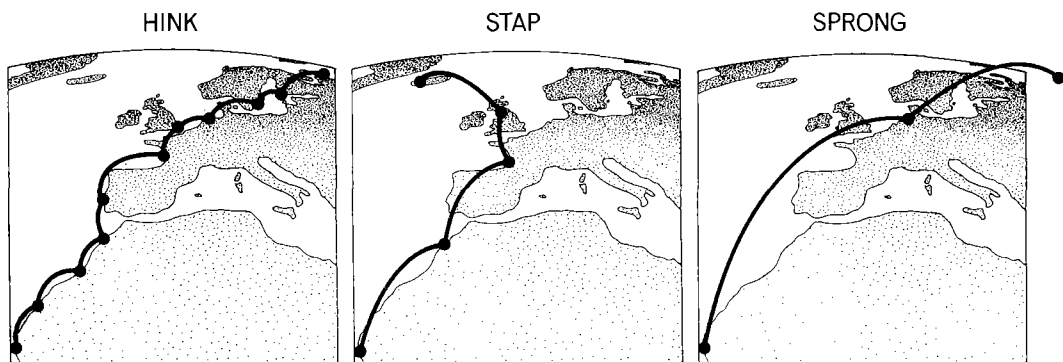
Om de afstand tussen overwinterings- en broedgebied te overbruggen, kan een steltloper op zijn minst drie alternatieve reisschema's volgen (figuur 1; voor de overzichtelijkheid zal ik mij voorlopig tot deze drie beperken). "Hinkende vogels" leggen de afstand tussen de overwinterings- en broedgebieden af door relatief korte vliegtochten te maken en onderweg op een aantal plaatsen te stoppen. "Stappende vogels" vliegen langere etappes en gebruiken onderweg minder pleisterplaatsen. "Springende vogels" overbruggen de afstand in een of meer intercontinentale vluchten. Het hangt van veel factoren af welke mogelijkheid een vogel zal "kiezen". Aan de hand van een aantal beperkende factoren van steltloper trek, zullen de keuzemogelijkheden worden besproken die verschillende steltlopersoorten hebben.

Voedselzoeken en opvetten

Vliegen kost veel energie. Deze energie wordt geleverd door lichaamsvet te "verbranden". Afhankelijk van onder meer de afstand tot de volgende pleisterplaats, moet er een bepaalde hoeveelheid vet worden opgeslagen. "Opvetten" lukt alleen als een vogel meer eet dan nodig is voor zijn normale

energiebehoefte. De tijd die nodig is om op te vetten, kan om een aantal redenen variëren. Ten eerste kunnen de vogels zelf harder en minder hard "werken" om de benodigde extra energie dagelijks binnen te krijgen. Het is echter mogelijk dat de snelheid waarmee kan worden opgevet, wordt beperkt door slechte voedselomstandigheden, of door een hoge omgevingstemperatuur die de vogels belet om een grote foerageerinspanning te leveren. Bij een heel groot voedselaanbod is het mogelijk dat de opvetsnelheid van een vogel fysiologisch wordt beperkt, doordat het vermogen om voedsel op te nemen en om te zetten nu eenmaal is gelimiteerd (Kirkwood 1983). In het vrije veld is het in de meeste gevallen niet zo gemakkelijk om uit te maken of een gemeten opvetsnelheid wordt bepaald door wat vogels zelf willen of door een uitwendige beperking in de mogelijke voedselopname.

Het verband tussen voedsel, voedselzoeken en opvetten werd in de voorjaren van 1981-82 onderzocht in het kleine Sidi Moussa estuarium langs de Atlantische kust van Marokko (van Brederode *et al.* 1982, Kersten *et al.* 1983). Deze pleisterplaats werd in beide voorjaren gebruikt door ten minste 15 000 Bonte Strandlopers *Calidris alpina*. Bij laagwater aten zij hier op het drooggevalen wad voornamelijk zeeduizendpoten *Nereis diversicolor*. In maart 1981 was de hoeveelheid zeeduizendpoten veel kleiner dan in april 1982 (tabel 1). In 1981 besteedden de Bonte Strandlopers dan ook een groter deel van de laagwaterperiode aan het zoeken van voedsel. Desondanks slaagden zij er in 1982 in om in een kleiner aantal dagen gemiddeld meer vet op te slaan dan in 1981. In 1982 konden de Bontjes door het grotere voedselaanbod met een geringere foerageerinspanning (kortere foerageertijd per vogel per laagwaterperiode) toch meer vet aanleggen dan in 1981. De voedselopnamesnelheid (die wij overigens niet hebben kunnen meten) moet in 1982 dus groter zijn geweest.



Figuur 1. Illustratie van drie reisschema's voor de voorjaartrek van kustgebonden steltlopers van West-Afrika naar de (sub-)arctische broedgebieden: hink (b.v. vroeg-trekkende Steenlopers), stap (Bonte Strandlopers, Tureluurs) en sprong (Kanoetstrandlopers, Rosse Grutto's). Illustration of three travel schemes for the spring migration of coastal waders from west Africa to the (sub-)arctic breeding grounds: hink (hop: e.g. early migrating Turnstones), stap (skip: Dunlins, Redshanks), or sprong (jump: Knots, Bar-tailed Godwits).

daartoe gedurende een gehele trekperiode regelmatig een representatief aantal vogels vangen en wegen. Als men de opvetsnelheden van een vogelsoort op verschillende pleisterplaatsen tijdens één trekepisode wil vergelijken, moet men er bovendien zeker van zijn steeds met dezelfde groep vogels te maken te hebben. De Rosse Grutto's *Limosa lapponica* die eind april hun overwinteringsgebied in Mauretanië verlaten en vanaf die tijd tot begin juni in de Paesenserpolder (NO-Friesland) verblijven, behoren zeer waarschijnlijk tot dezelfde groep. Zij voldoen dus aan de laatstgenoemde voorwaarde.

Tabel 1. Voedselaanbod, foerageeractiviteit, gemiddelde verblijfsduur en gewichtstoename van Bonte Strandlopers in het Sidi Moussa estuarium in Marokko in maart 1981 en april 1982. Het voedselaanbod is weergegeven als het aantal gram asvrij drooggewicht per vierkante meter wadbodem van de voornaamste prooi, de zeeduizendpoot. De foerageeractiviteit (percentage van de aanwezige Bonte Strandlopers dat voedselzocht) werd tijdens een aantal laagwaterperiodes (binnen 3 uur vanaf het moment van laagwater) in beide jaren op dezelfde plek gemeten. De gemiddelde verblijfsduur werd berekend door middel van een aangepaste vangstmethode (Kersten *et al.* 1983). De gewichtstoename werd berekend uit wegingen gedurende een gehele voorjaarsperiode. Food availability, foraging activity, average staging time, and body weight increase of Dunlins in the Sidi Moussa estuary, Morocco, in March 1981 and April 1982. Food availability is given as biomass (g AFDW/m²) of their most important prey, the ragworm *Nereis diversicolor*. Foraging activity was scored in both years on the same plot during a number of low tide periods (within 3 h from the time of low water), as the percentage of Dunlins present that was foraging. The average staging time was calculated according to a modified capture-recapture method (see Kersten *et al.* 1983). The body weight increase (g/day) was calculated from weighings during the entire migration periods.

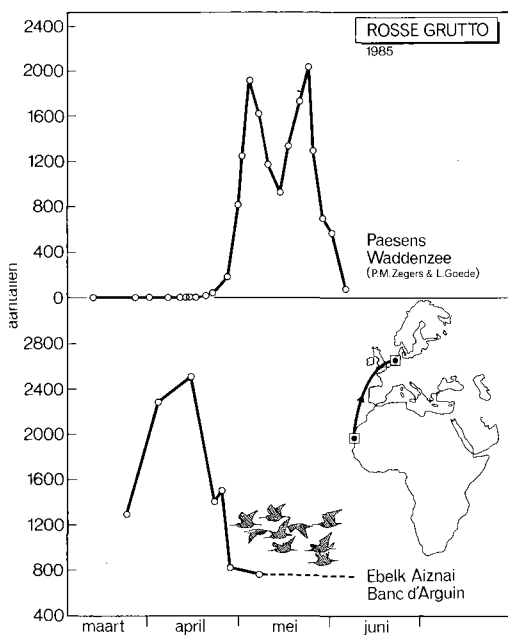
	Maart 1981	April 1982
Voedsel Food (g/m)	5.4	14.9
Foerageeractiviteit		
Foraging activity (%)	88	80
Gemiddelde verblijfsduur (dagen)		
Average staging time (days)	16	11

In 1985 namen de aantallen Rosse Grutto's bij Paesens toe, een paar dagen nadat deze op de Banc d'Arguin begonnen af te nemen (figuur 2). Bovendien zijn twee mannetjes die in april 1985 op de Banc d'Arguin werden gekleurmerkt, ongeveer een maand later in de Paesenserpolder gezien. Wij mogen de opvetsnelheden van de Rosse Grutto's in deze twee gebieden dus met elkaar vergelijken. Bij Rosse Grutto's verschillen mannetjes en vrouwtjes in grootte en gewicht. Aangezien wij veel meer mannetjes dan vrouwtjes vingen, beperk ik mij hierna tot de gegevens van de relatief kleine mannetjes.

De gemeten opvetsnelheden van mannelijke Rosse Grutto's op de Banc d'Arguin en in de Paesenserpolder verschillen nogal van elkaar (figuur 3A). Op de Banc d'Arguin beginnen Rosse Grutto's begin maart met opvetten en nemen dan 2 gram per dag in gewicht toe. Als zij de vliegtocht naar Nederland achter de rug hebben, zijn zij al het extra gewicht (80 g) kwijtgeraakt. In de Waddenzee nemen zij niet minder dan drie keer zo snel in gewicht toe (6 g/dag) en vertrekken eind mei-begin juni met een gewicht dat gemiddeld 115 gram hoger is dan het vertrekgewicht op de Banc d'Arguin. Dit verschil is opmerkelijk groot, omdat de afstand van de Banc d'Arguin naar de Nederlandse Waddenzee (4300 km) ongeveer even groot is als de afstand van onze wadden naar de Westsiberische broedgebieden. Vlak voor hun vertrek besteden Rosse Grutto's op de Banc d'Arguin verreweg het grootste deel van de laagwaterperiode aan foerageren. Het is daarom onwaarschijnlijk dat zij daar veel meer dan 2 gram/dag kunnen aanleggen.

Het domino-effect

De samenhang van opvetprestaties tijdens één trekepisode kan worden geïllustreerd aan de hand



Figuur 2. Aantalveranderingen van Rosse Grutto's in een overwinteringsgebied (hvp Ebekel Aiznai, Banc d'Arguin) en een doortrekgebied (hvp Paesenserpolder, Waddenzee) in het voorjaar van 1985. *Changes in the numbers of Bar-tailed Godwits on a roost in the wintering area (Ebekel Aiznai, Banc d'Arguin) and in a staging area (Paesenserpolder, Dutch Wadden Sea) in spring 1985.* The map shows the location of the two sites. The arrow indicates that two Bar-tailed Godwits, which were colour-marked on the Banc d'Arguin in 1985, were relocated near Paesens one month afterwards.

den in de Waddenzee zo ongunstig zijn (denk aan de effecten van een hele strenge winter, een olieramp of een inpoldering) dat de vogels gemiddeld slechts een opvetsnelheid van 4 in plaats van 6 gram/dag kunnen halen (figuur 3B). Aangezien de Rosse Grutto's de slechte omstandigheden hier niet konden voorzien, arriveren zij op de gebruikelijke datum in de Waddenzee. Door de lage opvetsnelheid staan de vogels eind mei voor een dilemma. Zij kunnen besluiten om op tijd te vertrekken met een te laag wegtrekgewicht (rondje 1 in figuur 3B), op het gevaar af dat zij met een heel laag lichaamsgewicht in het broedgebied aankomen. Maar zij kunnen het vertrek ook uitstellen tot zij het gemiddelde (optimale?) wegtrekgewicht hebben bereikt (rondje 2 in figuur 3B), maar zullen dan dus laat in het broedgebied arriveren. Te laat misschien om tijdens de korte arctische zomer eieren te leggen, deze uit te broeden en de jongen te begeleiden tot deze vliegvlug zijn. (Zij kunnen natuurlijk ook voor een tussenoplossing kiezen, een punt op de gestippelde lijn tussen 1 en 2, maar laten wij het overzichtelijk houden.)

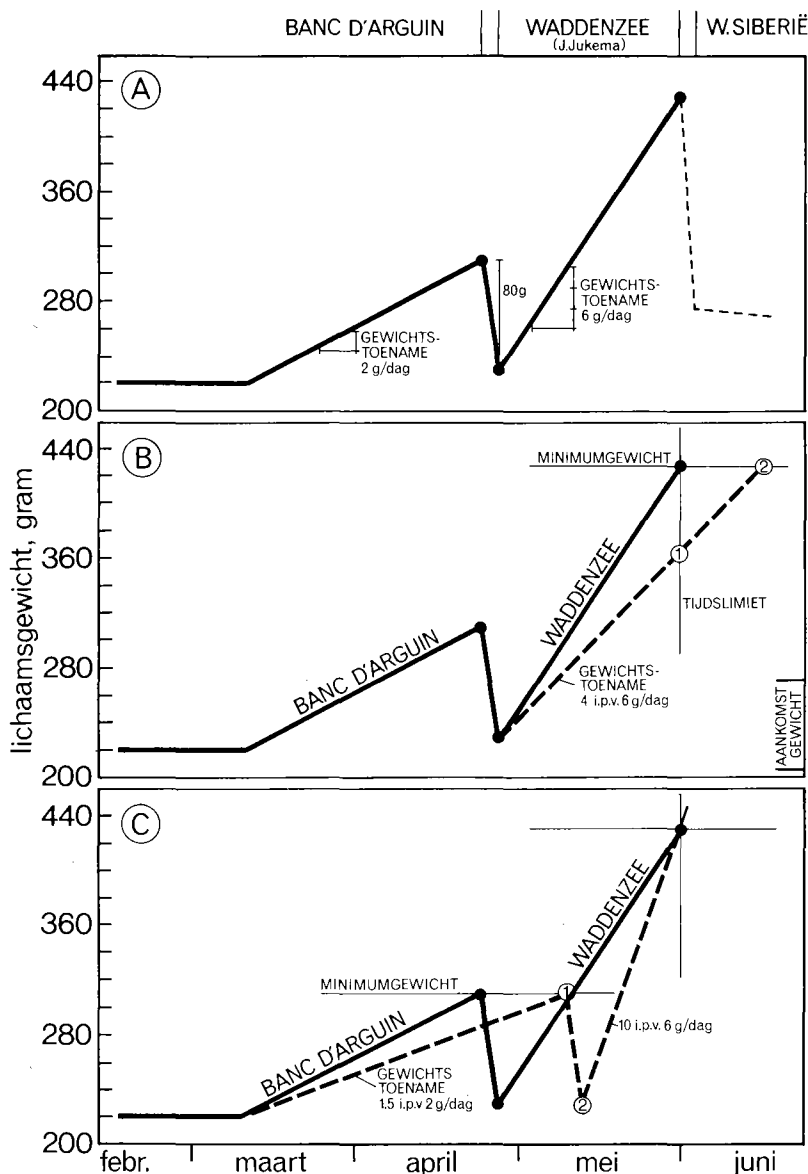
Stel nu dat in een bepaald voorjaar op de Banc d'Arguin de voedselsituatie gunstiger is, zodat

2 gram/dag kunnen aanleggen. Aangezien hun vertrekgewicht in een normaal jaar net voldoende was (zie boven), hebben de vogels geen andere keuze dan hun vertrek uit te stellen tot zij dat minimale vertrekgewicht hebben bereikt (rondje 1 in figuur 3C). Zij komen nu anderhalve week te laat in de Waddenzee aan, maar wel met een normaal aankomstgewicht (rondje 2 in figuur 3C). Om nu toch op de "beste" tijd en met het goede gewicht te kunnen vertrekken, moeten de Rosse Grutto's in de Waddenzee niet met 6 gram, maar met 10 gram/dag in gewicht toe nemen. (Merk op dat een vertraging van 0.5 gram/dag op de Banc d'Arguin dus een opvetversnelling van 4 gram/dag ($= 8 \times 0.5!$) in de Waddenzee nodig maakt.) Als de voedselsituatie in de Waddenzee gunstig is, is dat misschien mogelijk. Een vogel kan een op een eerdere pleisterplaats opgelopen achterstand dus inhalen als de omstandigheden op een volgende pleisterplaats goed genoeg zijn. Omgekeerd kan hij enige "reserve" opbouwen, wat betreft tijd en lichaamsgewicht, als de omstandigheden op een eerdere pleisterplaats beter zijn dan gemiddeld.

Hierboven werden de verschillende mogelijkheden afgeschilderd als effecten die van invloed zijn op een gehele populatie. Het is natuurlijk ook mogelijk om deze te beschouwen als alternatieven die bestaan voor individuele Rosse Grutto's. Het laatste is wellicht zelfs realistischer. Is het nu aannemelijk dat er inderdaad een minimaal vereist wegtrekgewicht bestaat, en een tijdslimiet voor een vertrek uit de Waddenzee naar het broedgebied?

Als steltlopers in juni op de toendra aankomen, is er in de jaren dat de sneeuw laat smelt bijna niets te eten, en in andere jaren waarschijnlijk weinig. De groei van insectlarven moet bijvoorbeeld nog op gang komen (Holmes 1966). Witts (sine anno) vond op Ellesmere Island dan ook dat Kanoetstrandlopers *Calidris canutus* na aankomst eerst alleen plantezaden aten. Pas na een maand (eind juni) werd dierlijk voedsel belangrijk in het menu! Voor een vogel als de Kanoet, die buiten het broedgebied slechts schelpvles en wormen eet, is het aanvankelijk ongetwijfeld moeilijk om aan zaden alleen genoeg te hebben (de spijsvertering moet zich nog aanpassen). Om deze reden is de hoeveelheid lichaamsreserve (vet en eiwit) die bij aankomst in het poolgebied nog aanwezig is, waarschijnlijk niet alleen van cruciaal belang voor de overleving (in voorjaren met een late dooi en guur weer), maar ook voor de kans van slagen op het verdedigen van een territorium en het leggen en bebroeden van de eieren. Ebbinge *et al.* (1982) maakten aannemelijk dat voor de in de arctis broedende Rotganzen *Branta bernicla* een hoog vertrekgewicht (en dus veel overgebleven reserves bij aankomst in het broedgebied) inderdaad een voorwaarde is voor een succesvol broedseizoen.

Figuur 3. Gemiddelde gewichtsveranderingen van mannelijke Rosse Grutto's tijdens de voorjaartrek van 1985. Dikke lijnen geven gemeten gewichtsveranderingen aan, streepjeslijnen geschatte (A) en hypothetische (B, C) gewichtsveranderingen (zie tekst voor verdere bespreking). Average weight changes of male Bar-tailed Godwits during the spring migration of 1985. Thick lines indicate measured weight changes, striped lines estimated (A) and hypothetical (B, C) weight changes, respectively.



ben de Rosse Grutto's die rond 1 juni uit de Waddenzee vertrekken en een paar dagen later in West-Siberië aankomen, een kleine twee maanden de tijd om achtereenvolgens eieren te leggen (een week ?), deze te bebroeden (drie weken) en de jongen vliegvlug te krijgen (kost 3.5-4 weken bij de Grutto *Limosa limosa*). Uit de optelling blijkt dat er geen tijd overschiet. Een week vertraging bij vertrek naar de broedgebieden is daarom waarschijnlijk al te veel. Voor het bestaan van beide grenswaarden is dus wel iets te zeggen.

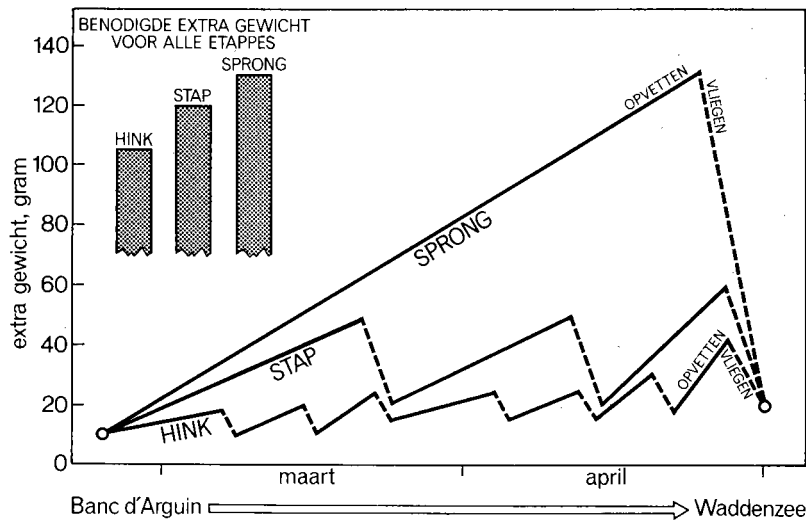
Voor trekkende vogels die de afstanden van

bereikte wegtrekgewicht en de vertrekdatum in een eerste opvetgebied/pleisterplaats dus onherroepelijk van invloed zijn op de benodigde opvet-snelheid en mogelijke vertrekdatum in een tweede opvetgebied. Een optimale voorbereiding voor een broedseizoen staat of valt met de kwaliteit in het voorjaar van een serie pleisterplaatsen.

Hink, stap of sprong ?

Uit het voorafgaande zal duidelijk zijn geworden dat Rosse Grutto's echte "springers" (figuur 1)

Figuur 4. Schema van de gewichtsveranderingen van een steltlopersoort tijdens de voorjaartrek volgens drie reisschema's: hink, stap en sprong (figuur 1). Afgebroken, gearceerde balken (deze lopen in werkelijkheid door tot de horizontale as) geven de totale benodigde hoeveelheid extra gewicht (vet) voor de verschillende trekstrategieën aan. *Scheme of the weight changes (g extra weight) during spring migration of a wader species from West Africa to the Wadden Sea according to three different travel schemes: hink (hop), stap (skip), or sprong (jump, see fig. 1). Hatched, incomplete bars (based on the x-axis) indicate the total extra (fat) mass required to cover the entire distance under the three flight regimes.*



vluchten afleggen. Ik koos een "springer", omdat de opvetproblemen bij zo'n soort relatief gemakkelijk zijn te beschrijven. Springen is echter niet de "goedkoopste" reismogelijkheid. Het overbruggen van grote trajecten ineens is qua vliegkosten veel duurder dan het afwisselend opvetten en vliegen van kortere etappes (figuur 4). Bij langere te overbruggen afstanden moet een vogel steeds meer

vet meetorsen. En hoe zwaarder, hoe duurder het vliegen. Dit betekent dat om in een zelfde tijd een bepaalde afstand te overbruggen, een springer gemiddeld sneller moet opvetten, en over de hele reis gezien meer vet verbruikt, dan een stapper; en een stapper meer dan een hinker. Een hinker is bovendien het minst gevoelig voor tegenslagen in de vorm van opvetbeperkingen. Een hinker kan im-



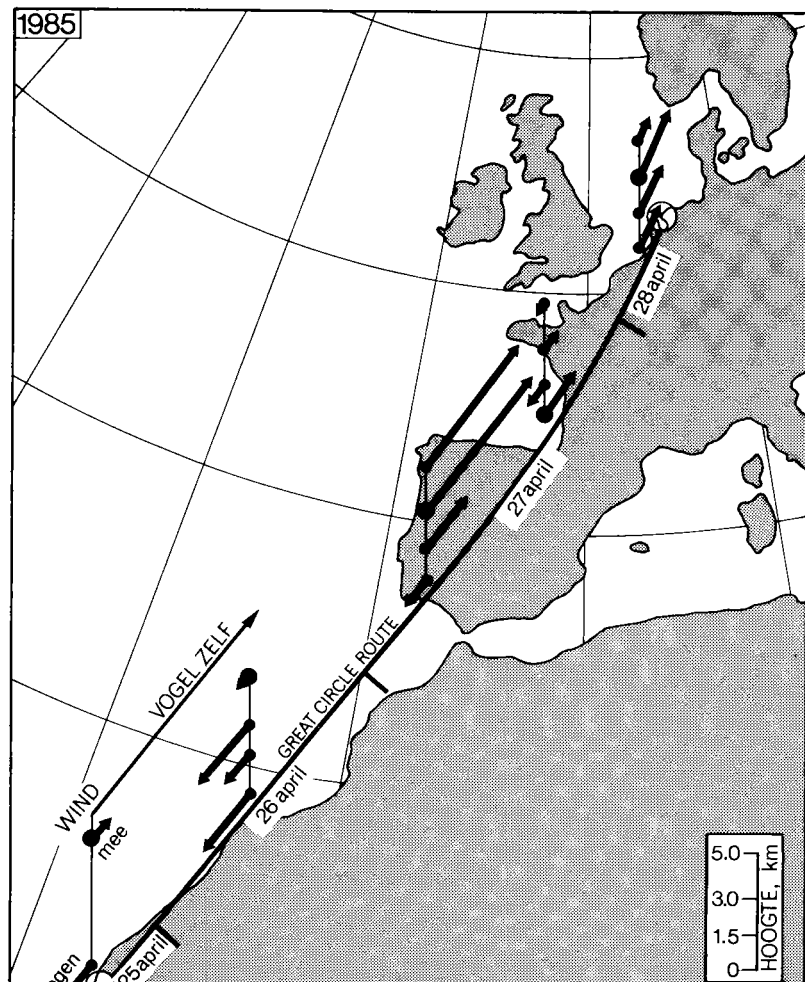
mers onderweg op meer plekken de "schade" inhalen, terwijl de schade ook nooit zo groot kan zijn.

Toch zijn slechts weinig van de steltlopersoorten die in het voorjaar vanuit West-Afrika naar het noorden trekken echte hinkers. Alleen de Steenlopers *Arenaria interpres* die in het vroege voorjaar op de Banc d'Arguin doortrekken en daar slechts weinig vet aanleggen, zijn mogelijk hinkers. Daar staat echter tegenover dat de Steenlopers die laat in het voorjaar op de Banc d'Arguin verblijven, wel heel vet worden en vermoedelijk grote sprongen maken. Metcalfe & Furness (1985) vonden iets dergelijks ook in Schotland. Steenlopers onderscheiden zich van andere steltlopers door hun ruime habitatkeuze. Zij zijn niet alleen op het wad te vinden, maar ook op zand- en kiezelstranden, en zelfs op rotskusten (Boere 1984). Dit suggereert dat de meeste soorten kiezen voor het maken van langere, en dus relatief dure, vluchten. Zij zijn waarschijnlijk hiertoe gedwongen, omdat op de

route van de Banc d'Arguin naar de Wadden het aantal grotere getijdengebieden beperkt is (Piersma & Boere 1983). Afhankelijk van de eisen die een steltlopersoort aan zijn foerageerplaat stelt, is ook maar een deel van deze gebieden geschikt. Ik veronderstel daarom dat een aantal soorten, waaronder in ieder geval de Rosse Grutto en de Kanoetstrandloper (Dick *et al.* 1987), om één of andere reden "gedwongen" zijn om sprongen te maken. Andere soorten, zoals Bonte Strandloper en Tureluurs *Tringa totanus*, kunnen onderweg op meer plaatsen terecht en lijken als stappers goed gekarakteriseerd.

Vliegen

Door het beperkte aanbod van voor hen geschikt habitats lijken Rosse Grutto's dus tijdens de voorjaarstrek gedwongen om de afstanden in een beperkt aantal lange vluchten af te leggen. Rossi



Figuur 5. Berekende windomstandigheden op verschillende hoogten tijdens de vlucht van de Banc d'Arguin naar de Waddenzee door Rosse Grutto's die in de namiddag van 25 april 1985 de Banc d'Arguin verlieten. De pijlen geven de kracht van mee- of tegenwind ten opzichte van de eigen snelheid (56 km/uur) van de op koers vliegende vogels aan. De dikke punten geven de beste vlieghoogte op verschillende plaatser aan. (Windgegevens ontleend aan: *European Meteorological Bulletin*, Duitse Wetterdienst, Offenbach.) *Calculated strengths of opposing (tegen) or following (mee) wind-vectors at different heights relative to the birds own flight speed (56 km/hr) and direction. The picture applies to the migration of the Bar-tailed Godwits that left the Banc d'Arguin on 25 April 1985 (see Ens 1985). The thick dots indicate the*

Grutto's leggen op de Banc d'Arguin veel minder vet aan dan in de Waddenzee (figuur 3), voor een vliegreis van vergelijkbare lengte. Zou het gewichtsverschil van 80 gram tussen vertrek op de Banc d'Arguin en aankomst in de Waddenzee dan wel genoeg zijn om 4300 km te vliegen? Om de theoretische vliegafstand te berekenen, is het nodig om een aanname over de vliegsnelheid van Rosse Grutto's te maken. Voorlopig is hier een snelheid van 56 km/uur aangehouden (T. Alerstam). Als vliegen zevenmaal zo duur is als het basaalmetabolisme (Masman & Klaassen 1987, Kersten & Piersma 1987) zou een Rosse Grutto met 80 gram vet iets meer dan 3500 km kunnen vliegen. Dat wil zeggen dat vanaf de Banc d'Arguin gerekend, het vet in midden Frankrijk op is en de vogels de vliegtocht moeten onderbreken om "bij te tanken".

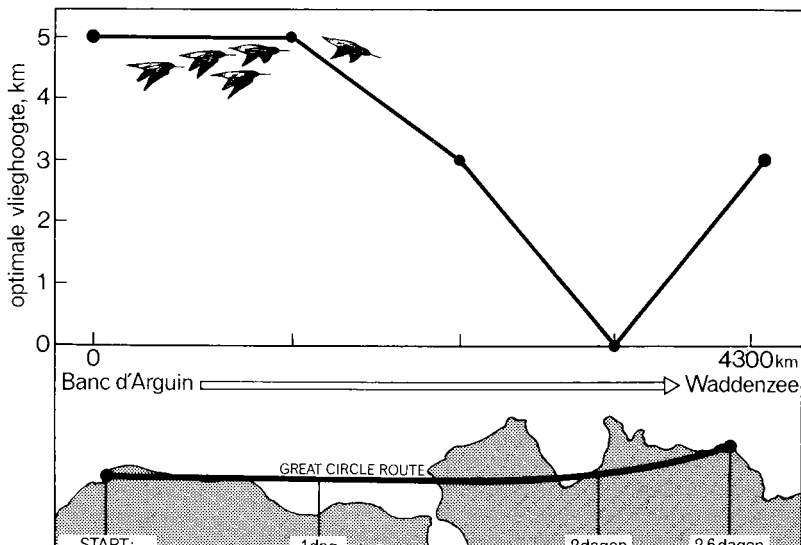
Deze berekening geldt echter alleen voor vliegtochten onder windvrije omstandigheden. Een vogel met de wind in de rug kan met dezelfde vetreserve verder vliegen. Weliswaar verandert de totale tijd dat hij kan blijven vliegen niet, maar de afgelegde afstand per tijdseenheid neemt toe. Zou het dan misschien mogelijk zijn dat Rosse Grutto's de vliegreis van Mauretanië naar Nederland met slechts 80 gram vet in één vlucht volbrengen door gebruik te maken van rugwinden?

Eind april 1985 waaide er op grondniveau op de Banc d'Arguin voortdurend een harde noordelijke wind van 5-6 Beaufort (35-55 km/uur; zie figuur 3, 4 in Ens 1985). Vertrekkende Rosse Grutto's vlogen er met zichtbare moeite tegenin, en wij zagen deze bij vertrek naar het noorden tot grote hoogte stijgen, tot zij uit het zicht waren verdwenen. In de namiddag van 25 april 1985 vertrokken er 1655 Rosse Grutto's. Dit was het grootste

aantal individuen dat wij in 1985 op één dag zagen vertrekken van de Banc d'Arguin. Als wij nu deze ene groep Rosse Grutto's "volgen", kunnen wij zien wat voor winden deze vogels onderweg tegenkwamen en hoe zij daar optimaal gebruik van hadden kunnen maken (figuur 5). Laten wij daarbij veronderstellen dat zij via de kortst mogelijke (*great circle*, grootcirkel in Nederlandse scheepvaartkringen) route naar de Waddenzee vlogen (dit betekent vliegen met een toenemende hoek van 20-30° ten opzichte van het noorden), met een vliegsnelheid van 56 km/uur. Voor verschillende plaatsen langs de route waar zich weerstations bevinden, kunnen wij vervolgens de werkelijke vliegsnelheid in de goede richting berekenen. Deze werkelijke vliegsnelheid is de vectorsgewijze optelling van de eigen snelheid (56 km/uur, c. 25°) en de windsnelheid (x km/uur, y°), met een correctie voor de snelheid die de vogels bij zijwinden verliezen om op koers te blijven (T. Alerstam).

Figuur 5 geeft de resultaten van de berekeningen als relatieve snelheden van mee- of tegenwind in de goede richting, ten opzichte van de eigen snelheid van Rosse Grutto's. Het is opvallend dat de windsnelheden (en windrichtingen) op verschillende hoogten zeer wisselend moeten zijn geweest. Dit betekent dat de Rosse Grutto's tijdens de vliegtocht steeds verschillende vlieghoogten moesten kiezen om optimaal van de windomstandigheden te kunnen profiteren (figuur 6). Door nu de berekende werkelijke snelheden (uit figuur 5) te interpoleren over het gehele traject, kunnen wij de benodigde totale vliegtijd schatten. Als de Rosse Grutto's de winden op de goede manier zouden hebben benut door steeds van vlieghoogte te veranderen (volgens figuur 6), dan zouden zij voor de reis 2.6 dagen nodig hebben gehad. Als zij daaren-

Figuur 6. Hypothetisch beeld van de veranderingen in optimale vlieghoogte tijdens de trek van de Rosse Grutto's die op 25 april 1985 de Banc d'Arguin verlieten voor een directe vlucht naar de Waddenzee (figuur 5). Hypothetical track of optimal flight heights of Bar-tailed Godwits which left the Banc d'Arguin on 25 April 1985 for a direct flight to the



tegen op grondniveau waren blijven vliegen, dan zouden zij er meer dan een halve dag langer, 3,2 dagen, over hebben gedaan. Met een vetverbruik tijdens vliegen van gemiddeld 30 gram/dag, zouden de Rosse Grutto's die de winden wisten te benutten $2.6 \times 30 = 78$ gram vet nodig hebben gehad (op grondniveau $3.2 \times 30 = 96$ g). Voor slimme vliegers is 80 gram dus (net) genoeg!

Het bovenstaande verhaal zou kunnen kloppen als de Rosse Grutto's: (1) in staat zijn om minstens op 5 km hoogte te vliegen, (2) de kortst mogelijke weg van de Banc d'Arguin naar de Waddenzee kunnen en willen volgen en (3) de windsnelheden en windrichtingen op verschillende hoogten kunnen schatten.

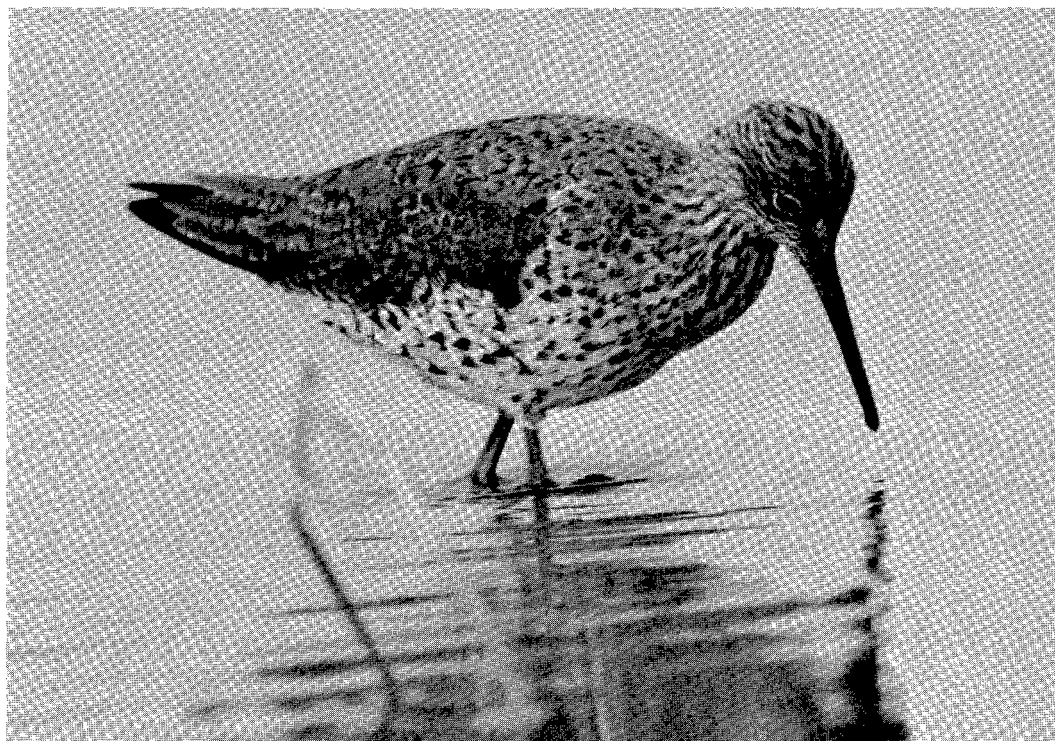
(1) Bij andere steltlopersoorten die op vergelijkbare wijze trekken, is aangetoond dat deze op grote hoogte kunnen vliegen. Volgens de radarwaarnemingen door Richardson (1979) van steltlopers die in het najaar beginnen aan de transatlantische vlucht van Nova Scotia (Canada) naar Zuid-Amerika, vlogen de steltlopers op een gemiddelde hoogte van 2 km. De grootste door hem gemeten vlieghoogte bedroeg 6.7 km. De vlieghoogten van Kanoeten tijdens de voorjaarstrek over de Finse Golf bedroegen 0.5 tot 3 km (Dick *et al.* 1987).

(2) Alerstam (1979) laat zien dat bij een lange

doelgerichte trek als die van de Rosse Grutto, het energetisch het meest voordelig is om de kortst mogelijke vliegroute te volgen, en volledig te compenseren voor "winddrift" (afdrijving door zijwinden). Evans (1968) toonde volledige compensatie van verdrijving bij steltlopers in de praktijk aan.

(3) Steltlopers zouden de hoogte met de beste winden kunnen bepalen door de relatieve vliegsnelheden ten opzichte van de grond op verschillende hoogten met elkaar te vergelijken. Alleen wanneer er door een dicht wolkende totaal geen geografische oriëntatiebakens waarneembaar zijn, zou dit problemen kunnen opleveren. T. Alerstam nam waar dat groepen steltlopers bij het begin van een trekvlucht eerst tot grote hoogte stegen, als het ware om de winden te "bemonsteren", om vervolgens af te zakken tot het niveau waarop de wind het gunstigst was.

Er bestaat nog een leuke aanwijzing dat steltlopers een groot "inzicht" hebben in de winden op grote hoogte. Lank (1983) onderzocht de najaarstrek van Kleine Grijze Strandlopers *Calidris pusilla* en toonde aan dat deze voor hun vertrek in zuidoostelijke richting niet de dagen kozer waarop zij op grondniveau de wind in de rug hadden, maar de dagen waarop de wind uit meer westelijke richtingen kwam. Aangezien in zijn waarnemingsgebied de winden met toenemende hoogte gewoonlijk naar het noorden draaien, had-



den de strandlopers op de dagen van hun vertrek op een hoogte van *c.* één km de wind juist in de rug!

Door handig gebruik te maken van de winden op grote hoogte zouden vogels met relatief weinig vet toch grote afstanden kunnen vliegen. Het is dan ook aannemelijk dat eventuele seizoengebonden windpatronen van invloed zijn op de timing van de trek. Llangs de westkust van Afrika waaien gedurende het grootste deel van het jaar op grondniveau winden uit noordelijke richtingen (figuur 4.22, 4.23 in Lamb 1972). Niettemin is het onlangs aangetoond dat in sommige voorjaren Mauretaans woestijnstof "op eigen kracht", via de wind in hogere luchtlagen, West-Europa bereikt (Reiff *et al.* 1986). Dit stof wordt vervoerd door het type winden waar ook steltlopers gebruik van moeten zien te maken. Het zou de moeite waard zijn om uit te zoeken hoe de voorspelbaarheid en veranderingen van seizoengebonden windpatronen op grondniveau en op grote hoogte, samenhangen met de timing en het patroon van de steltloper trek (zie Alerstam *et al.* 1986). Dat dit nog nauwelijks is gebeurd, is niet zo verwonderlijk. Pas de laatste paar jaar beginnen wij de trek van de steltlopers in enig detail onder de knie te krijgen.

Hypothesen op een rijtje

Het is vermoedelijk de beschikbaarheid van voldoende geschikte foerageerplekken onderweg die het ontstaan en het voortbestaan van de trekpatronen bepalen. Daarnaast zouden seizoen- en plaatsafhankelijke variaties in het "aanbod" van gunstige winden een invloed op deze patronen kunnen hebben. Gezien de reisbeperkingen moet ook de trek worden beschouwd als een belangrijke *bottleneck* in de jaarcyclus van een vogel. Met voortgaand en toekomstig onderzoek aan de trek van kustgebonden steltlopers hopen wij de voorwaarden voor een succesvolle trek zichtbaar te kunnen maken; succesvol in de zin van overleving en voortplanting. Dergelijke kennis zou wel eens van groot belang kunnen zijn om in de nabije toekomst natuurbeschermingsprioriteiten scherp te kunnen formuleren.

Dank Dit is een schriftelijke samenvatting van twee voordrachten die ik in 1986 voor de jaarvergadering van de Landelijke Vereniging tot Behoud van de Waddenzee en de jubileumvergadering van het Vogeltrekstation hield. Veel dank gaat uit naar de vrienden en mede-onderzoekers waarmee ik samen het veldwerk deed, veelal in WIWO-verband. Speciale dank aan Joop Jukema, Piet Zegers en Lida Goede voor het beschikbaar stellen van oorspronkelijke gegevens en aan Thomas Alerstam voor zijn adviezen. Dick Visser tekende de figuren en Nienke Bloksma, Meinte Engelman, Bruno Ens, Lida Goede, Cor Smit, Wim Wolff en Piet Zegers

Summary

This is a progress report on the research on spring migration strategies of arctic breeding waders wintering along the west coast of Africa. Three alternative travel schemes (fig. 1) provide a framework in which the constraints on migration by feeding, fattening, and flight (ground) speed are discussed.

Using the example of spring migrating Dunlins *Calidris alpina* through a coastal stopover area in Morocco, it is shown that food availability, foraging activity, staging time, and fattening rates are interrelated (tab. 1). Fattening is discussed on the basis of data on body weight changes of male Bar-tailed Godwits *Limosa lapponica* during the 1985 spring migration (fig. 2). Fattening is much slower and departure weights are lower on the Banc d'Arguin (Mauritania) than in the Dutch Wadden Sea (fig. 3A), despite the fact that the distance to the goals after departure from the two sites is of comparable magnitude. Lower than average fattening rates at this last spring stopover site lead to a delayed departure to, or a small arrival weight on, the breeding grounds (fig. 3B). It is argued that limited fattening rates which lead to departure delays at the early staging areas, have strong effects on the required fattening efforts at later stopover sites (fig. 3C). This is called the "domino effect".

The possible effects of winds at ground level and at higher altitudes during migratory flights are examined by seeing whether 80 gram fat (fig. 3A) is sufficient for male Bar-tailed Godwits to cover the distance between the Banc d'Arguin and the Wadden Sea. It is shown that in the case of the Bar-tailed Godwits leaving the Banc d'Arguin on 25 April 1985, 80 gram would have been sufficient if the godwits managed to fly in the most favourable winds at high (up to 5.5 km) and varying altitudes (fig. 5, 6).

Figure 4 shows that making a series of short flights is always energetically cheaper than covering the same distance in one long flight, due to the costs of transporting the extra fuel (fat). "Hopping" also entails smaller risks of fattening and timing delays. The reason that many waders nevertheless make very long flights, is thought to be due to a limited availability of high quality feeding (stopover) habitats along the flyways. In addition to the (species-specific) availability of good habitats, seasonal (high altitude) wind patterns may have a modifying influence on the timing and patterning of wader migration.

Literatuur

- ALERSTAM T. 1979. Wind as a selective agent in bird migration. *Ornis scand.* 10: 76-93.
- ALERSTAM T., HJORT C., HÖGSTEDT G., JÖNSSON P. E., KARLSSON J. & LARSSON B. 1986. Spring migration of birds across the Greenland inland ice. *Meddr Grønland Biosci.* 21: 1-38.
- BOERE G. C. 1984. Steenlopers, succesvolle wereldwijde scharrelaars. *Vogels* (20)4: 24-27.
- VAN BREDERODE N., KERSTEN M., PIERSMA T. & ZEGERS P. 1982. Netherlands Wader Expedition to Morocco 1982 - some preliminary results. *Wader Study Group Bull.* 36: 12-14.
- DAVIDSON N. C. 1984. How valid are flight range estimates for waders? *Ringed Migration* 5: 40-64.

- migration of the Siberian Knots *Calidris canutus canutus*: results of a co-operative Wader Study Group project. *Ornis scand.* 18: 5-16.
- EBBINGE B., ST. JOSEPH A., PROKOSCH P. & SPAANS B. 1982. The importance of spring staging areas for arctic-breeding geese, wintering in western Europe. *Aquila* 89: 249-258.
- ENS B. 1985. Tussen Sahara en Siberië. WIWO, Zeist.
- EVANS P. R. 1968. Autumn movements and orientation of waders in northeast England and southern Scotland, studied by radar. *Bird Study* 15: 53-64.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM U. N., BAUER K. M. & BEZZEL E. 1977. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, 7. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- HOLMES R. T. 1966. Feeding ecology of the Red-backed Sandpiper (*Calidris alpina*) in arctic Alaska. *Ecology* 47: 32-45.
- KERSTEN M. & PIERSMA T. 1987. High levels of energy expenditure in shorebirds; metabolic adaptations to an energetically expensive way of life. *Ardea* 75: 175-187.
- KERSTEN M., PIERSMA T., SMIT C. & ZEGERS P. 1983. Wader migration along the Atlantic coast of Morocco, March 1981. (RIN-report 83/20) Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Texel.
- KIRKWOOD J. K. 1983. A limit to metabolizable energy intake in mammals and birds. *Comp. Biochem. Physiol.* 75(A): 1-3.
- LAMB H. H. 1972. *Climate: present, past and future*, 1. Fundamentals and climate now. Methuen, London.
- LANK D. B. 1983. Migratory behavior of Semipalmated Sandpipers at inland and coastal staging areas. (Ph. D. thesis) Cornell University, Ithaca.
- MASMAN D. & KLAASSEN M. 1987. Energy expenditure during free flight in trained and free-living Eurasian Kestrels (*Falco tinnunculus*). *Auk* 104: 603-616.
- METCALFE N. B. & FURNESS R. W. 1985. Survival, winter population stability and site fidelity in the Turnstone *Arenaria interpres*. *Bird Study* 32: 207-214.
- PIERSMA T. & BOERE G. 1983. Wetlands in West-Afrika belangrijk voor Nederland. *Vogels* (18)3: 220-222.
- PIERSMA T., BEINTEMA A. J., DAVIDSON N. C., OAC MÜNSTER & PIENKOWSKI M. W. 1987. Wader migration systems in the East Atlantic. *Wader Study Group Bull.* 49 (Suppl.): 35-56.
- REIFF J., FORBES G. S., SPIEKSMAN F. T. M. & REYNDER J. J. 1986. African dust reaching northwestern Europe: a case study to verify trajectory calculations. *J. Climate appl. Meteorol.* 25: 1543-1567.
- RICHARDSON W. J. 1979. Southeastward shorebird migration over Nova Scotia and New Brunswick in autumn: a radar study. *Can. J. Zool.* 57: 107-124.
- WITTS B. F. [sine anno] Waders. *In* The report of the Joint Services Expedition to Princess Marie Bay Ellesmere Island, 1980. Weymouth, Dorset.

*T. Piersma, Zoölogisch Laboratorium,
Rijksuniversiteit Groningen, Postbus 14,
9750 AA Haren (Gr)*

Aanvaard voor opname 10 mei 1987