



Fijnmazige positiebepaling van individuen in groepen: de principes en drie toepassingen van TOA-tracking

Kanoeten op de Banc d'Arguin, één van de locaties waar het TOA-systeem werd gebruikt, Banc d'Arguin, 6 december 2004. *Knots at the Banc d'Arguin, one of the study sites where the TOA-system was used.* (foto Jan van de Kam).

Op het wad, maar ook in weilanden en bossen, leven sommige vogels in dichte groepen. Een groep biedt veiligheid en de kans om kunsten van elkaar af te kijken. Bovendien heeft het gedrag van het ene individu grote invloed op dat van het andere. Om deze groepsdynamiek te onderzoeken wilden we graag van verschillende vogels in dezelfde groep heel precies hun bewegingen in ruimte en tijd in kaart brengen. Wie gaat er voorop, en wie volgt? Verstaan steltlopers de kunst van het afkijken? De enige haalbare techniek die daartoe in staat leek was het in de Verenigde Staten ontwikkelde *time of arrival* (TOA) systeem. Op het Koninklijk Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee (NIOZ, Texel NH) hebben we dit volgsysteem, en de noodzakelijke randapparatuur, operationeel gemaakt. Hoe werkt TOA, en wat voor bewegingspatronen hebben wij er inmiddels mee zichtbaar kunnen maken?

Theunis Piersma, Robert B. MacCurdy, Rich M. Gabrielson, John Cluderay, Anne Dekinga, Eric L. Spaulding, Thomas Oudman, Jeroen Onrust, Jan A. van Gils, David W. Winkler & Allert I. Bijleveld

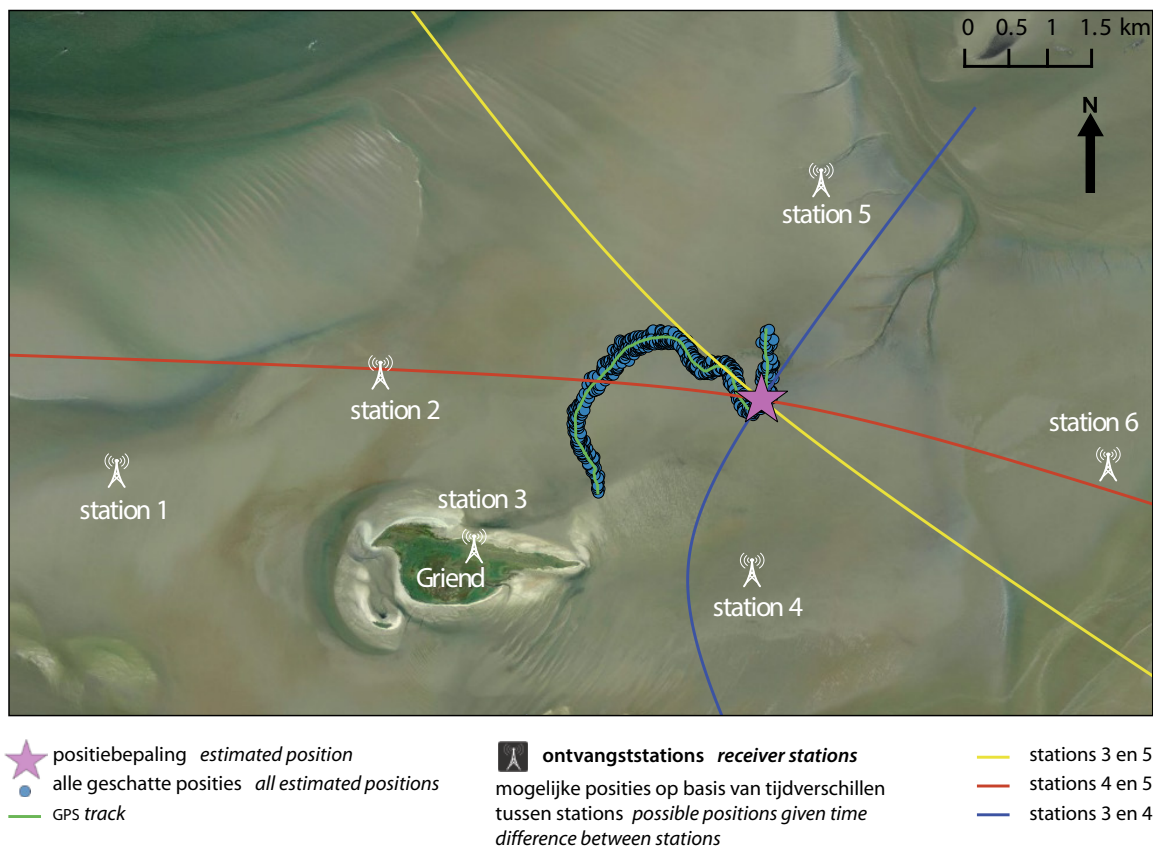
Om te helpen begrijpen wat een vogel 'beweegt', loont het om te beschrijven *hoe* die vogel beweegt, zeker als we ook in staat zijn de belangrijkste aspecten van de omgeving waarin die bewegingen plaatsvinden te beschrijven. In dit perspectief zijn sommige steltlopers aantrekkelijk om mee te werken. Ze leven in open landschappen waardoor we ze goed kunnen observeren (van de Kam *et al.* 1999). Verder is er de laatste halve eeuw, vooral in Nederland, grote kennis opgebouwd over de voedsel生态学 van steltlopers (Zwarts & Wanink 1993) en over de manier waarop voedselbeschikbaarheid gemeten kan worden (Bijleveld *et al.* 2012).

Sommige steltlopers leven in grote en dichte groepen (van Gils & Piersma 2004, Folmer *et al.* 2010, van den Hout & Piersma 2013). Dat doen ze misschien om de kans te verkleinen zelf opgegeten te worden (Creswell 1994, van den Hout *et al.* 2008, van den Hout 2009) en misschien helpt het ze bij het vinden van goede foerageergebieden in een vrij eenvormig lijkende omgeving (van Gils *et al.* 2006, Bijleveld *et al.* 2010). Steltlopers

die in hun eentje foerageren (denk aan Zilverplevier *Pluvialis squatarola*) en die hun leefgebied heel goed kennen, kunnen trefzekerder op de voor hen geschikte foerageerplekken terecht komen dan vogels die in grote groepen leven. Hoewel het leven in groepen het vinden van voedsel kan vergemakkelijken (Bijleveld et al. 2014), kan de groepsdynamiek er bij dit soort 'kuddevogels' (denk aan Kanoeten *Calidris canutus*) ook juist voor zorgen dat ze soms op wat slechtere plekken terecht komen (Folmer et al. 2012).

Of vogels bij elkaar afkijken, of informatie uitwisselen, is een aspect van onderzoek dat tot op heden vooral veel theoretisch (b.v. Danchin et al. 2004) en experimenteel werk heeft uitgelokt (Valone 2007). In het wild daarentegen is hier nog nauwelijks onderzoek aan gedaan. Dat is logisch, want het is erg lastig om in het veld te onderzoeken of vogels elkaar volgen en of naïeve dieren kennis afkijken bij anderen, kortom, of er sprake is van kennisoverdracht. Daarvoor is het

nodig om verschillende individuen in groepen gelijktijdig te volgen, en ook nog op hele korte tijd en kleine ruimteschalen. Denk aan seconden en meters! De voortgaande miniaturisering van zendertechnieken, en de digitale revolutie (met name gestuurd door de enorme investeringen in smartphone technologie), heeft fantastische volgmethoden opgeleverd waarover elders in deze *Limosa*-special wordt gerapporteerd. Voor de soorten waar wij het meeste van (willen) weten, met name Kanoeten (Piersma 2012), waren bijvoorbeeld GPS-loggersystemen vanwege hun gewicht echter nog buiten bereik. Een andere belangrijke overweging om naar iets anders te zoeken waren de kosten: het gebruik van vele tientallen, of zelfs honderden, GPS-loggers of satellietzenders zou onbetaalbaar worden met een prijs van boven de € 1000 per stuk. Omdat wij geen genoeg wilden nemen met een kleine steekproef moesten we dus over goedkopere zendertjes beschikken.



Figuur 1. Het principe van TOA (Time Of Arrival) tracking uitgelegd aan de hand van de positie (ster) van een testzender op het wad ten noordoosten van Griend. Uit het verschil in aankomsttijd van het digitale signaal tussen twee automatische ontvangststations kan een hyperbool (kromme lijn) worden berekend die de mogelijke posities van de zender weergeeft. Waar de drie hyperbolen snijden moet de zender zich bevinden. Donkerblauwe stippen tonen eerdere en latere berekende posities van deze vogel. De nauwkeurigheid van het systeem wordt onderstreept door de lichtgroene GPS-track die tegelijkertijd is opgemeten terwijl de zender op een rubberboot werd rondgevaaren. The principle of TOA tracking explained for the position of a test transmitter (star) on intertidal mudflats northeast of the islet of Griend, Dutch Wadden Sea. The hyperbolic curves indicate possible positions of the transmitter calculated from the measured difference in signal arrival times at three pairs of automated receiver stations. The transmitter is located at the intersection of these curves. Earlier and later locations are presented as a track of blue dots. The accuracy of the system is confirmed by the light-green line, that represents a simultaneously acquired GPS track while the transmitter was moved by boat.

Een aantal jaren geleden zijn NIOZ en Cornell University (Ithaca, New York, VS) met elkaar in zee gegaan om het *Time Of Arrival* (TOA) volgsysteem, dat bij Cornell was uitgedokterd (MacCurdy *et al.* 2009, 2011), ook werkelijk gebruiksklaar te maken. Dit systeem maakt gebruik van kleine goedkope zenders (€ 90 per stuk) waarvan de digitale signalen worden opgepikt door een netwerk van geavanceerde ontvangst-stations. Op het NIOZ hadden we al uitgebreide ervaring met het inzetten van meettorens voor automatische ontvangst van signalen van 'gewone' VHF-zenders (de *Automatic Radio Tracking Stations* (ARTS); o.a. van Gils *et al.* 2006, Rogers *et al.* 2006, Spaans *et al.* 2009). Maar ook in het huidige geval bleek de stap van het bouwplan naar het inzetten van een in de praktijk werkend systeem een hele grote te zijn.

In deze bijdrage leggen we uit hoe het TOA-systeem werkt en laten we zien hoe we het hebben gebruikt in drie verschillende veldsituaties. In 2011 volgden we Kanoeten in de westelijke Waddenzee, in 2012 probeerden we de bewegingen van Goudplevieren *Pluvialis apricaria* in het binnenland van Friesland te beschrijven, en in 2013 volgden we andermaal de bewegingen van Kanoeten. Nu niet in de Waddenzee, maar



Allert Bijleveld



Jeroen Onrust

Figuur 2. Foto's van TOA-zenders op vogels. (a) Een zojuist bij Griend losgelaten gekleurringde Kanoet met een TOA-zender op de rug. (b) Een Goudplevier die met een opgeplakte TOA-zender klaar is om losgelaten te worden. Photographs of TOA transmitters attached to shorebirds. (a) A colour-ringed Red Knot with a TOA transmitter glued to the rump, moments after it was released at Griend. (b) A Golden Plover with a TOA transmitter, about to be released.

in haar zuster-ecosysteem in West-Afrika, de Banc d'Arguin in Mauritanië (Overdijk & Piersma 2012). Voor een antwoord op de vraag of individuen in groepen elkaar volgen is het helaas nog te vroeg. Het puzzelwerk met de miljoenen locatiegegevens is in volle gang.

METHODE

Het alom gebruikte *Global Positioning System* (GPS) is in staat posities te berekenen met behulp van de tijd die een digitaal signaal er over doet om van de satellieten naar een GPS-ontvanger op aarde (in hand of auto) te komen. Hierbij wordt de positie van de ontvanger berekend op basis van de aankomsttijden van uitgezonden signalen afkomstig van rond de aarde draaiende satellieten met bekende posities. Het TOA-systeem werkt op een vergelijkbare, maar omgekeerde, manier. Het essentiële verschil is dat bij het TOA-systeem niet de plaats van de *ontvanger* van de signalen wordt bepaald, maar de plaats van de *zender*. Het digitale signaal wordt ontvangen door een netwerk van automatische ontvangstations die op vaste, maar verschillende plaatsen staan opgesteld (figuur 1). Omdat het digitale signaal zich met de constante snelheid van het licht voortplant, kan met minimaal drie aankomsttijden bij de verschillende ontvangstations worden berekend waar de zender zich bevond toen het signaal werd uitgezonden.

Iedere combinatie van aankomsttijden van het digitale signaal bij twee ontvangstations levert een verschil in aankomsttijd op tussen deze twee stations. Aan de hand van dit tijdsverschil kan een denkbeeldige lijn worden berekend waarop de zender zich zou kunnen bevinden. In figuur 1 geeft de gele hyperbool de mogelijke posities van de zender aan, gegeven het verschil in aankomsttijd van het signaal op ontvangstations 3 en 5. De rode lijn combineert aankomsttijden van het signaal op de stations 4 en 5, en de blauwe combineert de aankomsttijden van het signaal tussen stations 3 en 4. De plaats waar de hyperbolen elkaar snijden is de plaats waar de zender zich zou moeten bevinden gegeven de aankomsttijden van het signaal bij de verschillende ontvangstations. Hoe nauwkeuriger de aankomsttijden van de digitale signalen kunnen worden bepaald, hoe nauwkeuriger de positiebepaling.

De automatische ontvangstations zijn in staat de ontvangen digitale signalen te 'klokken' met een nauwkeurigheid van 3×10^{-8} sec (30 miljardste seconden). Omdat de posities worden berekend aan de hand van de verschillen in aankomsttijd is het cruciaal dat de klokken van de verschillende ontvangstations volkomen gelijk lopen. Daarvoor worden de klokken in alle stations gesynchroniseerd met behulp van het GPS-signaal. Bij de hier gepresenteerde toepassingen worden digitale signalen iedere seconde uitgezonden, maar in principe kan elke frequentie worden in-

gesteld. De frequentie van 1 Hz geeft overigens voldoende tijd om de binnenkomende signalen toe te wijzen aan de opeenvolgende uitzendmomenten (met intervallen van 1 sec), want het digitale signaal doorkruist het gehele studiegebied, een afstand van ongeveer 30 km, in ongeveer 0.1 milliseconde (1×10^{-4} sec).

In figuur 1 zijn de plaatsbepalingen van een testzender te zien waarmee met hoogwater een stukje werd gevaren boven het wad ten noorden van Griend. De dunne groene lijn geeft de gemeten GPS-posities aan, de blauwe stippen de TOA-plaatsbepalingen, seconde na seconde. In theorie is met dit systeem een nauwkeurigheid mogelijk van 9 m, maar in de praktijk is de nauwkeurigheid vaak tientallen meters. Toch kunnen we door opeenvolgende posities te combineren de nauwkeurigheid opkrikken tot enkele meters (figuur 1).

Het TOA-systeem bestaat uit vier belangrijke componenten: de zenders (figuur 2), de automatische ontvangstations (figuur 3), de torens waarin de automatische ontvangstations worden geplaatst met de bijbehorende antenne en elektriciteitsvoorziening (windmolentje en/of zonnepanelen; figuur 3), en de computerprogramma's (algoritmes) om uit alle miljoenen aankomsttijden de opeenvolgende posities te berekenen.

De zenders die we in de hier gepresenteerde studies gebruikten zijn nog vrij grof gebouwd en hun fysiek ontwerp is nauwelijks geoptimaliseerd. Een groot deel van het totale gewicht van de zender (4-6 g) bestaat uit de batterij (3.0 g; er zijn lichtere batterijen beschikbaar) en de printplaat (1.6 g), de waterafwerende bedekking (1 g), en de antenne (0.3 g). Hoewel er in principe wel honderden digitale zenders tegelijkertijd kunnen worden ontvangen en verwerkt door het TOA-systeem, zijn we door de technische beperkingen van deze uitvoering nu nog gelimiteerd tot een maximum van 48 zenders. De levensduur van de zender wordt voornamelijk bepaald door de capaciteit (samenhangend met het gewicht) van de batterij en de frequentie waarmee het signaal wordt verstuurd. Met een batterij van 235 mAh en frequentie van één signaal per seconde hadden de zenders een levensduur van enkele maanden.

Het ontvangstation bestaat uit complexe elektronica geïnstalleerd in een waterdichte kast, die wordt opgehangen in minimaal 7 m hoge stellages van steigermateriaal (figuur 3). We brengen alle apparatuur de hoogte in om er voor te zorgen dat het buiten bereik blijft van ongewenste bezoekers en het getij, maar ook om er voor te zorgen dat de verticale 3 m lange antenne tot op 10-12 m hoogte reikt. Hoe hoger de antenne, hoe groter het gebied waarover we signalen kunnen ontvangen. Doorgaans konden we op het wad lopende Kanoeten registreren op meer dan 3 km afstand van een ontvangstation. De stations die het hoogst reikten konden soms signalen van 8 km afstand oppikken. Door de aangebrachte windmolentjes en zonnepanelen lukte het om de stations qua stroom geheel zelfvoorzienend te maken.



Allert Bijleveld

Figuur 3. Om vogels te kunnen volgen bouwden we 'torens' van steigerbuizen waarin de automatische ontvangers en de energievoorziening op veilige hoogte werden bevestigd. (a) Een TOA-ontvangststation bij laagwater op het wad van de Baie d'Aouatif, Banc d'Arguin, Mauritanië. De omnidirectionele antenne is nog niet aangebracht op de langste verticale pijp. (b; volgende bladzijde) Een ontvangststation op een door mensenhand in de nieuwe steentijd gemaakte schelpenheuvel grenzend aan de Banc d'Arguin, gefotografeerd onder een sterrenhemel die om de Poolster lijkt te draaien. *In order to be able to follow the birds we built TOA receiving towers from scaffolding tubes to mount the receiver boxes, antennas, and the energy harvesting instruments (wind generator and solar panels) at safe heights above the water. (a) A tower at the edge of a gully in the Baie d'Aouatif, Banc d'Arguin, Mauritania, photographed at low tide. The long omnidirectional antenna is yet to be mounted on top of the longest scaffolding tube. (b; next page) A TOA receiving tower on a Neolithic man-made shell mound at Banc d'Arguin, photographed under stars that appear to circle the Pole Star.*

Wanneer de ontvangststations een signaal ontvangen wordt de unieke zendercode samen met de aankomsttijd opgeslagen op een geheugenkaartje. Deze data worden vervolgens gecombineerd met de unieke code van het betreffende ontvangststation en via het netwerk voor mobiele telefonie doorgestuurd naar een PostgreSQL (<http://www.postgresql.org>) dataserver op het NIOZ. Op afgelegen plekken zonder mobiel netwerk, zoals in Mauritanië, verzamelden we de data handmatig door het wisselen van geheugenkaartjes.

De miljoenen regels met aankomsttijden per zender en ontvangststation werden vervolgens gegroepeerd per uniek uitzendmoment van de zender (elke seconde). Dat wil zeggen dat we per zender alle aankomsttijden bij de verschillende ontvangststations groepeerden die binnen 200 milliseconden van elkaar waren aangekomen. Als minstens drie ontvangststations hetzelfde signaal hadden ontvangen, kon uit de verschillen in aankomsttijd een positie berekend worden met de programmeersoftware Matlab.

RESULTATEN: DRIE TOEPASSINGEN

Kanoeten in de westelijke Waddenzee 2011

Tussen 1 en 5 augustus 2011 lieten we op Richel en Griend (westelijke Waddenzee, figuur 4) 47 Kanoeten los met TOA-zenders. De helft van deze vogels was in de dagen ervoor met mistnetten gevangen op de Richel. De andere helft kwam vrij na een jaar in gevangenschap te hebben geleefd op het NIOZ. De zenders werden met superlijm vastgeplakt op de onderrug van de Kanoeten (figuur 2a). Bij veldobservaties zagen we dat de Kanoeten zich vanaf het begin normaal gedroegen. We registreerden veel zenderontvangst. Niettemin konden we al binnen een week veel van de vogels niet meer peilen. Waarschijnlijk werd dat vooral veroorzaakt doordat de Kanoeten vertrokken naar locaties buiten bereik van de ontvangststations, maar we verloren ook het contact met sommige vogels vanwege de slechte beschermingslaag rond de zender (iets wat we tijdens de hierop volgende veldcampagnes sterk hebben verbeterd). Eind september 2011 hebben we de ontvangststations afgebroken en dat markeerde het einde van de eerste veldtoepassing (wereldwijd!) van de TOA-zendertechniek.



Marieke Feis

Veel van de gezenderde Kanoeten gebruikten de Richel als hoogwatervluchtplaats. Figuur 4a laat een typische getijdenbeweging van een individuele Kanoet zien. Komend vanaf de Richel gaat deze vogel eerst naar het strand ten noorden van Griend, trekt met de eb naar het noorden en foerageert gedurende laagwater ten noordoosten van Griend in gebieden met hoge (maar niet de allerhoogste, zie figuur 4b) dichtheden aan eerstejaars Kokkels *Cerastoderma edule*. In figuur 4b wordt de route van een andere Kanoet tijdens een ander tij weergegeven. Deze vogel komt wat later in de getijcyclus vanaf de Richel op het wad rond Griend aan. Hier is aan de 'knobbels' in de lijn goed te zien dat de vogel (en zijn duizenden groepsgenoten) niet de hoogste dichtheden aan kleine Kokkels opzoekt. Dat ligt waarschijnlijk aan het feit dat waar deze dichtheden het hoogst zijn, de kwaliteit van de Kokkels lager is vanwege onderlinge voedselconcurrentie (A.I. Bijleveld *et al.* ongepubl.).

In augustus en september 2011 foerageerden Kanoeten bij Griend vrijwel alleen op Kokkels, waarbij in figuur 4c opnieuw te zien is dat ze de hoogste kokkeldichtheden vermeden. Bij de lagere tijen wachtten Kanoeten op de hoge wadplaten ten noordoosten van Griend het hoge water af. Dit fenomeen werd eerder beschreven door Piersma *et al.* (1993).

Goudplevieren in Skriezekrite Idzegea 2012

Tijdens de overwintering in Nederland leven Goudplevieren, net als veel wadvogels, in groepen en in een open landschap, in dit geval agrarische graslanden. Over het foerageergedrag weten we nog niet veel, alleen dat ze veel re-

genwormen eten en dat ze dat met behulp van hun grote ogen vooral 's nachts doen (Jukema *et al.* 2001). Om uit te zoeken hoe ze zich tijdens de nachtelijke uren door het Friese landschap bewegen en in welke weilanden ze foerageren, zetten we het TOA-systeem in.

In het najaar van 2012 werden in de driehoek Oudega, Gaastmeer en Heeg (het gebied van de 'Skriezekrite Idzegea', figuur 5) 47 Goudplevieren gevangen en van een TOA-zender voorzien (figuur 2b). Al gauw bleek dat een groot deel van de vogels 's nachts uit ons onderzoeksgebied verdween. Overdag waren ze wel te vinden in het gebied dat door de ontvangststations werd gedekt, maar tegen het vallen van de avond vertrokken ze in allerlei richtingen. In de ochtend kwamen ze dan weer in het onderzoeksgebied terug (figuur 5a). 37 gezenderde vogels waarvan we op meerdere dagen een signaal oppikten lieten dit patroon zien. Ook brachten 16 vogels uit deze groep één of meerder nachten in het onderzoeksgebied door, waardoor we konden kijken of ze wormenrijke plekken opzochten.

Wat opviel was dat de Goudplevieren in de schemering naar een gebied ter grootte van slechts honderden vierkante meters vlogen en daar de hele nacht verbleven (figuur 5b). De volgende nacht werden op die plekken tellingen van aan het oppervlak beschikbare regenwormen uitgevoerd. Die lieten echter niet zien dat de Goudplevieren uitzonderlijk wormenrijke plekken opzochten. Eén vogel zat echter zes nachten achtereenvolgend op hetzelfde stukje weiland, en daar waren de aantallen beschikbare regenwormen groter dan op de meeste andere plekken. Het lijkt

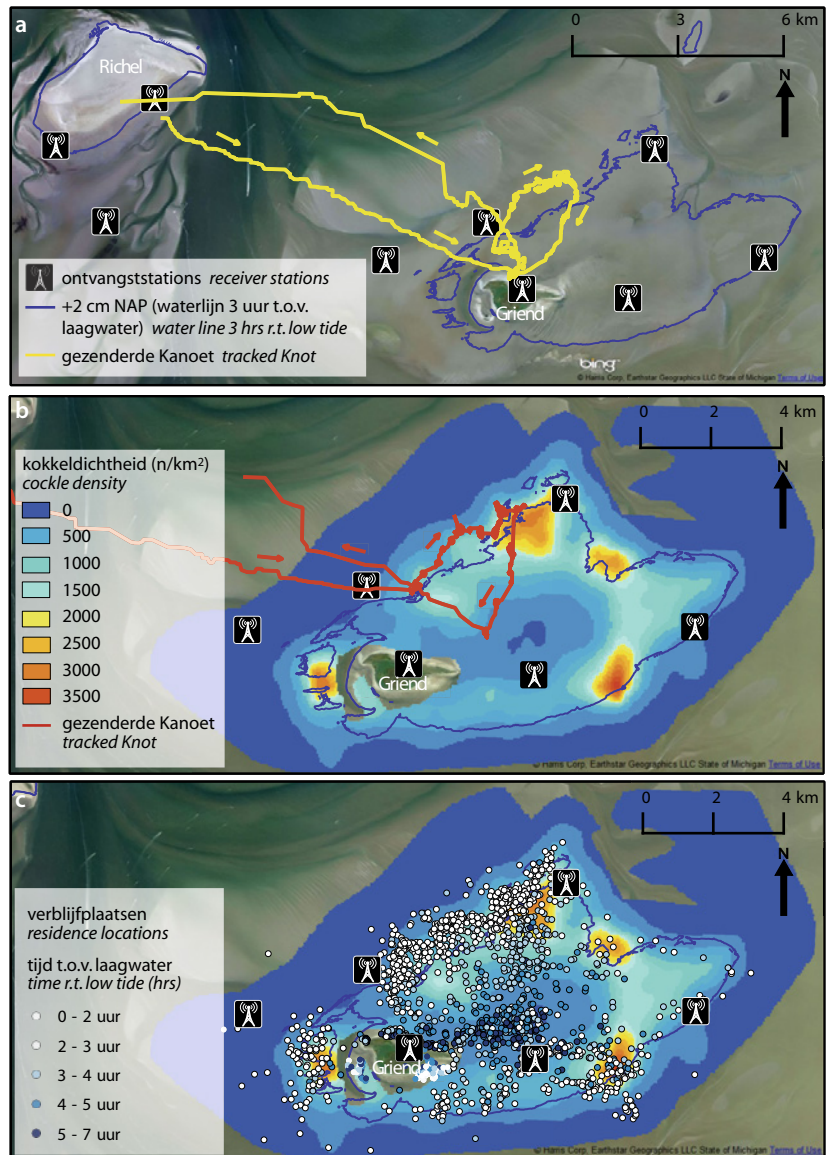
Figuur 4. TOA-waarnemingen in augustus-september 2011 van Kanoeten die overtijen op Richel en op Griend in de westelijke Waddenzee, en voornamelijk op het wad bij Griend hun voedsel zoeken. (a) Studiegebied met de negen ontvangststations en de bewegingen (gele lijn) van een Kanoet gedurende een laagwaterperiode op 31 augustus 2011. Bij afgaand water vertrekt deze Kanoet van Richel, maar omdat het waterpeil ten noorden van Griend nog te hoog is, vliegt hij eerst naar het strand ten noorden van Griend. Als het water verder afgaat verplaatst hij zich naar het noordelijker en oostelijker gelegen wad om vervolgens bij opkomend water en na een bezoek aan het noordstrand van Griend terug te keren naar de Richel. De blauwe lijn is de hoogtecontour van +2 cm NAP, de waterlijn op het moment van aankomst bij Griend. (b) Overzicht van het wad rond Griend met geïnterpoleerde dichtheden van kleine (voor Kanoeten eetbare) Kokkels, samen met de afgelegde route van een Kanoet gedurende een laagwaterperiode op 15 augustus 2011. Deze Kanoet komt vanaf Richel bij Griend aan als de terugtrekkende waterlijn +2 cm NAP bereikt. Vervolgens schuift hij op naar het noordoosten, om met opkomend water (en opnieuw bij een waterstand van +2 cm NAP) via het noordoosten van Griend naar de Richel terug te vliegen. De 'knobbeltjes' in de rode lijn geven de plaatsen aan waar deze Kanoet langdurig heeft vertoeft, in groepen van soms wel duizenden exemplaren. De verblijfsduur op dergelijke 'verblijfplaatsen' in de afgelegde route varieerde tussen 10 minuten en meerdere uren. (c) Overzicht van de verblijfplaatsen van alle gezenderde Kanoeten gedurende het hele veldseizoen, samen met de verspreiding van (voor Kanoeten) eetbare kokkels rond Griend. De kleur van de ronde symbolen geeft aan wanneer (t.o.v. het getij) een Kanoet zich op die plek bevond.

TOA observations during August-September 2011 of Red Knots roosting on the islets of Richel and Griend in the western Dutch Wadden Sea and foraging on the mudflats around Griend.

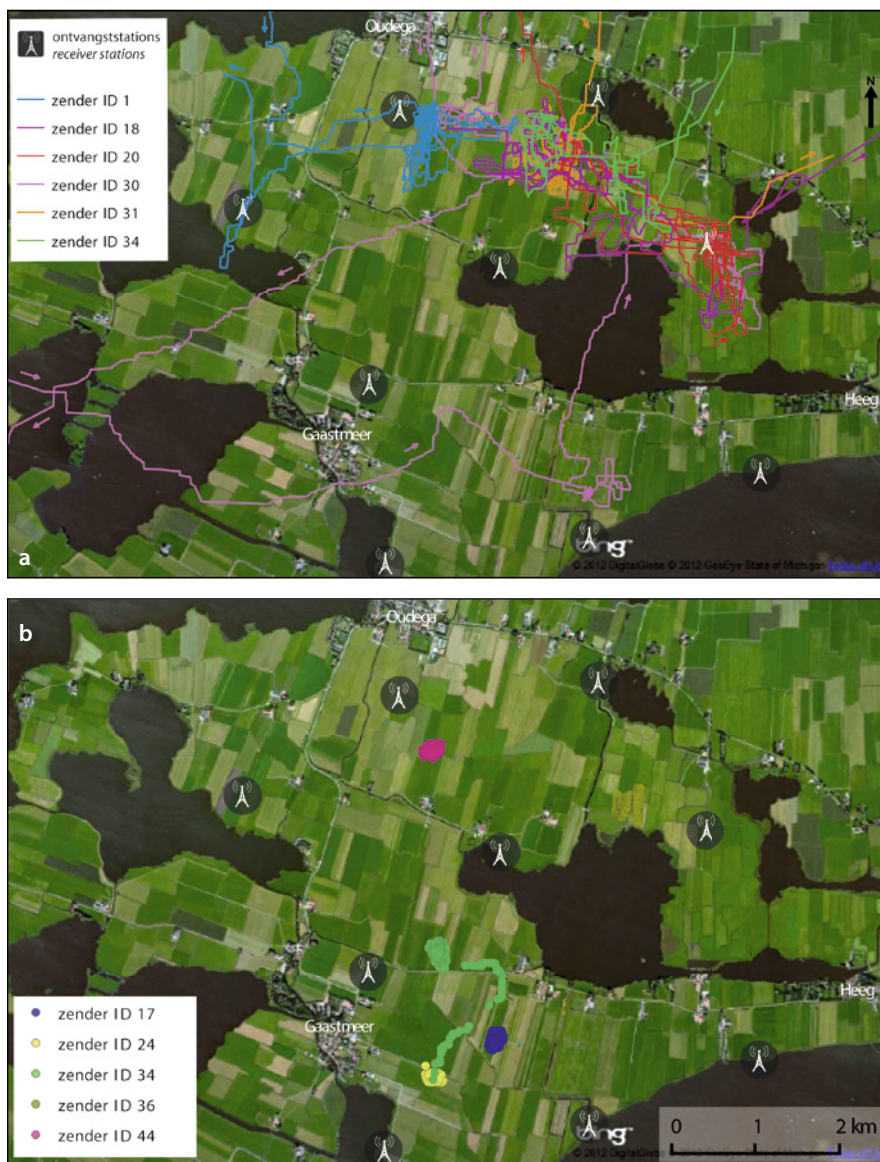
(a) Study area with the nine TOA receiver stations and the movements of a Red Knot during the low tide period on 31 August 2011 (yellow line). As the tide recedes this bird first flies to the beach north of Griend, and as the water recedes further it moves to the mudflats north and east of Griend, and eventually returns to the Richel high-tide roost as the water rises again. The blue line is the depth contour of +2 cm above New Amsterdam Level (NAP). (b) The Griend mudflats with interpolated densities of Cockles small enough for Red Knots to ingest, together with the route taken by a Knot during the low tide period on 15 August 2011. After roosting on Richel, it arrives on the mudflats north of Griend the moment the receding tide has reached +2 cm NAP and suitable foraging grounds are exposed. The bird carries on towards the northeast, and with the incoming tide (again when this reaches +2 cm NAP) moves back to Richel via the elevated mudflats northeast of Griend. 'Beads' on the bird's track show areas where it stayed for longer periods of time. (c) For the mudflats around Griend, we show such 'residence locations' for all tagged Red Knots during the study period, superimposed on the density distribution of ingestible Cockles. The colours of the dots indicate the time that the tagged knots were present relative to the tide.

er op dat, hoewel Goudplevieren overdag in grote groepen verblijven, ze 's nachts geheel eigen keuzes maken. Mogelijk verdedigen ze 's nachts foerageerterritoria tegen soortgenoten. Hoewel dit laatste aspect zeker nader onderzoek verdient, heeft het TOA-systeem ons nu al een kijkje gebo-

den in de verrassende verschillen tussen dag en nacht en de opvallend kleine foerageergebiedjes die Goudplevieren 's nachts gebruiken.



Figuur 5. Het goudplevierenstudiegebied met de posities van de negen ontvangststations in de driehoek van Oudega, Heeg en Gaastmeer in Friesland in september 2012. (a) Bewegingen van zes individuele Goudplevieren tussen 08:00 en 18:00 uur. We zien de aankomst 's ochtends, de beperkte bewegingen overdag, en de 'exodus' uit het studiegebied als rond 17:50 uur het daglicht weer afneemt. (b) De nachtelijke bewegingen (van 18:00 tot 8:00 uur) van vijf gezenderde Goudplevieren waaruit duidelijk wordt dat ze 's nachts heel stationair zijn. *The positions of TOA receiver stations and the Golden Plover study area in Friesland (the triangle between the villages Oudega, Heeg and Gaastmeer), September 2012. (a) Movements of six individual Golden Plovers during daytime (from 08:00 to 18:00 h) show the return to the study area in the early morning (from areas further away), the movements of otherwise roosting flocks during the day, and the 'exodus' from the study area at dusk around 17:50. (b) Night-time movements (18:00 - 08:00 h) of five tagged Golden Plovers demonstrate that their movements are limited to very small foraging areas in the grasslands.*



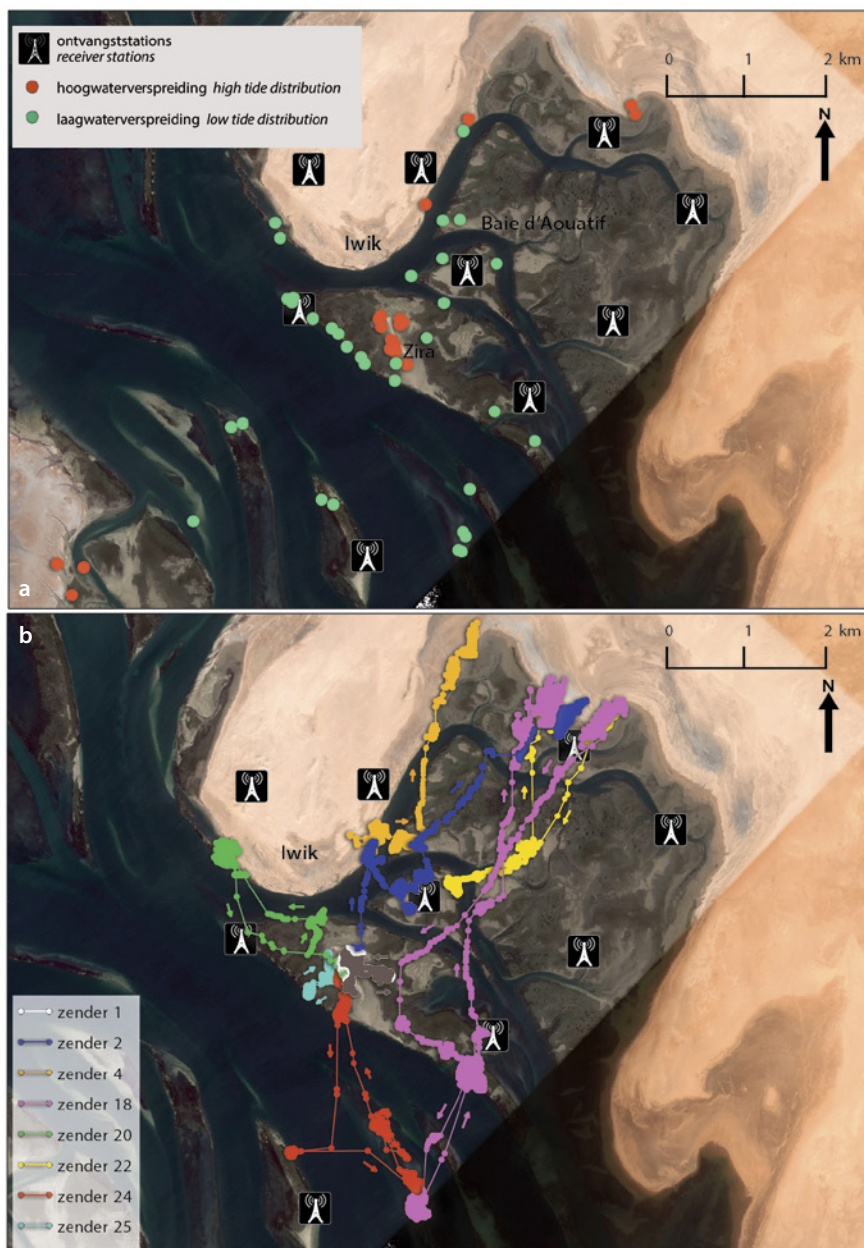
Kanoeten op de Banc d'Arguin, Mauritanië, 2013

Aan de rand van een kleine baai, de Baie d'Aouatif (figuur 6), die tijdens laagwater een stelsel van met zeegras begroeide wadplaten blootgeeft, werden in de tweede week van januari 2013 46 Kanoeten losgelaten met TOA-zenders. De vogels waren kort daarvoor gevangen met mistnetten op het wad ten oosten van het dorpje Iwik (14 vogels) en met een kanonnet op het eilandje Zira aan de zuidrand van de baai (32 vogels). Het merendeel van de zendervogels kon gedurende vijf weken van seconde tot seconde worden gevolgd.

Het bereik van de ontvangststations bleek een stuk beter dan we gewend waren in Nederland, waardoor in veel gevallen meer dan zes ontvangststations tegelijk dezelfde zender ontvingen, en tot op meer dan 5 km afstand van de stations posities konden worden bepaald. Dit kwam doordat

ontvangststations op verhogingen in het landschap waren geplaatst, maar waarschijnlijk ook door goede atmosferische omstandigheden. Omdat zowel zon als wind rijklijk voorhanden waren vormde de energievoorziening geen enkel probleem.

Eerdere waarnemingen met behulp van traditionele VHF-zenders waarmee aan- of afwezigheid binnen een straal van 1 km kon worden vastgesteld, en ook kleurringaflezingen, hebben laten zien dat Kanoeten op de Banc d'Arguin nogal honkvast zijn (Leyrer *et al.* 2006, 2012). Vogels die met hoogwater in de baai rustten, foerageerden daar ook met laagwater, vaak zelfs binnen 1 km van hun hoogwatervluchtplaats. Ook bleek er zeer weinig uitwisseling te zijn tussen de verschillende hoogwatervluchtplaatsen. De TOA-zenders bevestigden dit beeld, maar leverden ook nieuwe inzichten op.



Figuur 6. Het kanoetenstudiegebied in januari-maart 2013 met de posities van de negen ontvangststations in de Baie d'Aouatif op de Banc d'Arguin, Mauritanië. (a) Een momentopname van de verspreiding van gezenderde Kanoeten tijdens hoogwater (32 vogels) en tijdens laagwater (29 vogels). Er werden meerdere hoogwatervluchtplaatsen gebruikt, en er was veel variatie in de ruimtelijke verspreiding tussen individuen, zowel tijdens hoog- als laagwater. Toch waren individuele Kanoeten over het algemeen trouw aan zowel hun foerageergebiedje als de hoogwatervluchtplaats. (b) De bewegingen tijdens één laagwaterperiode (29 januari 14:52 uur tot 30 januari 03:07 uur) van acht verschillende Kanoeten. De met elkaar verbonden bolletjes geven elke positiebepaling weer en de pijltjes de bewegingsrichting gedurende het tij. Waar locaties redelijk goed van elkaar zijn te onderscheiden verplaatsten de vogels zich waarschijnlijk vliegend. *Study area of Red Knots during January-March in the Baie d'Aouatif on the Banc d'Arguin, Mauritania. (a) Snapshot of the distribution of 32 tagged Red Knots at high tide, and at low tide (29 tagged birds). At high tide several roost sites were used, and there was large variation in spatial distribution between individuals, also during low tide. Despite this, individuals were generally faithful to their tidal itineraries. (b) The movements of eight Red Knots during a single low water period (29 January 14:52 h to 30 January 03:07 h) showing the range of individual itineraries. Connected dots indicate the measured positions and the arrows indicate the directions of movement in the course of the tide. Locations that are well separated probably indicate flight paths.*

Zo bestond er wel degelijk variatie in bijvoorbeeld de keuze van de hoogwatervluchtplaats. In lijn met de verwachting (omdat de vogels daar bij opkomend water waren gevangen), gebruikten de meeste Kanoeten Zira als hoogwatervluchtplaats, maar ze overtijden ook geregeld op andere plekken (figuur 6a). Rond laagwater was het grootste deel van de gezenderde vogels bij Zira te vinden, maar de laagwaterspreiding was gevarieerder dan verwacht. Een deel van de vogels vloog kilometers ver weg om te foerageren (figuur 6b), terwijl er dichterbij ook ogenschijnlijk geschikte foerageerplekken aanwezig waren. Het was opvallend dat alle gezenderde vogels het oostelijke deel van de baai me-

den (figuur 6a en 6b), overigens een gebied waar volop foeragerende Kanoeten aanwezig waren.

Over de periode van vijf weken waarin het TOA-systeem actief was konden we veranderingen in het gebiedsgebruik van individuele Kanoeten in kaart brengen. Hoewel er tussen individuen veel variatie was in gebiedsgebruik, waren individuele vogels wel degelijk honkvast. De meeste kanoeten bleken er vaste routines op na te houden en keerden vaak vele opeenvolgende laagwaterperiodes naar precies dezelfde foerageergebieden terug. Overigens waren deze patronen ook onderhevig aan externe factoren, zoals de hoogte van het getij. Tijdens springtij bijvoorbeeld

namen meer vogels de moeite om naar relatief laag gelegen en meer geëxponeerde wadplaten ten zuiden van de baai te vliegen.

DISCUSSIE

TOA vergeleken met andere systemen

Met het TOA-systeem lukte het ons om tijdens drie verschillende onderzoekscampagnes ononderbroken de bewegingen van tientallen individuele steltlopers gedurende dagen of zelfs weken zeer precies te volgen. In de Waddenzee leverde dat zeer gedetailleerde informatie op over de plaatskeuze van Kanoeten tijdens het foerageren in een goed beschreven voedsellandschap. Zowel de Goudplevieren in Friesland als de Kanoeten op de Banc d'Arguin beperkten hun foerageren tot zeer kleine gebieden tijdens bepaalde tijden van de dag (respectievelijk de nacht en met laagwater). Op de Banc d'Arguin waren Kanoeten veel homogener over het beschikbare wad verdeeld dan in de westelijke Waddenzee en kwamen daar logischerwijs ook voor in veel kleinere groepen (tientallen in plaats van duizenden of tienduizenden). Een belangrijke vraag is nu: hadden we deze patronen ook met andere beschikbare zendersystemen zichtbaar kunnen maken?

De beschikbare satellietzenders (5 g PTT met zonnepaneeltjes van Microwave, Maryland, USA) geven slechts een klein aantal (maximaal vijf of tien) nogal onnauwkeurige (tussen de ca. 0.1 en 10 km nauwkeurigheid) posities per dag. De kracht van dit systeem is daarentegen dat het overall op aarde werkt waardoor de gezenderde vogels niet binnen bereik van door onderzoekers geplaatste ontvangers hoeven te blijven (Gill *et al.* 2009, Battley *et al.* 2012). Een andere mogelijkheid om individuen te volgen, zonder beperking door het bereik van ontvangststations maar nog onnauwkeuriger en met de noodzaak om individuen terug te vangen (wat bij veel steltlopersoorten bijna onmogelijk is buiten de broedtijd), zijn geolocators (bijv. Conklin *et al.* 2010, 2013, Fijn *et al.* 2013). Met geen van deze systemen is het mogelijk om de ruimtelijke en temporele precisie van waarnemingen te halen die juist de kracht vormen van de hier gepresenteerde toepassingen. Dit zou wel mogelijk zijn geweest met GPS-loggers waarbij de gegevens op (beperkte) afstand zijn uit te lezen, maar deze waren tot nog toe te groot (minimaal 12 g) om aan te brengen op Kanoeten of Goudplevieren. Mochten er 5 g versies van bijvoorbeeld de UVA BITS GPS-logger beschikbaar komen (Bouten *et al.* 2013), dan komt dit systeem binnen bereik voor het door ons beoogde onderzoek. Dan nog zullen de prijs per logger, de beperkte afstand en snelheid bij het uitlezen van de data, en mogelijk ook beperkingen aan de meetfrequentie vanwege de capaciteit van zonnepaneel en batterij, beperkingen opleveren om in onze studiesystemen de aantallen

individuen te volgen die wij voor ogen hebben.

Binnen het spectrum aan zendertechnieken vervult het TOA-systeem een unieke niche. Het is echter de vraag of de organisatie die dit systeem heeft ontworpen (*Cornell Laboratory of Ornithology*, Ithaca), het zodanig gaat ontwikkelen dat het voor derden bruikbaar of zelfs commercieel gemaakt kan worden. Aangezien het systeem met andere dan de smartphone-technologie werd ontwikkeld, zijn er, om dit prototype algemeen toegankelijk te maken, diepte-investeringen nodig in het (her)ontwerpen van de hard- en software.

DANKWOORD

Zelfs bij het forceren van kleine doorbraken zoals hier gepresenteerd zijn goede mensen en de nodige financiering nodig. Zonder de steun van een TOP-subsidie aan TP van de Nederlandse Organisatie voor Wetenschappelijk Onderzoek (NWO-ALW project 854.11.004) zou het TOA-zenderwerk niet hebben plaatsgevonden. Dat we het wél voor elkaar kregen is ook te danken aan additionele financiering, met name de VIDI-subsidie aan JAVG (NWO-ALW project 864.09.002), de *University Campus Fryslân Fellowship*-subsidie voor het women- en wilsterproject aan TP, en het Waddenfonds vanwege de steun aan het programma Metawad (WF 209925). Verder werden wij omringd door goede en behulpzame mensen: Martin Laan, Ruud Groenewegen, Frank van Maarseveen, Mark Eveleens, Marck Smit en Walther Lenting (Mariene Technologie NIOZ), Hans Malschaert (Informatie Communicatie Techniek NIOZ), Bram Fey, Tony van der Vis, Hein de Vries, Wim-Jan Boon, Peter-Roy Alkema, Bernard Spaans en Piet van den Hout (allen NIOZ, o.a. aan boord van het onderzoeksschip *Navicula*), Dirk Boer, Peter van Tellingen en Ewout Adriaans (bevoorrading Griend), Emma Penning, Wouter Splinter en Ginny Chan (studenten tijdens de Griend-campagne), Jim de Fouw, Marwa Kavelaars, Anne Philippe, Marieke Feis en Mohamed Vall Ahmed Salem (tijdens Banc d'Arguin-campagne), Job ten Horn en Maarten Brugge (SIBES-bemonsteringen), Sander Holthuijsen (SIBES- en Mauritanië-campagnes), Lenze Hofstee, Janne Ouwehand (vrijwilligers in Mauritanië), Marleen Feldbrugge, Jelle Loonstra, Petra de Goeij en Julia Piechocki (vrijwilligers in Nederland), Piet Vlas en Bram van der Veen (wilsterflappers), Otto Overdijk en Natuurmonumenten (beheerder Griend), Jos Hooijmeijer, Klaas Oevering en de Skriezekrite Idzegea voor de hulp tijdens de goudpleviercampagne, El-Hacen Mohamed El-Hacen, Sidi Mohamedould Cheikh, Mohamedould Beddi en Lemhabaould Yarba (van het Parc National du Banc d'Arguin), en Bob Loos (Global Flyway Network en voor het regelen van de financiële aspecten van de uitwisseling met Cornell University). Bastiaan Blauw hielp ons bij het maken van het filmpje over het schemerballet van Goudplevieren boven de Skriezekrite Idzegea.

LITERATUUR

- Battley P.F., N. Warnock, T.L. Tibbitts, R.E. Gill, Jr, T. Piersma, C.J. Hassell, D.C. Douglas, D.M. Mulcahy, B.D. Gartrell, R. Schuckard, D.S. Melville & A.C. Riegen 2012. Contrasting extreme long-distance migration patterns in bar-tailed godwits *Limosa lapponica*. *Journal of Avian Biology* 43:21-32.
- Bouten W., E.W. Baaij, J. Shamoun-Baranes & C.J. Camphuysen 2013. A flexible GPS tracking system for studying bird behaviour at multiple scales. *Journal of Ornithology* 154:571-580.
- Bijleveld A.I., M. Egas, J.A. van Gils & T. Piersma 2010. Beyond the information centre hypothesis: communal roosting for information on food, predators, travel companions and mates? *Oikos* 119:277-285.
- Bijleveld A.I., J.A. van Gils, J. van der Meer, A. Dekinga, C. Kraan, H.W. van der Veer & T. Piersma 2012. Designing a benthic monitoring programme with multiple conflicting objectives. *Methods in Ecology and Evolution* 3:526-536.
- Bijleveld A.I., van Gils J.A., Jouta J., Piersma T. 2014. Benefits of foraging in small groups: an experimental study on public information use in red knots *Calidris canutus*. *Behavioural Processes*. doi:http://dx.doi.org/10.1016/j.beproc.2014.09.003
- Conklin J.R., P.F. Battley, M.A. Potter & J.W. Fox. 2010. Breeding latitude drives individual schedules in a trans-hemispheric migrant bird. *Nature Communications* 1: 67 (doi: 10.1038/ncomms1072).
- Conklin J.R., P.F. Battley & M.A. Potter 2013. Absolute consistency: individual versus population variation in annual-cycle schedules of a long-distance migrant bird. *PLoS ONE* 8: e54535.
- Cresswell, W. 1994. Flocking is an effective anti-predation strategy in redshanks, *Tringa totanus*. *Animal Behaviour* 47:433-442.
- Danchin E., L.A. Giraldeau, T.J. Valone & R.H. Wagner 2004. Public information: from nosy neighbors to cultural evolution. *Science* 305:487-491.
- Fijn R.C., D. Hiemstra D., R.A. Phillips & J. van der Winden 2013. Arctic Terns *Sterna paradisaea* from The Netherlands migrate record distances across three oceans to Wilkes Land, East Antarctica. *Ardea* 101:13-12.
- Folmer E.O., H. Olff & T. Piersma 2010. How well do food distributions predict spatial distributions of shorebirds with different degrees of self-organization? *Journal of Animal Ecology* 79:747-756.
- Folmer E.O., H. Olff & T. Piersma 2012. The spatial distribution of flocking foragers: disentangling the effects of food availability, interference and conspecific attraction by means of spatial autoregressive modelling. *Oikos* 121:551-561.
- Gill R.E., Jr, T.L. Tibbitts, D.C. Douglas, C.M. Handel, D.M. Mulcahy, J.C. Gottschalck, N. Warnock, B.J. McCaffery, P.F. Battley & T. Piersma 2009. Extreme endurance flights by landbirds crossing the Pacific Ocean: ecological corridor rather than barrier? *Proceedings of the Royal Society B* 276:447-457.
- Jukema J., T. Piersma, J.B. Hulscher, E.J. Bunschoek, A. Koolhaas & A. Veenstra 2001. Goudplevieren en wilsterflappers: eeuwenoude fascinatie voor trekvogels. *Fryske Akademy/KNNV Uitgeverij, Ljouwert/Utrecht*.
- Leyrer J., B. Spaans, M. Camara & T. Piersma 2006. Small home ranges and high site fidelity in red knots (*Calidris c. canutus*) wintering on the Banc d'Arguin, Mauritania. *Journal of Ornithology* 147:376-384.
- Leyrer J., T. Lok, M. Brugge, A. Dekinga, B. Spaans, J.A. van Gils, B.K. Sandcock & T. Piersma 2012. Small-scale demographic structure suggests preemptive behavior in a flocking shorebird. *Behavioral Ecology* 23:1226-1233.
- MacCurdy R., R. Gabrielson, E. Spaulding, A. Purgue, K. Cortopassi & K. Fristrup 2009. Automatic animal tracking using matched filters and time difference of arrival. *Journal of Communications* 4: 487-495.
- MacCurdy R.B., R.M. Gabrielson & K.A. Cortopassi. 2011. Automated wildlife radio tracking. In: S.A. Zekavat & R.M. Buehler (red). *Handbook of position location: theory, practice, and advances*. Wiley, Hoboken, NJ.
- Overdijk, O. & T. Piersma 2012. De Banc d'Arguin in Mauretanië als ecologische inspiratiebron bij het streven naar een rijke Waddenzee. *De Levende Natuur* 113: 143-146.
- Piersma T. 2012. What is habitat quality? Dissecting a research portfolio on shorebirds. In: R.J. Fuller (red). *Birds and habitat: relationships in changing landscapes*, p. 383-407. Cambridge University Press, Cambridge.
- Piersma T., R. Hoekstra, A. Dekinga, A. Koolhaas, P. Wolf, P.F. Battley & P. Wiersma 1993. Scale and intensity of intertidal habitat use by Knots *Calidris canutus* in the western Wadden Sea in relation to food, friends and foes. *Netherlands Journal of Sea Research* 31:331-357.
- Rogers D.I., P.F. Battley, T. Piersma, J.A. van Gils & K.G. Rogers 2006. High-tide habitat choice: insights from modelling roost selection by shorebirds around a tropical bay. *Animal Behaviour* 72:563-575.
- 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.
- Valone T.J. 2007. From eavesdropping on performance to copying the behavior of others: a review of public information use. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62: 1-14.
- van de Kam J., B.J. Ens, T. Piersma & L. Zwarts 1999. *Ecologische atlas van de Nederlandse wadvogels*. Schuyt & Co, Haarlem.
- van den Hout P.J. 2009. Mortaliteit is het topje van een ijsberg van angst. Over Slechtvalken en steltlopers in de Waddenzee. *Limosa* 82:122-133.
- van den Hout P.J., B. Spaans & T. Piersma 2008. Differential mortality of wintering shorebirds on the Banc d'Arguin, Mauritania, due to predation by large falcons. *Ibis* 150 (Suppl. 1): 219-230.
- van den Hout P.J. & T. Piersma. 2013. Laagwatersverspreiding van steltlopers in de Waddenzee. *Limosa* 86: 25-30.
- van Gils J.A. & Piersma, T. 2004. Digestively constrained predators evade the cost of interference competition. *Journal of Animal Ecology* 73: 386-398.
- van Gils, J.A., B. Spaans, A. Dekinga & T. Piersma 2006. Foraging in a tidally structured environment by red knots (*Calidris canutus*): ideal, but not free. *Ecology* 87: 1189-1202.
- 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 behaviour of tidal-flat invertebrates. *Netherlands Journal of Sea Research* 31: 441-476.

Theunis Piersma, Anne Dekinga, Thomas Oudman, Jeroen Onrust, Jan van Gils, en Allert Bijleveld, Mariene Ecologie, NIOZ Koninklijk Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, Postbus 59, 1790 AB Den Burg, Texel. Theunis.Piersma@nioz.nl

Theunis Piersma en Jeroen Onrust, Vakgroep Dierecologie, Centrum voor Ecologische en Evolutionaire Studies (CEES), Rijksuniversiteit Groningen, Postbus 11103, 9700 CC Groningen

Rich M. Gabrielson, Robert B. MacCurdy & David W. Winkler, Bioacoustics Research Program, Cornell Laboratory of Ornithology, 159 Sapsucker Woods Road, Ithaca, NT 14853, USA

Robert B. MacCurdy, Department of Mechanical and Aerospace Engineering, Cornell University, Ithaca, New York, USA

David W. Winkler, Department of Ecology and Evolutionary Biology, Corson Hall, Cornell University, Ithaca, New York, USA

John Cluderay, Mariene Technologie, NIOZ Koninklijk Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, Postbus 59, 1790 AB Den Burg, Texel

Aanvulling op website Limosa/NOU (www.sovon.nl/limosa)

Het schemerballet van Goudplevieren in de Skriezekrite Idzegea. Dit filmpje laat de bewegingen zien van twee individuele Goudplevieren die afzonderlijk van elkaar de lucht in gaan (waarschijnlijk als onderdeel van twee kleine groepen), maar rond de schemer in dezelfde groep terechtkomen en zwierige bewegingen maken boven het boerenland van Gaastmeer en Oudega. Uiteindelijk komen beide vogels buiten het studiegebied in een weiland terecht voor een nacht foerageren.

The dusk ballet of Golden Plovers in Friesland. This short movie demonstrates the spatial movements of two Golden Plovers that take to the air from different locations (probably as part of two distinct small flocks). At dusk, they merge into what must have been the same flock performing a graceful aerial dance above the agricultural landscape between Gaastmeer and Oudega. By nightfall both plovers settle on foraging sites on meadows outside the study area.

Fine-scale measurements of individual movements within bird flocks: the principles and three applications of TOA tracking

We review the design principles of the 'Time Of Arrival' (TOA) tracking system, developed at the Laboratory of Ornithology at Cornell University, as well as the joint attempts by NIOZ and Cornell University to turn this proven idea into a field-ready system for simultaneously tracking large numbers of individual shorebirds. Instead of conventional GPS, in which positions are determined by the time a digital signal takes to travel between satellites and a mobile receiver, TOA determines the position of a mobile transmitter tag by the time its digital signal takes to travel to a fixed land-based network of receiver stations. The system used here included nine receiver stations and a current maximum of 48 transmitters, each emitting a digital signal every second. If in range of at least three receiver stations, each tag transmission can be used to compute a position estimate (Fig. 1). Currently, only the TOA system permits collecting positioning data with high spatial and temporal resolution using many small (*ca.* 4-6 g) and affordable tags, with the majority of the financial investment being in the receiving stations.

The system was employed (1) on Red Knots *Calidris canutus islandica* on intertidal mudflats in the western Dutch Wadden Sea in August-September 2011, (2) on Eurasian Golden Plovers *Pluvialis apricaria* in agricultural grasslands in Friesland in September-October 2012, and (3) on Red Knots *C. c. canutus* on intertidal mudflats at the Banc d'Arguin, Mauritania in January-March 2013. We were able to show

that Red Knots in the Wadden Sea focussed their foraging on large banks of Edible Cockles *Cerastoderma edule*. Interestingly, knots avoided those areas with highest prey densities, probably because at these densities intraspecific competition between individual prey reduced their quality (Fig. 4). On the Banc d'Arguin, Red Knot movement routines showed large variation between individuals, with different individuals restricting their space-use to specific areas across the tidal cycle (Fig. 6). Routines of the Golden Plovers were structured by day and night. In daytime, the plovers flocked together and to some degree moved around within the study area, but at dusk they transitioned into mobile flocks leading to highly dispersive and individually distinctive movements, partially outside the study area. The nights were spent with limited movement on particular meadows, that were left at dawn (Fig. 5). The impetus to make the TOA system work was our wish to achieve a greater understanding of the ways in which individuals within flocks associate with and learn from each other. The unmasking of these stories awaits the further processing of millions of arrival times and individual position fixes. Nevertheless, we can conclude that at this stage of the progress in tracking technology, we could not have made the present advances in our biological understanding of shorebirds without the TOA system. Whether the current TOA prototype will ever see a more general or even commercial use remains to be seen.