

Verspreiding van overwinterende wadvogels in de Nederlandse Waddenzee

Distribution of wintering waders in the Dutch Wadden Sea

BRUNO J. ENS, GEORGE J. M. WINTERMANS & COR J. SMIT

Op 1 maart 1991 ging bij het toen nog RIN geheten Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN-DLO) een project van start met als doel modellen te ontwikkelen waarmee voorspellingen kunnen worden gedaan over de effecten van zeespiegelstijging op de trekstrategieën en populatiegroottes van wadvogels. Het maken van modellen die voorspellingen doen is niet moeilijk, het maken van modellen die voorspellingen doen die zodanig betrouwbaar zijn dat men zijn of haar hand ervoor in het vuur zou willen steken echter wel. Het ziet er op dit moment niet naar uit dat de zeespiegel zo dramatisch snel zal stijgen dat de te produceren modellen ook op korte termijn kunnen worden getoetst.

Het doen van voorspellingen over zeespiegelstijging en de gevolgen daarvan voor het oppervlak aan droogvallend wad is iets dat buiten de competentie van biologen valt. Het enige dat een bioloog kan worden gevraagd is te voorspellen wat er met de wadvogels gebeurt als er iets aan het wad verandert. Hoewel we ons dus maar met een deel van de problematiek kunnen en willen bezighouden, hebben we daarmee niet het gevoel dat ons werk alleen een specialistisch belang dient. Het maakt uiteindelijk niet uit door welke oorzaken de oppervlakte van het wad verandert. Wad dat wordt ingepolderd of continu door recreanten wordt verstoord, is net zo min beschikbaar voor wadvogels als wad dat permanent onder de zeespiegel verdwijnt.

We hebben de aanval op drie fronten tegelijk ingezet. Het eerste front richt zich op het vinden van verbanden tussen de aantallen wadvogels en de eigenschappen van het wad en de daarin levende prooidieren. Het tweede front bestaat uit het ontwikkelen van modellen over optimale trekpatronen. Het derde front bestaat uit het verder ontwikkelen van een door John Goss-Custard (1980) ontworpen model over de populatie-dynamica van wadvogels en dit toe te spitsen op de Scholekster. Toegegeven, de Scholekster is niet de meest maniakale migrant onder de wadvogels, maar de verspreiding in zomer en winter verschilt aanzienlijk en er zijn zelfs Scholeksters die in West-Afrika overwinteren. Bovenal is er geen andere wadvogel die zo goed is bestudeerd.

Dit artikel gaat over de allereerste resultaten die

zijn geboekt op het eerste front: de verspreiding van wadvogels. De reden om de voortgang in *Limosa* te publiceren is dat wij geloven dat wadvogeltellende *Limosa*-lezers een belangrijke bijdrage kunnen leveren aan verdere voortgang op dit front. We zullen om te beginnen het verspreidingsprobleem wat duidelijker schetsen. Op "microscopische" schaal, voor sommige gebieden en sommige soorten, is al het nodige bekend over het verband tussen de aantallen wadvogels en de eigenschappen van het wad, soms tot in zeer groot detail. Zo vond Bill Sutherland (1982) in een wadgebied in Wales dat Scholeksters het meest talrijk waren op die plekken waar de grootste kokkels voorkwamen. In gebieden waar de grootte van de kokkels niet zo sterk varieerde, omdat het om een enkele jaarklasse ging, bestond er een duidelijk verband tussen de dichtheid van kokkels en die van Scholeksters (Zwarts 1981). Daar waar verschillende lengteklassen en dichtheden voorkomen is zowel de grootte als de dichtheid van de kokkels van belang (Merck 1984). Het is niet zonder meer duidelijk dat deze lokaal gevonden verbanden tussen voedsel en vogelaantallen ons ook in staat stellen de verspreiding binnen het totale overwinteringsgebied te begripen. Het zou best zo kunnen zijn dat het verband tussen voedsel en vogels in de Waddenzee erg lijkt op dat in de Delta, maar op een heel ander niveau ligt door het verschil in de kans op dichtvriezen tussen de twee gebieden. Een belangrijke vraag is nu of dergelijke verbanden kunnen worden geëxtrapoleerd naar het andere uiterste van de geografische schaal via het vergelijken van wadgebieden langs de Oost-Atlantische trekbaan. Smit & Piersma (1989) geven een overzicht van de aantallen steltlopers die langs deze trekbaan tussen de Siberische en Canadese toendra en de wadgebieden in West-Europa en West-Afrika en weer trekken. Bij het vergelijken van wadgebieden, heeft de discussie zich de laatste tijd vooral gericht op het verband tussen de totale voedselconsumptie door wadvogels en de omvang van het voedselaanbod (Piersma & Engelman 1982, Zwarts 1988b, Wolff & Smit 1990). Hoewel dit een boeiende discussie is, kiezen wij noodgedwongen een iets ander perspectief. Het is namelijk niet zinnig om over "de trekstrategie van de wadvogels" te praten; afzonder-

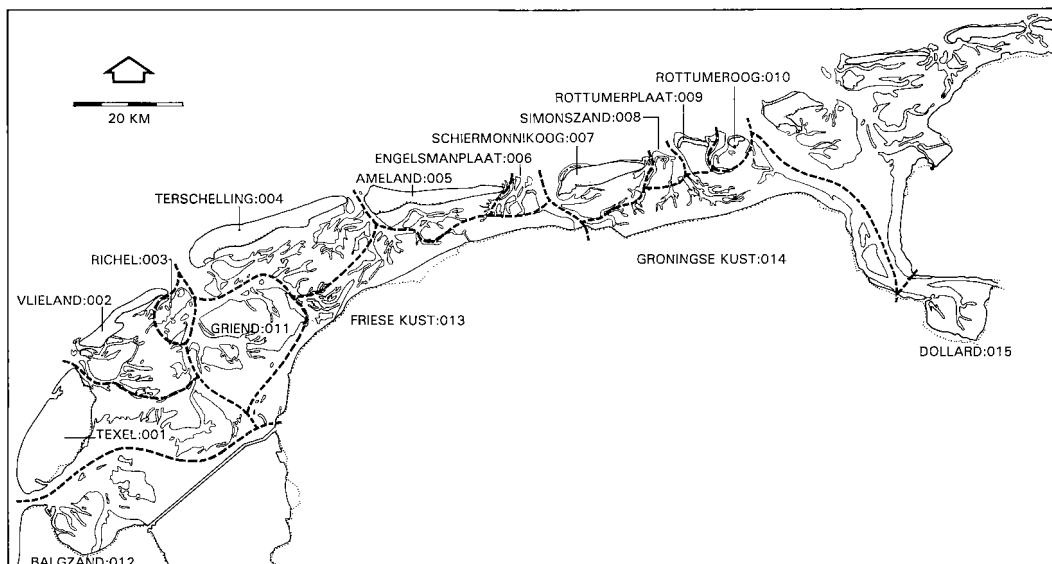
lijke soorten hebben hoogstens zo'n strategie (Piersma 1987). Sterker nog, het lijkt erop dat er zelfs binnen een soort nog grote verschillen kunnen bestaan, waarbij de laat in het voorjaar vertrekkende individuen de grootste afstanden per vliegtocht afleggen (Zwarts *et al.* 1990). Wij stellen ons daarom ten doel om voor elke wadvogelsoort uit te zoeken aan de hand van welke eigenschappen van estuaria het voorkomen van de soort het beste kan worden voorspeld.

Onder leiding van Piet Zegers worden er al vele jaren wadvogeltellingen georganiseerd in de Nederlandse Waddenzee, terwijl in sommige deelgebieden door lokale groepen zeer intensief wordt geteld. Namens het IWRB (*International Waterfowl and Wetlands Research Bureau*) worden de internationale tellingen verzameld in een "database" door Cor Smit. Verder hebben Kees Dijkema *c.s.* (1989) een kaart gemaakt met de belangrijkste habitats in de Nederlandse Waddenzee. Hoewel ons uiteindelijke doel alle grote wadgebieden langs de Oost-Atlantische trekroute behelst, gaat dit artikel alleen over een eerste vingeroefening: de verspreiding van de in de Nederlandse Waddenzee overwinterende wadvogels in verband brengen met de gegevens van de habitatkaart. Probleemloos is dit niet. We hopen dat een inventarisatie van de problemen een aanzet kan zijn voor verder onderzoek en gegevens-analyse door lokale telgroepen.

Methode

In onze analyse van verbanden tussen vogelaantallen en de eigenschappen van het wad is zoals gezegd gebruik

gemaakt van de aantallen vogels per telgebied (afkomstig van de wadvogeltellingen) en de habitatkaart. Informatie over de wijze waarop de tellingen zijn verzameld en verwerkt, kan worden gevonden in Zegers (1985) en Smit (1990). Aan de hand van de tellingen is de Nederlandse Waddenzee opgedeeld in 15 deelgebieden waarbij de verschillende eilanden en vier trajecten langs de kust van het vasteland (Balgzand/Wieringen, Friesland, Groningen en Dollard) elk als een deelgebied zijn beschouwd (figuur 1). Voor de analyse is gebruik gemaakt van alle tellingen die in de maanden november, december, januari en februari zijn uitgevoerd in de jaren 1966-84 en ondertussen in de database zijn beland. Per telgebied waren er na deze selectie ongeveer 16 tellingen aanwezig. In de geselecteerde maanden worden geen noemenswaardige verplaatsingen van wadvogels verondersteld, afgezien van onregelmatig optredende vorstvluchten, zodat het gemiddelde een vrij goede schatting is van het aantal overwinteraars in een telgebied. Gegevens over de habitatkaart kunnen worden gevonden in Dijkema *et al.* (1989). Dankzij het onderzoek naar de verspreiding van zeegras in de Waddenzee van Katja Philippart *c.s.* (1992) was deze kaart al gecomputeriseerd beschikbaar. Voor elke vierkante kilometer wad is de sedimentsamenstelling (zeven klassen variërend van redelijk fijn zand tot slik) en de hoogteligging (vijf klassen variërend van <50% droogligtijd tot >67% droogligtijd) gescoord. De combinatie van vijf hoogteliggingklassen en zeven sedimentklassen levert 35 verschillende typen wad op. Helaas bestaat maar liefst 65% (843 van de 1289 kilometerhokken) van de totale oppervlakte wad in de Nederlandse Waddenzee uit zandig wad (<5% lutum) dat minder dan 50% van de laagwater periode droog valt. Voor ons doel bleek het daarom niet zinvol, mede gezien het geringe aantal deelgebieden, om meer dan vier typen wad (zie tabel 1) te onderscheiden. Voor elk deelgebied werd het totale areaal van de onderscheiden habitattypen uitgerekend. Omdat Katja Philippart alleen het al of niet voorkomen van mossel-



Figuur 1. Kaart van de Nederlandse Waddenzee met daarin aangegeven de grenzen van de onderscheiden telgebieden en hun nummers. Map of the Dutch Wadden Sea showing boundaries of counting areas and their codes.

Tabel 1. Totale oppervlakte van de verschillende typen wad in de Nederlandse Waddenzee berekend aan de hand van de habitatkaart van Dijkema *et al.* (1989). *Total surface of the different types of substrate in the Dutch Wadden Sea, calculated from the habitat map of Dijkema et al. (1989).*

Wadtype <i>Substrate type</i>	Sediment <i>Sedimenti</i>	Droogligtijd <i>Emersion time</i>	Oppervlakte km ² <i>Surface km²</i>
Zand/laag <i>sandy/low</i>	<5% lutum	<50%	843
Zand/hoog <i>sandy high</i>	<5% lutum	>50%	222
Slik/laag <i>muddy/low</i>	>5% lutum	<50%	117
Slik/hoog <i>muddy/high</i>	>5% lutum	>50	107
Mosselbank <i>musselbed</i>			41*
Totaal <i>Total</i>			1289*

* de oppervlakte "mosselbank" is bij de berekening van het totale oppervlak droogvallend wad niet meegenomen. *The surface "musselbed" is not included in the total surface of intertidal mudflats.*

banken in een kilometerhok had geturfd, hebben we later zelf de oppervlakte mosselbank per deelgebied ingemeten op grond van de kaart van Dijkema *et al.* (1989).

Resultaten

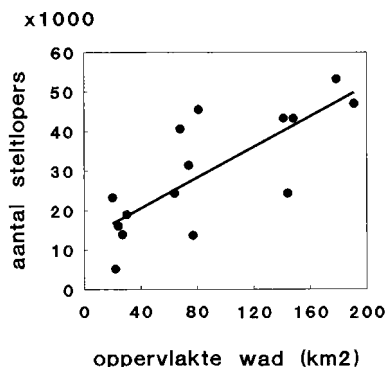
Zoals elke wadvogelaar weet is de Waddenzee in de winter een beetje stil en verlaten in vergelijking met de periode van massale doortrek in het najaar. In de winter zijn het vooral de grotere soorten die in het gebied achter blijven (tabel 2). Bijna de helft van deze overwinterende steltlopers bestaat uit Scholeksters. Alleen bij strenge vorst treedt wegtrek op, maar zelfs dan nog zijn er veel Scholeksters in de Nederlandse Waddenzee te vinden (Hulscher 1989).

In tabel 2 zijn alle steltlopersoorten opgenomen die met gemiddeld meer dan 1000 exemplaren in de Nederlandse Waddenzee overwinteren en alleen deze soorten zijn in de analyse betrokken. De belangrijkste vraag is op welke manier er nu een verband moet worden gezocht tussen het aantal vogels dat met hoogwater wordt geteld en de karakteristieken van het wad waar ze met laagwater foerageren. Het meest simpele model is: hoe meer wad, hoe meer vogels. Dit model blijkt inderdaad tot op zekere hoogte te kloppen (figuur 2). Het

totale aantal wadvogels is significant gecorreleerd met de totale oppervlakte wad. Ook het aantal Tureluurs en Bonte Strandlopers correleert met de totale oppervlakte wad in het deelgebied (tabel 3). Er zijn verschillende soorten waarvan het totale aantal niet significant correleert met het totale wadoppervlak, maar wel met het oppervlak van een bepaald wadtype (Steenloper, Scholekster, Rosse Grutto, Wulp, Kluut; zie tabel 3). Voor alle vogelsoorten is er een wadtype waarvan het oppervlak beter correleert met de aantallen individuen dan het totale wadoppervlak. Correlatie-coëfficiënten zijn een beetje abstract. In figuur 3 zijn daarom een paar voorbeelden weergegeven, die duidelijk laten zien hoe sterk of zwak sommige verbanden zijn. Een statistische kniesoor zou kunnen opmerken dat als je maar genoeg correlaties uitrekent er altijd wel een paar door toeval significant zijn. Het te verwachten aantal nonsens-correlaties hangt af van het gekozen significantie-niveau. In ons geval is dat 0.01, wat wil zeggen dat naar verwachting rond de 1% van de berekende significante correlaties het gevolg van toeval zal zijn. Uit het feit dat 16 van de 60 berekende correlaties (27%) significant zijn, putten wij dus enige

Tabel 2. Gemiddelde wintertotalen van die steltlopersoorten die gemiddeld met meer dan 1000 individuen in de Nederlandse Waddenzee overwinterden gedurende de jaren 1966 tot en met 1984. *Mean number of individuals present in winter for all those wader species typically present with at least 1000 individuals in the Dutch Wadden Sea, Nov.-Febr., 1966-84.*

Soort <i>Species</i>	Gemiddeld aantal <i>Mean number</i>
Steenloper <i>Arenaria interpres</i>	1812
Bonte Strandloper <i>Calidris alpina</i>	93337
Kanoetstrandloper <i>Calidris canutus</i>	46232
Scholekster <i>Haematopus ostralegus</i>	202907
Rosse Grutto <i>Limosa lapponica</i>	20036
Wulp <i>Numenius arquata</i>	53384
Zilverplevier <i>Pluvialis squatarola</i>	6365
Kluut <i>Recurvirostra avosetta</i>	3281
Tureluur <i>Tringa totanus</i>	8714
Totaal <i>Total</i>	443883



Figuur 2. Verband tussen het totale aantal overwinterende wadvogels en de totale oppervlakte droogvallend wad voor de 15 telgebieden in de Nederlandse Waddenzee. *Relationship between the total number of wintering waders and the total surface of intertidal area for the 15 counting areas in the Dutch Wadden Sea.*

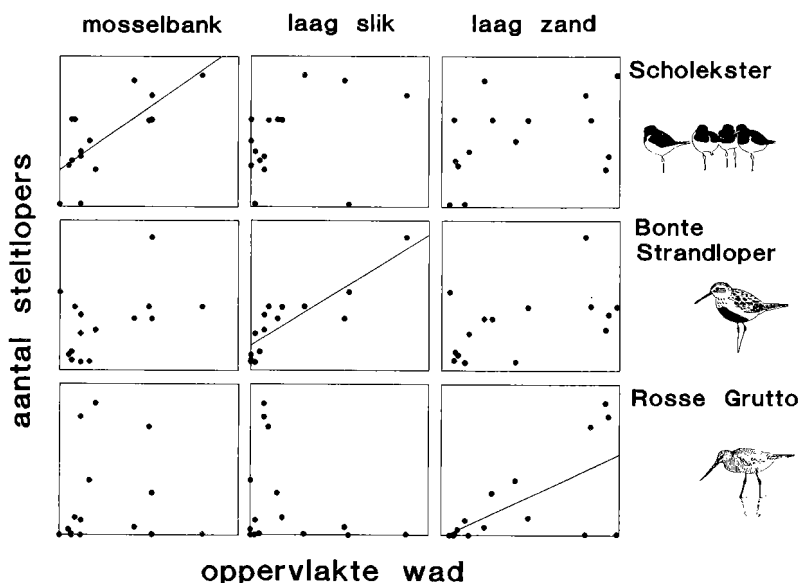
Tabel 3. Correlaties tussen de oppervlakte van de verschillende wadtypen en het absolute aantal individuen van de verschillende wadvogelsoorten (N=15 telgebieden). * $P < 0.01$; ** $P < 0.001$ (eenzijdig). *Correlations between the surface of the various types of substrate and the number of individuals of the various wader species (N=15 counting areas). * $P < 0.01$; ** $P < 0.001$ (one-tailed).*

Soort <i>Species</i>	Zand/laag <i>Sand/low</i>	Zand/hoog <i>Sand/high</i>	Slik/laag <i>Mud/low</i>	Slik/hoog <i>Mud/high</i>	Mosselbank <i>Musselbed</i>	Totaal <i>Total</i>
Steenloper <i>Turnstone</i>	+ .72*	+ .40	-.09	-.25	+ .21	+ .56
Bonte Strandloper <i>Dunlin</i>	+ .50	+ .17	+ .86**	+ .68*	+ .49	+ .72*
Kanoetstrandloper <i>Knot</i>	+ .41	+ .02	-.17	-.20	-.20	+ .26
Scholekster <i>Oystercatcher</i>	+ .40	+ .40	+ .37	+ .02	+ .75**	+ .44
Rosse Grutto <i>Bar-tailed Godwit</i>	+ .64*	+ .56	-.31	-.38	+ .05	+ .45
Wulp <i>Curlew</i>	+ .44	+ .30	+ .64*	+ .37	+ .81**	+ .59
Zilverplevier <i>Grey Plover</i>	-.17	+ .05	-.06	-.13	+ .08	-.17
Kluut <i>Avocet</i>	+ .29	+ .24	+ .33	+ .72*	+ .46	+ .48
Tureluur <i>Redshank</i>	+ .63*	+ .31	+ .70*	+ .38	+ .81*	+ .76*
Totaal <i>Total</i>	+ .74**	+ .44	+ .49	+ .17	+ .67*	+ .77**

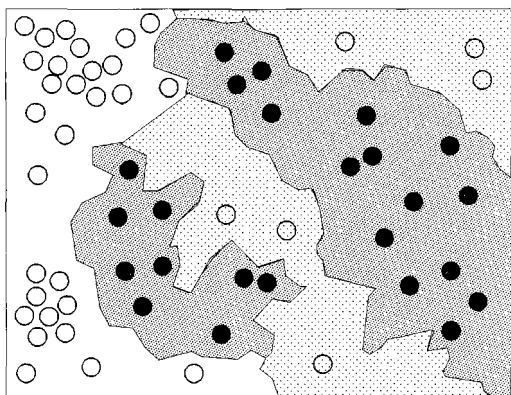
moed. Samenvattend, als er meer wad is zijn er meer vogels, maar de samenstelling van het wad bepaalt om welke soorten vogels het gaat.

We kunnen ons voorstellen dat sommige lezers zich op dit punt afvragen of het niet beter zou zijn om de wadvogelaantallen uit te drukken als dichtheden door de absolute aantallen per deelgebied te delen door het totale wadoppervlak per deelgebied en daarna deze dichtheden te correleren met de verhoudingen waarin de verschillende wadtypen voorkomen in dat deelgebied. We hebben te maken met een technisch probleem, dat ontstaat omdat we moeten werken met aantallen vogels per gebied, geteld tijdens hoogwater, en niet weten waar die vogels precies op het wad zitten in dat telgebied tijdens laagwater. We zullen proberen uit te leggen waarom we niet met dichtheden gewerkt hebben. Het ligt voor de hand het wad opgedeeld te denken in een mozaïek van verschillende typen wad, in ons geval gekarakteriseerd door sedimentsamenstelling en droogligtijd. In het ideale geval kunnen we bij elk type wad een bepaalde dichtheid van een

bepaalde wadvogelsoort denken. Het probleem is dat we die dichtheden niet kennen en langs een omweg moeten schatten. In figuur 4 is ter verduidelijking van het ideale idee een schets van het wad gemaakt, waarbij verschillende wadtypen met verschillende arceringen zijn weergegeven. Als in een willekeurig telgebied een bepaalde soort met een dichtheid C1 op wadtype 1 voorkomt en met een dichtheid C2 op wadtype 2 en de oppervlakte van beide wadtypen in het betreffende telgebied bedraagt respectievelijk O1 en O2, dan zou het totaal aantal vogels overeen moeten komen met $C1 \times O1 + C2 \times O2$. Dit is duidelijk een rechtlijnig verband, hetgeen het gebruik van lineaire regressies rechtvaardigt. Deze rechtvaardiging ontbreekt wanneer er met dichtheden en verhoudingen wordt gewerkt. Dan staat de totale wadoppervlakte ($O1 + O2$) zowel in de noemer van de wadvogeldichtheid als in de noemer van de proporties waarin bepaalde substraattypen voorkomen. Een voorbeeld lijkt de beste methode om duidelijk te maken waarom dit een probleem is. Stel dat op sommige



Figuur 3. Grafische weergave van negen geselecteerde correlaties tussen vogelaantallen (van boven naar beneden: Scholekster, Bonte Strandloper en Rosse Grutto) en wadoppervlak (van links naar rechts: mosselbank, laag slik en laag zand). Bij significante correlaties is de regressie-lijn ingetekend. *Graphical representation of nine selected correlations between bird numbers (top to bottom: Oystercatcher, Dunlin and Bar-tailed Godwit) and substrate surface (left to right: musselbed, low-lying mud and low-lying sand). The regression line is drawn when the correlation was significant.*



Figuur 4. Schematische weergave van de mozaïek-gedachte: soort A (open rondjes) komt algemeen voor op substraat 1 (open veld), is zeldzaam op substraat 2 (licht gestippelde velden), terwijl soort B (dichte rondjes) alleen voorkomt op substraat 3 (donker gestippelde velden). *Schematic representation of the mosaic idea: species A (open dots) is common on substrate 1 (open areas) and rare on substrate 2 (areas shaded lightly), while species B (closed dots) is only present on substrate 3 (areas shaded darkly).*

plaatsen het wad voor een groot deel uit zwarte bagger bestaat, waar geen enkel leven in voorkomt, zodat de vogels er ook niet kunnen foerageren. In telgebieden met veel zwarte bagger zal de wadvogeldichtheid, berekend over het totale wadoppervlak, dus laag uitkomen en hoge dichtheden worden alleen bereikt in gebieden met weinig zwarte bagger. Het zou best kunnen dat de sterkste correlaties die we vinden die met de aan- of afwezigheid van zwarte bagger zijn: het substraat waar de vogels nu juist niet voorkomen.

Natuurlijk is ook de mozaïek-gedachte niet zonder problemen. Het is voorstelbaar dat het aantal vogels dat op lage slikken terecht kan, afhangt van de oppervlakte hoger gelegen wad waar ze met open afgaand water foerageren. Swennen (1984) maakt aannemelijk dat laaggelegen wadplaten zonder aangrenzende hoger gelegen wadplaten vooral door de kneuzen onder de Scholeksters worden bevolkt. Dit probleem is in theorie op te vangen door interactie-termen in te voeren (het produkt van verschillende substraatoppervlaktes), ware het niet dat we door het geringe aantal meet-

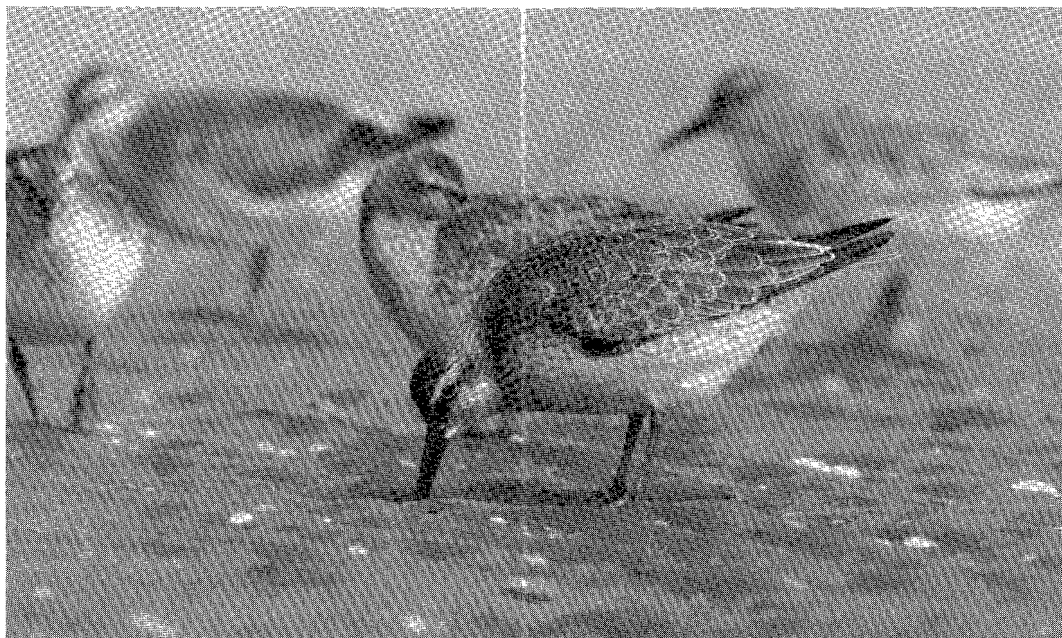
punten (15 telgebieden) al op de rand van het statistisch toelaatbare balanceren.

Het enige wat we nog net durfden te doen is voor alle soorten waarbij meer dan één variabele (wadtype) significant correleerde met het aantal individuen, een multiële regressie uitvoeren met alle significant correlerende variabelen erin. Dit leek de beste methode om na te gaan welke variabelen het meeste gewicht in de schaal legden. In een aantal gevallen bleek een verband tussen het aantal vogels en de oppervlakte van een bepaald substraat te "verdwijnen" als ook een ander substraat in de vergelijking werd opgenomen. Zo was er voor de Bonte Strandloper geen verband meer tussen het aantal en de oppervlakte hooggelegen slikkig wad als ook de oppervlakte laaggelegen slikkig wad in de vergelijking werd opgenomen. Daarna werden met de overgebleven variabelen regressies door de oorsprong geforceerd. Dit laatste om de constante die zo'n multiële regressie-vergelijking oplevert weg te werken. Zo'n constante betekent namelijk dat in elk telgebied van elke soort in ieder geval een aantal individuen zouden voorkomen, onafhankelijk van de oppervlakte wad, hetgeen niet past in de mozaïek-gedachte. De coëfficiënten uit de aldus ontstane regressie-vergelijkingen zijn nu te interpreteren als de gemiddelde dichtheden (aantal vogels per vierkante kilometer) waarin de desbetreffende vogelsoort op dat type wad zou moeten voorkomen.

Voor Kanoetstrandloper en Zilverplevier worden op deze manier geen bevredigende resultaten bereikt. Uit het feit dat de aantallen van deze soorten geen goed verband vertonen met de totale oppervlakte wad in het telgebied zou geconcludeerd kunnen worden dat ze hele specifieke eisen stellen. Voorlopig zijn we niet in staat die eisen te achterhalen. Alleen wat de Kanoetstrandloper betreft is dat zorgelijk, omdat deze soort in vrij grote aantallen in de Waddenzee overwintert (tabel 2). Voor de andere soorten staan de resultaten in tabel 4. Hoeveel waarde we moeten hechten aan 2 Steenlopers per vierkante kilometer laag zandig wad is onduidelijk. Mosselbanken herbergen grote aantallen Scholeksters, Wulpen en Tureluurs. Tabel 4 suggereert dat Scholeksters alleen maar op mosselban-

Tabel 4. De dichtheid (vogels per km²) waarin steltlopersoorten op een bepaald wadtype zouden moeten voorkomen volgens de in de tekst beschreven regressie-berekeningen. *The density (birds per km²) in which wader species are expected to occur on various substrate types according to the calculations described in the text.*

Soort <i>Species</i>	Zand/laag <i>Sand/low</i>	Zand/hoog <i>Sand/high</i>	Slik/laag <i>Mud/low</i>	Slik/hoog <i>Mud/high</i>	Mossel-bank <i>Musselbed</i>
Steenloper <i>Turnstone</i>	2				
Bonte Strandloper <i>Dunlin</i>			531		
Scholekster <i>Oystercatcher</i>					3715
Rosse Grutto <i>Bar-tailed Godwit</i>	24				
Wulp <i>Curlew</i>			110		819
Kluut <i>Avocet</i>				27	
Tureluur <i>Redshank</i>			26		142



Kanoetstrandlopers (René van Rossum). *Knots* *Calidris canutus*.

ken voorkomen. Iedereen weet dat dat niet zo is en dat kokkels een minstens zo belangrijke voedselbron vormen. Misschien is het zo dat telgebieden met veel mosselbanken ook rijk zijn aan kokkelbanken. Aangezien het RIVO tegenwoordig jaarlijks de kokkelstand in de Waddenzee bijhoudt, is deze suggestie toetsbaar. Wulpen en Tureluurs komen niet alleen op mosselbanken voor maar zijn ook talrijk op laag slikkig wad, waar ook veel Bonte Strandlopers zouden moeten voorkomen. Kluten lijken gebonden aan hoog slikkig wad en Rosse Grutto's aan laag zandig wad. Deze resultaten zijn bevredigend omdat ze in grote lijnen overeenkomen met wat we uit andere bronnen weten (Goss-Custard *et al.* 1989; Goss-Custard & Yates in druk; Zwarts 1974, 1991). Enerzijds doet deze constatering de vraag rijzen wat er dan zo bijzonder is aan de constatering dat Rosse Grutto's van zandig wad houden en Kluten van hooggelegen slikken? Anderzijds waren we zelf toch enigszins verrast dat lokaal gevonden verbanden een aantal schaalniveaus hoger zo goed in staat zijn de verspreiding van de soorten over de Waddenzee te verklaren. Zoals uit de volgende opsomming van problemen moge blijken is het echter nog veel te vroeg voor grote tevredenheid.

Discussie

De eerste vraag in deze discussie is in hoeverre onze resultaten betrouwbaar zijn. Zo hebben we bijvoorbeeld geen rekening gehouden met wegtrek tijdens vorstperioden (Meininger *et al.* 1991). Het

gros van de winters, gebruikt voor onze berekeningen, heeft echter het elfsteden-niveau niet bereikt (vergelijk Hulscher 1989). De meeste tellingen hebben dus betrekking op de bekende Nederlandse kwakkelwinters zonder massale wegtrek.

Verder zijn de gegevens gemiddeld over een lange periode. In de tussentijd kunnen veranderingen zijn opgetreden in het wad en de daarin voorkomende bodemdieren. Het is bekend dat de biomassa bodemdieren enorm kan variëren van jaar op jaar (Beukema 1981, Zwarts 1988a). Daar staat tegenover dat veel bodemdieren na een terugval in een later stadium weer op dezelfde plekken in hoge dichtheden voorkomen (Beukema 1985). Dat betekent dat er waarschijnlijk alleen veranderingen in de intensiteit van het patroon optreden, maar niet in het patroon zelf. Er kunnen natuurlijk ook veranderingen zijn opgetreden in de totale populatiegroottes van de onderzochte wadvogelsoorten. In Engeland blijkt de Zilverplevier de laatste jaren te zijn verdrievoudigd in aantal (Moser 1988), terwijl de Bonte Strandloper in aantal achteruit is gegaan (Goss-Custard & Moser 1988). Dit soort veranderingen heeft geen effect op onze resultaten als de toe- of afname maar over de gehele linie gelijkmatig optreden. Helaas lijkt dat niet het geval te zijn. Volgens voornoemde onderzoekers zijn er bepaalde estuaria waar de Zilverplevier niet meer toeneemt, terwijl de Bonte Strandloper alleen lijkt af te nemen in estuaria waar slijkgras (*Spartina*) sterk toeneemt.

We zijn er niet in alle gevallen zeker van dat de begrenzing van de telgebieden juist is. Uit eigen

ervaring weten we bijvoorbeeld dat de Wulpen die op het wad bij Paesens foerageren, soms op de Engelsmanplaat overtijen en soms in de Paesenser polder. In zo'n geval is het waarschijnlijk het beste om te kijken naar de hoogwatervluchtplaatsen die het meeste worden gebruikt. Bij het maken van de kaart is aangenomen dat vogels liever geen grote geulen overvliegen. Ook hier weten we uit eigen ervaring dat ze dat toch regelmatig doen.

Waar geteld wordt, worden telfouten gemaakt. Volgens Rappoldt *et al.* (1985) zijn de tellingen van soorten die in redelijke aantallen (vele duizenden individuen) gelijkmatig verspreid over de hele Nederlandse Waddenzee voorkomen het meest betrouwbaar en zijn de tellingen van soorten die zeer algemeen voorkomen in één of enkele deelgebieden minder nauwkeurig. Mogelijk zijn de onbevredigende resultaten voor de Kanoetstrandloper te wijten aan het zeer lokale voorkomen van deze soort.

Tenslotte maakt het geringe aantal telgebieden statistische analyse moeizaam. Zoals in de inleiding beschreven, is onze uiteindelijke wensdroom het bijeenprokkelen van gegevens over alle belangrijke wadgebieden langs de Oost-Atlantische trekbaan.

Fundamenteel dan de vraag of onze resultaten niet het gevolg zijn van een artefact, is de vraag of ons werk niet een stap terug is in vergelijking tot bijvoorbeeld Wolff (1969), die de verspreiding van wadvogels binnen het Deltagebied direct in verband probeerde te brengen met de verspreiding van hun voedseldieren. Dit is het enige probleem dat nog wel eens mee zou kunnen vallen. Wadvogels worden niet beperkt door het totale voedselaanbod, maar door het beschikbare voedselaanbod (Zwarts & Wanink 1984). De prooibeschikbaarheid hangt waarschijnlijk af van de eigenschappen van het wad. Een klutensnavel lijkt niet geschikt om door zandig wad te maaien (Tjallingii 1971), en Swennen (pers. med.) heeft goede aanwijzingen dat sommige vogels beter in staat zijn over zacht slik te lopen dan andere vanwege hun pootvorm en gewicht. Eerlijkheidshalve moeten we toegeven dat ook Wolff (1969) al vermoedt dat het voorkomen van bepaalde soorten vooral door omgevingsvariabelen wordt bepaald.

Slotwoord

Een aantal van de boven beschreven problemen lijkt mee te vallen. In een aantal andere gevallen zou de medewerking van enthousiaste wadvogeltellers ons kunnen helpen na te gaan hoe groot de mogelijke fouten zijn. Zo houden we ons zeer aanbevolen voor informatie, die ons in staat stelt betere grenzen tussen de telgebieden te trekken. Verder hopen we dat dit artikel lokale telgroepen inspireert tot gedetailleerde analyse van hun gegevens over bijvoorbeeld vorsttrek en aantalsveran-

deringen. In veel gevallen zijn de plannen er wel, maar zoals bekend is de weg naar de hel geplaveid met goede voornemens. Tot slot houden we ons natuurlijk aanbevolen voor gegevens van een ieder die in een bewaakt of onbewaakt ogenblik gegevens verzamelt over een afgelegen wadgebied.

Dankwoord De meeste dank gaat natuurlijk uit naar alle tellers die weer en wind trotseerden om de tellingen te volbrengen. We hopen dat het feit dat er iets met de tellingen gebeurd is (en dit is natuurlijk nog maar het begin) voldoende compensatie biedt voor het niet vermelden van hun naam. We zijn Katja Philippart dankbaar voor het ter beschikking stellen van de gecomputeriseerde kaart van Kees Dijkema. Anne-Marie Blomert, Norbert Dankers, Joep de Leeuw, Wim Wolff en Leo Zwarts leverden waardevol commentaar op verschillende versies van het manuscript. Jaap van der Meer was bereid advies over de statistiek te leveren. Het onderzoek wordt gefinancierd door het Nationaal Onderzoeksprogramma "Mondiale Luchtverontreiniging en Klimaatverandering".

Summary

This paper reports the preliminary results of an analysis that ultimately seeks to identify the major habitat variables determining the distribution patterns of different wader species along the East-Atlantic Flyway. Counts made in winter (Nov.-Feb.) between 1966 and 1984 in the Dutch Wadden Sea (split up into 15 counting areas, fig. 1) were combined with information on the substrate of feeding areas derived from a habitat map (Dijkema *et al.* 1989). For practical reasons, no more than five substrate-types were distinguished: sandy areas with a long emersion time, sandy areas with a short emersion time, muddy areas with a long emersion time, muddy areas with a short emersion time, and musselbeds (tab. 1). Only large-sized wader species are common in the Dutch Wadden Sea in winter (tab. 2). The total number of waders was positively correlated with the total surface of intertidal mudflats (fig. 2). For most species, the surface of a specific substrate-type correlated more strongly with their wintering numbers than did the total surface of intertidal mudflat (tab. 3). When more than one substrate correlated significantly with the wintering numbers of a species a multiple regression was used to find the most important substrate. Next, a regression through the origin allowed the estimation of densities in which the various wader species are expected to occur in their "preferred" habitats (tab. 4). The rationale for this procedure is the idea that the total intertidal area can be thought of as a mosaic of different substrates, where different bird species occur in different densities (fig. 3). The results are in general agreement with other reports on the habitat preferences of the investigated bird species. It is hoped that the paper will stimulate local groups to analyse and publish their counting data.

Literatuur

- BEUKEMA J. J. 1981. Quantitative data on the benthos of the Wadden Sea proper. In N. DANKERS, H. KÜHL & W. J. WOLFF (red.), *Invertebrates of the Wadden*

- Sea, p. 134-142. Balkema, Rotterdam.
- 1985. Zoobenthos survival during severe winters on high and low tidal flats in the Dutch Wadden Sea. In J. S. GRAY & M. E. CHRISTIANSEN (red.), Marine biology of polar regions and effects of stress on marine organisms, p. 351-361. Wiley, Chichester.
- DIJKEMA K. S., VAN TIENEN G. & VAN BEEK J. G. 1989. Habitats of the Netherlands, German and Danish Wadden Sea 1:100 000. RIN Texel/Stichting Veth, Leiden: 24 habitat kaarten.
- GOSS-CUSTARD J. D. 1980. Competition for food and interference among waders. *Ardea* 68: 31-52.
- GOSS-CUSTARD J. D., MC GRORTY S., PEARSON B., CLARKE R. T., RISPIN W. E., LE V. DIT DURELL S. E. A. & ROSE R. J. 1989. The prediction of post barrage densities of shorebirds. Vol. 4: birds. Rapport ETSU TID 4059 of the Department of Energy, UK.
- GOSS-CUSTARD J. D. & MOSER M. E. 1988. Rates of change in the numbers of Dunlin, *Calidris alpina*, wintering in British estuaries in relation to the spread of *Spartina anglica*. *J. Appl. Ecol.* 25: 95-109.
- GOSS-CUSTARD J. D. & YATES M. G., in druk. Towards predicting the effect of saltmarsh reclamation on feeding bird numbers in the Wash. *J. Appl. Ecol.*
- HULSCHER J. B. 1989. Sterfte en overleving van Scholeksters *Haematopus ostralegus* bij strenge vorst. *Limosa* 62: 177-181.
- MEININGER P. L., BLOMERT A.-M. & MARTEIJN E. C. L. 1991. Watervogelsterfte in het Deltagebied, ZW-Nederland, gedurende de drie koude winters van 1985, 1986 en 1987. *Limosa* 64: 89-102.
- MERCK T. 1984. Nahrungsökologie des Austernfischers, *Haematopus ostralegus*: Freilanduntersuchungen zum Beuteerwerb das Watt besuchenden Vogel. Ongepubl. studentenverslag University Osnabrück / RIN Texel: 103 p.
- MOSER M. E. 1988. Limits to the numbers of Grey Plovers *Pluvialis squatarola* wintering on British estuaries: an analysis of long-term population trends. *J. Appl. Ecol.* 25: 473-485.
- PHILIPPART C. J. M., DIJKEMA K. S. & VAN DER MEER J. 1992. Wadden Sea seagrasses: where and why? In N. DANKERS, C. J. SMIT & M. SCHOLL (red.), Proceedings of the 7th International Wadden Sea Symposium, Ameland 1990, p. 177-191. Casparie, Heerhugowaard.
- PIERSMA T. 1987. Hink, stap of sprong? Reisbeperkingen van arctische steltlopers door voedselzoeken, vetopbouw en vliegsnelheid. *Limosa* 60: 185-194.
- PIERSMA T. & ENGELMOER M. 1982. Waders and their food resources; general discussion. In W. ALTENBURG, M. ENGELMOER, R. MES & T. PIERSMA (eds.), Wintering waders on the Banc d'Arguin, Mauritania, p. 162-164. Stichting Veth tot steun aan Waddenonderzoek, Leiden.
- RAPPOLDT K., KERSTEN M. & SMIT C. J. 1985. Errors in large scale shorebird counts. *Ardea* 73: 13-24.
- SMIT C. J. 1990. Monitoring van steltlopers in de Waddenzee: verleden en toekomst. *De Levende Natuur* 91: 197-202.
- SMIT C. J. & PIERSMA T. 1989. Numbers, midwinter distribution, and migration of wader populations using the East Atlantic flyway. In H. BOYD & J.-Y. PIROT (red.), Flyways and reserve networks for water birds, p. 24-63. IWRB Special Publ. 9, Slimbridge.
- SUTHERLAND W. J. 1982. Spatial variation in the predation of cockles by Oystercatchers at Treath Melynog, Anglesey. II. The pattern of mortality. *J. Anim. Ecol.* 51: 491-500.
- SWENNEN C. 1984. Differences in quality of roosting flocks of Oystercatchers. In P. R. EVANS, J. D. GOSS-CUSTARD & W. G. HALE (red.), Coastal waders and wildfowl in winter, p. 177-189. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- TJALLINGII S. 1971. Habitatkeuze en -gebruik in de Kluut. Doctoraalverslag Rijksuniversiteit Groningen.
- WOLFF W. J. 1969. Distribution of non-breeding waders in an estuarine area in relation to the distribution of their food organisms. *Ardea* 57: 1-28.
- WOLFF W. J. & SMIT C. J. 1990. The Banc d'Arguin, Mauritania, as an environment for coastal birds. *Ardea* 78: 17-38.
- ZEGERS P. M. 1985. Vogeltelling in het Nederlandse deel van de Waddenzee, 1976-1979. Rapport Staatsbosbeheer 85-10, Utrecht: 34 p.
- ZWARTS L. 1974. Vogels van het brakke getijgebied. Bondsuitgeverij, Amsterdam: 212 p.
- 1981. Habitat selection and competition in wading birds. In C. J. SMIT & W. J. WOLFF (red.), Birds of the Wadden Sea, p. 271-279. Balkema, Rotterdam.
- 1988a. De bodemfauna van de Fries-Groningse waddenkust. Flevobericht 294, Lelystad: 195 p.
- 1988b. Numbers and distribution of coastal waders in Guinea-Bissau. *Ardea* 76: 42-55.
- 1991. Mosselbanken: wadvogels op een kluitje. *Vogels* 61: 8-12.
- ZWARTS L., ENS B. J., KERSTEN M. & PIERSMA T. 1990. Moul, mass and flight range of waders ready to take off for long-distance migrations. *Ardea* 78: 339-364.
- ZWARTS L. & WANINK J. 1984. How Oystercatchers and Curlews successively deplete clams. In P. R. EVANS, J. D. GOSS-CUSTARD & W. G. HALE (eds.), Coastal waders and wildfowl in winter, p. 69-83. Cambridge University Press, Cambridge.

Bruno J. Ens, George J. M. Wintermans & Cor J. Smit, Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN-DLO), postbus 167, 1790 AD Den Burg, Texel

Aanvaard voor opname 4 mei 1993