



Studie over de impact van zandsuppleties op het ecosysteem

— fase 2

Dossiernr. 204.295

eindrapport

juni 2006

Jeroen Speybroeck
Dr Dries Bonte
Dr Patrick Grootaert
Prof Dr Jean-Pierre Maelfait
Dr Eric Stienen
Viki Vandomme
Nicolas Vanermen
Prof Dr Magda Vincx
Dr Steven Degraer

In opdracht van:
MINISTERIE VAN DE VLAAMSE GEMEENSCHAP
DEPARTEMENT LEEFMILIEU EN INFRASTRUCTUUR
AGENTSCHAP VOOR MARITIEME DIENSVERLENING EN KUST
AFDELING KUST

Projectpartners:

Dr Dries Bonte, Prof Dr Jean-Pierre Maelfait & Viki Vandomme
Universiteit Gent, Vakgroep Biologie, Onderzoekseenheid Terrestrische Ecologie (TEREC)
K.L. Ledeganckstraat 25, 9000 Gent
<http://www.ecology.ugent.be/terec/>
dries.bonte@UGent.be
jean-pierre.maelfait@instnat.be
wiki.vandomme@ugent.be

Dr Patrick Grootaert
Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen
Vautierstraat 29, 1000 Brussel
<http://www.natuurwetenschappen.be/>
patrick.grootaert@naturalsciences.be

Prof Dr Jean-Pierre Maelfait, Dr Eric Stienen & Nicolas Vanermen
Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek
Kliniekstraat 25, 1070 Brussel
<http://www.inbo.be/>
jean-pierre.maelfait@inbo.be
eric.stienen@inbo.be
nicolas.vanermen@inbo.be

Jeroen Speybroeck & Dr Steven Degraer
Universiteit Gent, Vakgroep Biologie, Sectie Mariene Biologie
Krijgslaan 281 - gebouw S8, 9000 Gent
<http://www.marinebiology.ugent.be/>
jeroen.speybroeck@UGent.be
steven.degraer@UGent.be

Coördinatie:

Prof Dr Magda Vincx & Dr Steven Degraer
Universiteit Gent, Vakgroep Biologie, Sectie Mariene Biologie
Krijgslaan 281 - gebouw S8, 9000 Gent
<http://www.marinebiology.ugent.be/>
magda.vincx@UGent.be
steven.degraer@UGent.be

Inhoudstafel	3
Samenvatting	5
Summary	6
<i>Scolelepis squamata</i> (Gemshoornworm)	8
1. Inleiding	9
1.1 De studiesoort	9
1.2 <i>Scolelepis squamata</i> en strandsuppleties	10
2. Doelstelling	11
3. Materiaal en methode	12
3.1 Populatiodynamisch onderzoek	12
3.1.1 Staalnameperiode en -locaties	12
3.1.2 Staalnamemethode	12
3.1.3 Laboratoriumprocedures	14
3.1.4 Analyse van de gegevens	17
3.2 Experimenteel onderzoek naar habitatvereisten	21
3.2.1 Staalname	21
3.2.2 Laboratoriumprocedures	21
3.2.3 Analyse van de gegevens	21
4. Resultaten & bespreking	22
4.1 Populatiodynamisch onderzoek	22
4.1.1 Vooraf - september 2004	22
4.1.2 Fysische gegevens	22
Sedimentologie	22
Profiel	23
Morfodynamiek	24
4.1.3 Biologische gegevens	25
Levenscyclus en demografie	25
Densiteitsvariatie en biomassa	26
Groei	30
Productie	30
Reproductie, sex-ratio en recruterings	32
Zonatie	34
Hoogte	35
Mediane korrelgrootte	44
4.2 Experimenteel onderzoek naar habitatvereisten	45
4.2.1 Tolerantie – overleving ifv mediane korrelgrootte	45
4.2.2 Tolerantie – ingraafsnellheid	45
4.2.3 Preferentie – korrelselectie	46
4.3 Conclusie	47
Referenties	48
Appendix. Gegevens cohortanalyse <i>Scolelepis squamata</i>	51
<i>Crangon crangon</i> (Grijze garnaal)	52
1. Algemene ecologie	53
2. Ruimtelijke en temporele variabiliteit in abundantie	54
3. Belang van Belgische stranden voor grijze garnalen en de impact van strandsuppleties	56
Referenties	58
<i>Fucellia maritima</i> (strandvlieg)	59
Inleiding	60
1. Temporele aanwezigheid van <i>F. maritima</i>	60
2. Horizontale dispersie van adulte vliegen	61
3. Effecten van begravingsdiepte en korrelgrootte op ontwikkeling van larven	62
4. Levenscyclusreconstructie bij verschillende temperaturen	63
5. Migratiegedrag van larven	64
6. Conclusie	65
Referenties	66

<i>Calidris alba</i> (Drieteenstrandloper), <i>Arenaria interpres</i> (Steenloper), en <i>Larus ridibundus</i> (Kokmeeuw)	67
1. Inleiding	68
2. Materiaal en methoden	68
2.1 Strandscans en voedselprotocols	68
2.2 Maag- en faecesonderzoek	69
2.3 Strandtrajecten	70
3. Literatuurstudie	71
3.1 Drieteenstrandloper	71
3.1.1 Voorkomen	71
3.1.2 Voedseleecologie	71
3.2 Steenloper	72
3.2.1 Voorkomen	72
3.2.2 Voedseleecologie	72
3.3 Kokmeeuw	73
3.3.1 Voorkomen	73
3.3.2 Voedseleecologie	73
4. Resultaten en discussie	75
4.1 Strandscans	75
4.1.1 Aantal tellingen	75
4.1.2 Aantallen vogels in relatie tot het getij	76
4.1.2.1 Algemeen	76
4.1.2.2 Doelsoorten: aantallen in functie van het getij	77
4.1.2.3 Doelsoorten: aantallen per strand	79
4.2 Drieteenstrandloper	80
4.2.1 Resultaten strandscans	80
4.2.2 Resultaten voedselprotocols	82
4.2.2.1 Aantal protocols	83
4.2.2.2 Tijdsbesteding	84
4.2.2.3 Foerageergedrag	85
4.2.3 Resultaten faecesonderzoek	92
4.2.4 Discussie Drieteenstrandloper	92
4.2.4.1 Aantallen	92
4.2.4.2 Foerageergedrag	93
4.2.4.3 Belang van <i>Scolecopsis squamata</i>	94
4.3 Steenloper	96
4.3.1 Resultaten strandscans	96
4.3.2 Resultaten voedselprotocols	99
4.3.2.1 Aantal protocols	99
4.3.2.2 Tijdsbesteding	100
4.3.2.3 Foerageergedrag	101
4.3.3 Discussie Steenloper	
4.3.3.1 Aantallen	104
4.3.3.2 Foerageergedrag	104
4.4 Kokmeeuw	106
4.4.1 Resultaten strandscans	106
4.4.2 Resultaten voedselprotocols	108
4.4.2.1 Inleiding	108
4.4.2.2 Aantal voedselprotocols	108
4.4.2.3 Tijdsbesteding	109
4.4.2.4 Foerageergedrag	110
4.4.3 Resultaten maagonderzoek	113
4.4.4 Discussie Kokmeeuw	114
4.4.4.1 Aantallen	114
4.4.4.2 Foerageergedrag	114
Referenties	116

Samenvatting

De populatiedynamica en levensgeschiedenis van *Scolelepis squamata* (Gemshoornworm) werd bestudeerd aan de hand van maandelijkse staalnames van oktober 2003 tot en met oktober 2004 op de stranden van Oostende-Bad, Middelkerke-Bad, Nieuwpoort-Bad en Lombardsijde (VNR de IJzermonding). Graviede dieren werden aangetroffen van februari tot en met augustus en rekrutering vanaf juli tot en met september. Een gemiddelde sex-ratio van 1,41 ($\pm 0,08$ SE) werd berekend; met een overwicht aan vrouwtjes (maximaal tot soms zeven keer meer wijfjes dan mannetjes). P/B-ratios waren vrij hoog (6,1-15,6) in vergelijking met beschikbare gegevens van andere polychaeten. Densiteiten boven 200 ind/m² werden op de onderzochte stranden vrijwel steeds boven een hoogte van 3m boven het GLLWS-peil aangetroffen en de hoogste densiteit per transect bevond zich vanaf net onder 4 m tot 4,4 m boven het GLLWS-niveau. Er werden significante verschillen gevonden in de hoogte van de modale densiteit tussen niet-graviede en graviede dieren (niet graviede: $411,15 \pm 4,19$ SE cm; graviede: $401,71 \pm 4,95$ SE cm) maar niet tussen graviede mannetjes en wijfjes, terwijl de verticale zonebreedte net niet significant verschilt voor niet-graviede en graviede dieren en graviede mannetjes een significant bredere zone bezetten dan graviede wijfjes. Wisselend duidelijke trends in hoogte van de modale densiteit en verticale zonebreedte zouden kunnen verklaard worden door een strategie van reproducerende dieren om tijdens de reproductie mekaar te treffen in een nauwere zone op het strand. Zonatie in functie van de mediane korrelgrootte lijkt ondergeschikt aan deze in functie van de hoogte. Experimenteel onderzoek met dezelfde soort toont een hoge tolerantie aan ten opzichte van zand met uiteenlopende doch niet zeer fijne mediane korrelgrootte. Voedingsgedrag en een korrelselectie-experiment suggereren een onverwachte voorkeur voor sediment met mediane korrelgrootte boven 1 mm.

De algemene ecologie van *Crangon crangon* (Grijze garnaal) wordt beknopt besproken, alsook wordt getracht een beeld te schetsen van ruimtelijke en temporele patronen van *cross*- en *long-shore* variatie van de densiteiten van deze soort. Tenslotte wordt een tentatieve, preliminaire inschatting gemaakt van het belang van onze stranden voor deze soort en de impact die strandsuppleties op diens populaties zouden kunnen hebben.

Om de effecten van strandsuppletie op de overleving van de strandvlieg *Fucellia maritima* na te gaan, werden levensgeschiedenissenmerken, begravingstolerantie en mobiliteit bestudeerd aan de hand van labo- en veldexperimenten. *F. maritima*, die verondersteld wordt een sleutelsoort te zijn binnen het hoog-strand-ecosysteem, beschikt over een goed ontwikkeld dispersie-vermogen en een snelle generatietijd. Hierdoor zijn populaties in staat om heel snel te herstellen na een zandsuppletie, tenminste als voedselbronnen aanwezig zijn (aanspoelsel). Enkel tijdens de wintermaanden zal herkolonisatie minder snel verlopen door de afwezigheid van de mobiele fase (adulten). Aangezien we ook geen negatieve effecten vonden van matige begraving en korrelgrootte op de overleving en de ontwikkeling van de larven, kunnen we besluiten dat zandsuppletie het voortbestaan van *F. maritima* niet in gevaar zal brengen, zolang deze gefaseerd gebeuren in de tijd en ruimte.

De voedsel生态学 van drie soorten strandvogels werd onderzocht aan de hand van tellingen, in combinatie met voedselprotocols, op vijf verschillende stranden. De onderzochte soorten waren Drieteenstrandloper (*Calidris alba*, wormeneter in de swash), Kokmeeuw (*Larus ridibundus*, garnaleneter in de zwinnen) en Steenloper (*Arenaria interpres*, eter van Diptera en Talitridae in het vloedmerk).

Zoals verwacht bleken de aantallen sterk getijafhankelijk, met maximale aantallen Drieteenstrandloper en Kokmeeuw rond laagwater en maximale aantallen Steenloper rond hoogwater. Wanneer de strandhoofden overstroomd bij opkomend tij blijken Steenlopers dus deels uit te wijken naar het zacht intertidaal. Uit de tellingen bleek verder dat foeragerende Steenlopers slechts zelden geassocieerd waren met het vloedmerk, en dat ze voornamelijk langs de waterlijn of op het intertidaal naar voedsel zochten. Foeragerende Kokmeeuwen en vooral Drieteenstrandlopers bleken sterk geassocieerd met de waterlijn.

Uit de voedselprotocols leek vooral naar voor te komen dat alle drie de soorten op opportunistische wijze hun voedsel vergaarn. Hoewel literatuurbronnen suggereren dat *Scolelepis squamata* het hoofdvoedsel van Drieteenstrandloper vormt (Glutz Von Blotzheim, 1984; Dankers *et al.*, 1983; Leopold *et al.*, 2004), bleek de dagelijkse opname van deze borstelworm slechts te voorzien in enkele procenten van de dagelijkse voedselbehoefte. Ook Kokmeeuw leek minder afhankelijk van het

hyperbenthos van zwinen dan oorspronkelijk werd vermoed. Voor Steenloper konden onvoldoende data worden verzameld van vogels foeragerend in het vloedmerk.

Naar strandsuppletie toe betekent dit dat de negatieve invloed op strandvogels wellicht niet zo groot is als soms wordt gevreesd. Anderzijds kan het wegvallen van een schijnbaar minder belangrijke voedselbron bij gebrek aan alternatieven wel de spreekwoordelijke druppel zijn. Verder onderzoek is nodig om de invloed van strandsuppletie op de aantallen en voedselselectie van deze strandvogels correct te kunnen inschatten.

Summary

Population dynamics and life history of the polychaete *Scolecopsis squamata* were studied through monthly sampling from October 2003 until October 2004 on the sandy beaches of Oostende-Bad, Middelkerke-Bad, Nieuwpoort-Bad and Lombardsijde (Flemish Nature Reserve 'de IJzermonding'). Gravid animals were found from February until August and recruitment was observed from July until September. An average sex ratio of 1,41 ($\pm 0,08$ SE) was calculated, with a female predominance (maximum of sometimes 7x more females than males). P/B-ratios were rather high (6,1-15,6), in comparison with data on other polychaetes. Densities above 200 ind/m² were nearly always found above 3m above MLLWS and the modal or peak density along each transect was situated from just below 4 m up to 4,4 m above MLLWS. Significant differences were found in modal density height between non-gravid and gravid animals (non-gravid: 411,15 $\pm$ 4,19 SE cm; gravid: 401,71 $\pm$ 4,95 SE cm) but none between gravid males and females. The vertical zone width just failed to differ significantly between non-gravid and gravid individuals, while gravid males occupied a significantly wider zone than gravid females. Trends of variable clarity in height of modal density and vertical zone width might be explained by a strategy of gravid animals to ensure co-occurrence in a narrower zone during reproduction. Zonation as a function of median grain size seems of less importance than zonation related to height.

Experiments on the same species demonstrated its high tolerance towards sands of variable, yet not very fine, median grain size. Feeding behaviour and the output of a grain size selection experiment suggest an unanticipated preference for median grain sizes larger than 1 mm.

The general ecology of *Crangon crangon* (brown shrimp) is concisely presented. Furthermore, spatial and temporal patterns of cross-shore en long-shore variation in the species' abundance are portrayed. Conclusively, a tentative and preliminary estimate is made on the importance of Belgian sandy beaches for brown shrimp and the impact of beach nourishment on its populations.

To assess effects of beach nourishment on the survival of the beach fly *Fucellia maritima*, we studied lifecycle patterns, burying resistance and mobility by field and laboratory experiments. This species, which is suggested to be a keystone species within the upper-beach food-web, is characterised by well-developed dispersal ability in the adult life phase and a short generation time. Subsequently, the species is able to recover quickly after nourishment if resources are available. Only during winter, colonisation is hampered because of the absence of adults, being the mobile phase. Additionally, we did not find any negative effect of burying with nourished sand on larval survival and development. Consequently, we conclude that beach nourishment will not hypothecate the survival of *F. maritima* along our beaches if it is phased in space and time.

The feeding ecology of three beach birds was studied on five separate beaches, in which population fluctuations were determined and data were gathered on foraging behaviour. The study species were Sanderling (*Calidris alba*, worm-feeder in the swash), Turnstone (*Arenaria interpres*, insect-feeder in the high tide line) and Black-headed gull (*Larus ridibundus*, shrimp-feeder in the troughs).

As expected, the number of birds at the beach strongly related with the tide schedule. Maximum numbers of Black-headed gull and Sanderling occurred at low tide. In contrast, Turnstone appeared in maximum numbers at high tide. Apparently, when groynes are flooded by the incoming tide, more Turnstones began feeding on the beach. Moreover, only few Turnstones were seen foraging in the high tide line, and were mostly seen foraging along the shoreline or on the intertidal zone. Foraging Black-headed gulls and especially Sanderlings were strongly associated with the shoreline.

Studying the foraging behaviour revealed that all three species are opportunistic feeders. Furthermore, although *Scolecopsis squamata* was expected to be the main food source for Sanderlings (Glutz Von Blotzheim, 1984; Dankers *et al.*, 1983; Leopold *et al.*, 2004), our data showed that the intake of worms

results in no more than a few percent of the necessary daily intake. Black-headed gull and Turnstone also seemed to be less dependant of their generally described food-source. Finally, our study indicated that the effects of beach nourishment on beach birds are probably not as dramatic as generally expected. Nevertheless, further insight is needed to correctly forecast the true effects on numbers and feeding ecology of beach birds.

Scoelepis squamata (Gemshoornworm)

1. Inleiding

1.1. De studiesoort



Fig 1.1 *Scololepis squamata*

De borstelworm *Scololepis squamata* maakt een groot deel uit van de biomassa in de intertidale zone van de zandstranden van het Belgisch Continentaal Plat (BCP), waar overigens polychaeten binnen het macrobenthos in het algemeen de hoogste dichtheden en biomassa innemen (Degraer *et al.*, 1999, 2003). Deze worm is van groot ecologisch belang als voedselbron voor steltlopers (voornamelijk Drieteenstrandloper (*Calidris alba*), Mooij, 1982), plevieren (*Charadrius* spp.) en Scholekster (*Haematopus ostralegus*) (Dankers *et al.*, 1983; McLachlan, 1983), juveniele surfzonevissen (Lasiak, 1983; Nicolaisen & Kannevorff, 1983; Gibson & Robb, 1996; Beyst *et al.*, 1999), maar ook voor andere benthische ongewervelden zoals de borstelworm *Eteone longa* (Mooij, 1982; Hartmann-Schröder, 1996), Grijze garnaal (*Crangon crangon*) (Mooij, 1982) en *Eurydice pulchra* (Warman *et al.*, 1991; Warman *et al.*, 1993; Hayward & Ryland, 1995).

Scololepis squamata komt op Vlaamse stranden bovenaan in de intertidale zone voor (Degraer *et al.*, 2003), maar kan soms ook lager worden aangetroffen (Janssen & Mulder, 2005); zijn verticale dispersie zou van supralittoraal tot 50 meter diepte reiken (Hartmann-Schröder, 1996). De soort is wijd verbreid over de hele wereld, uitgezonderd de poolgebieden, en is terug te vinden op stranden met verschillende hellingsgraad, sedimentsamenstelling en gehalte aan organisch materiaal. De grens van zijn verspreiding ligt daar waar het sediment een te hoog slibgehalte heeft (Dahl, 1971), alsook waar slechte oxygenatie van de bodem heerst (Mooij, 1982). *Scololepis squamata* leeft in tijdelijke gangen, die tot 40 cm diep kunnen zijn, en waarvan de wanden met slijm bezet zijn. De worm kan zich echter ook door het water verplaatsen door slangachtige zwembewegingen te maken (Hartmann-Schröder, 1996).

Scololepis squamata is herkenbaar aan een typische kopmorfologie met een slank kegelvormig prostomium en twee lange tentakels (Hartmann-Schröder, 1996) (Fig. 1.1). De soort is generalist, predator en coprofaag en voedt zich met levend of afgestorven planktonische embryo's, larven en juvenielen en materiaal afkomstig van wieren (Mooij, 1982; Dauer, 1983). Bij hoogwater komt *S. squamata* aan het oppervlak en door zijn tentakels heen en weer te zwaaien of passief het door golven verplaatste water erover te laten stromen, verzamelt de worm voedsel. Bij laag water, wanneer de bodem aan de lucht wordt blootgesteld, trekt de worm zich terug in het gangensysteem (Hartmann-Schröder, 1996).

Scolecopsis squamata wordt algemeen omschreven als een *r*-strateeg: korte levensduur, grote reproductieve inspanning en opportunistische levenswijze (Souza & Borzone, 2000). Volgens Hannerz (1956) vindt de voortplanting plaats in de late lente en vroege zomer. In juni en juli treden de trochophoralarven uit en na een pelagisch bestaan, dat meer dan een maand kan duren, vestigen de dan 2 mm lange dieren zich in het strand (Joyner, 1962). Na een korte groeiperiode maken ze als kleine juvenielen de winter door. Na een snelle groei in de zomer van hun tweede kalenderjaar overwinteren ze nogmaals om in het volgende voorjaar te paaien, waarna ze vermoedelijk snel afsterven (Mooij, 1982).

Ander onderzoek naar de levenscyclus van *Scolecopsis squamata* wees echter uit dat het kuit schieten gedurende een langere periode mogelijk is, zoals vastgesteld in Barbados, waar tussen februari en april vier maxima werden waargenomen (Richards, 1970). Holme (1971) stelde dat éénmalige broedval typisch is voor koudere streken, terwijl in warme streken vaak een gespreide langdurige broedval voorkomt. Samenvattend kan gesteld worden dat de huidige kennis over de levenscyclus van *Scolecopsis squamata* gebaseerd is op slechts een klein aantal studies en dat veel populatiekenmerken wellicht afhankelijk zijn van regionale verschillen.

1.2. *Scolecopsis squamata* en strandsuppleties

Dankers *et al.* (1983) onderzocht de effecten van strandsuppleties op de strandfauna van het strand van Texel en Ameland in Nederland. De suppleties vonden in Texel plaats tussen midden augustus en begin november 1979; in Ameland tussen oktober en november 1980. Voor beide werd een verschillende suppletietechniek toegepast. In Texel werd een min of meer gelijkmatig profiel aangebracht en was het gebruikte sediment afkomstig van de Waddenzee, waar het ten dele van grote diepte werd gezogen. Op het opgespoten strand bevonden zich veenbrokken (1 tot 20 cm) en harde brokken klei, die na verloop van tijd door de golfwerking werden vernietigd. De sedimentsamenstelling en mediane korrelgrootte verschilden van het vroegere strand. In Ameland werd een hoog massief zandlichaam tegen de duinen aangebracht en werd zand gebruikt afkomstig van een zandplaat in de Noordzee. De mediane korrelgrootte bleef na de suppleties zo goed als onveranderd. Net zoals op de stranden van het BCP, vormt *Scolecopsis squamata* ook hier de dominante macrobenthossoort. In de twee jaren die volgden op de strandsuppleties werd in Texel voor deze soort een groot verschil waargenomen tussen opgespoten en niet-opgespoten stranden. De populatie grote individuen werd volledig vernietigd en pas in 1981, het tweede jaar na de suppletie, werd weer een noemenswaardig aantal grote individuen aangetroffen. In 1980 werd op het opgespoten strand benthische rekrutering waargenomen, die in aantal vergelijkbaar was met deze van het niet-opgespoten strand. Er werd geconcludeerd dat door de strandsuppletie de broedval van 1979 werd vernietigd. Kort na de strandsuppletie in Texel werd lokaal een effect op predatoren vastgesteld. Zo zou kort na de strandsuppleties slechts een beperkt aantal drieteenstrandlopers (*Calidris alba*) zijn waargenomen. Naast *Scolecopsis squamata* werd er nog een kleinere, maar wel noemenswaardige populatie zandvlokreeften (*Haustorius arenarius*) aangetroffen en dit zowel in het opgespoten als in het onbewerkte strand. Het effect bleek voor deze soort dus gering te zijn. Van een tiental andere soorten werden gedurende de gehele onderzoeksperiode af en toe enkele exemplaren aangetroffen. In Ameland kon na de suppleties nauwelijks een meetbaar effect worden vastgesteld op de daar aanwezige bodemfauna, en de aldaar toegepaste methode zou dus vanuit ecologisch oogpunt de voorkeur verdienen ten opzichte van deze in Texel. De methode die in Ameland werd aangewend zorgde evenwel voor een grotere aantasting van de duinrand. Ecologische effecten op de fauna en flora in deze zone werden door Dankers *et al.* (1983) niet in rekening gebracht. Er werd door Dankers *et al.* (1983) geconcludeerd dat ondanks de nagenoeg gehele vernietiging van de bodemfauna, het herstel reeds na enkele jaren vastgesteld werd en dat de nadelige ecologische effecten van de strandsuppleties niet opwegen tegen de voordelige beoogde effecten.

2. Doelstelling

De natuurlijke populatiekenmerken en habitatrespons van de abundante zandstrand-borstelworm *Scolelepis squamata* dienen bestudeerd te worden om ecologische bijsturing van zandsuppleties mogelijk te maken.

Er wordt getracht een antwoord te geven op vragen zoals: hoe kan de acute mortaliteit na begraving gereduceerd worden ? welke zijn de dispersiecapaciteit en de fysische en biologische habitatvereisten van strandorganismen ? hoe snel kan het herstel verlopen bij een gegeven set van relevante omgevingsvariabelen en suppletiekenmerken?

Deze vragen kunnen beantwoord worden via twee onderzoeksluiken: een studie van de natuurlijke populatiedynamica van deze soort op Belgische stranden en experimenteel onderzoek naar de habitatpreferenties en –toleranties.

Acute mortaliteit werd niet onderzocht. In eerste instantie leek het zinvol na te gaan of deze mortaliteit door begraving zou kunnen gereduceerd worden door het gefaseerd toevoegen van dunnere zandlagen in plaats van het eenmalig aangebracht zandpakket van 1,5-2 m, zoals gangbaar. Feit blijft echter dat de organismen (i.c. *Scolelepis squamata*) doorheen het zandpakket heen moeten kunnen graven én geschikte habitatcondities moeten aantreffen, eens ze aan het oppervlak komen. Waar het eerste nog eventueel mogelijk zou kunnen zijn, is het tweede vrijwel uitgesloten. *Scolelepis squamata* leeft namelijk in het hoger intertidaal. Na suppletie zal de hoogwaterlijn (en het volledige intertidale stuk van het strand) dermate zeewaarts opgeschoven zijn, dat de nieuw geschapen zone waar de wormen zouden willen zitten, op een voor de dieren onmogelijk overbrugbare afstand ligt. Meer nog, de wormen bevinden zich op het nieuwe droog strand en zullen sterven.

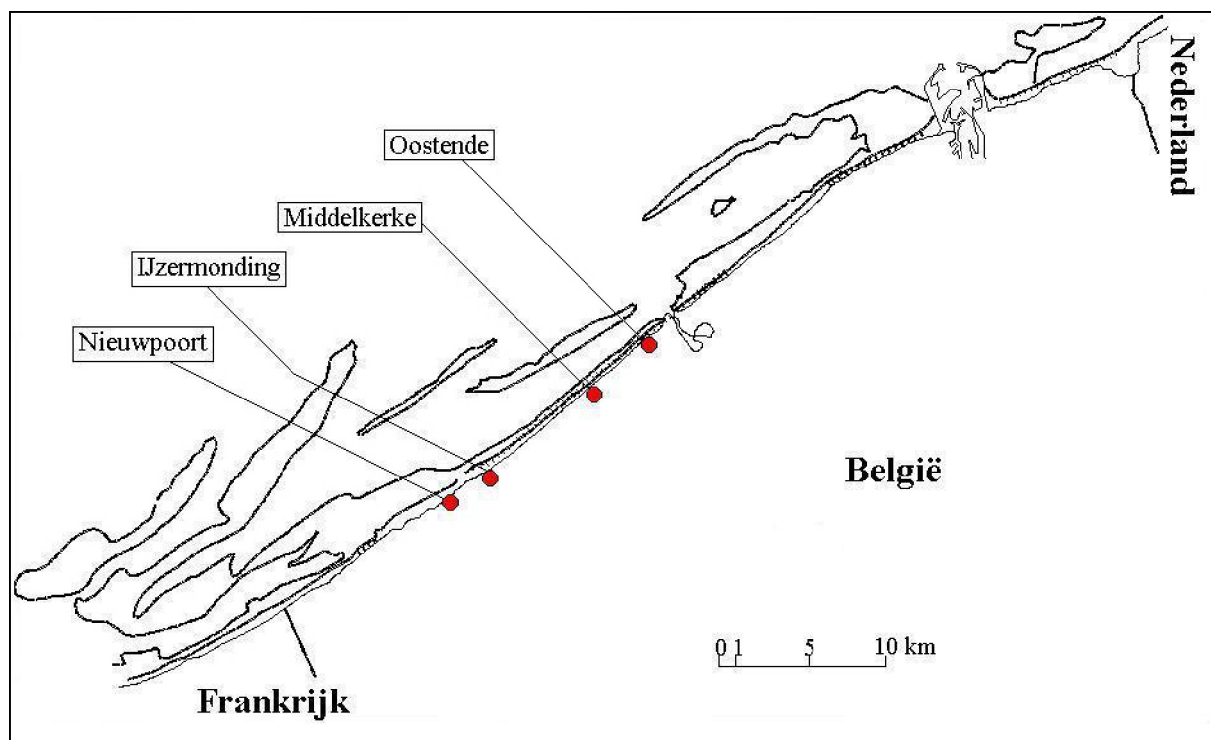
De dispersiecapaciteit zal (zoals overeengekomen op de tussentijdse vergadering) pas onderzocht worden wanneer daadwerkelijk strandsuppletie wordt uitgevoerd.

3. Materiaal en methode

3.1 Populatiedynamisch onderzoek

3.1.1 Staalnameperiode en -locaties

Van oktober 2003 tot en met oktober 2004 werden maandelijks acht transecten dwars op de waterlijn van hoog- tot laagwater bemonsterd. Enkel in januari 2004 vond geen staalname plaats. De transecten bevonden zich telkens per twee op de stranden van Nieuwpoort-Bad (NP), Lombardsijde (t.h.v. het Vlaams natuurreservaat "de IJzermonding") (IJ), Middelkerke-Bad (MK) en Oostende-Bad (OO) (Fig. 3.1). Al deze stranden kunnen meer dan waarschijnlijk tot het ultra-dissipatieve strandtype gerekend worden (Degraer *et al.*, 2003).



Figuur 3.1 Situering van de staalnamelocaties

In Oostende-Bad vond van april tot en met juni 2004 een 'noodsuppletie' plaats. Deze suppletie strekte zich uit over het strandgedeelte dat het dichtst bij het westerstaketsel van de Oostendse haven gelegen is (sectienummers 112-117). Hierdoor werd één van beide te Oostende bemonsterde transecten opgespoten, het transect "OOB", gelegen in sectie 112. Daar sectie 112 pas laatst aan de beurt kwam bij de suppletiewerken, werd de gewijzigde strandmorfologie (profiel) pas vanaf de juli-staalname duidelijk. In de analyse van de biologische data werden de stalen van juli 2004 en later buiten beschouwing gelaten en, indien nodig, werd het transect volledig uit de analyse weg gelaten.

3.1.2 Staalnamemethode

Staalname

Tijdens iedere maandelijkse staalnamecampagne werd langsheen twee transecten op elk van de vier sites tussen het tijdstip van hoog- en laagwater elke 30 minuten een staal van het macrobenthos en enkele geselecteerde omgevingsvariabelen verzameld. Langsheen ieder transect werden zo minimum 12 stalen genomen.

Vier types stalen werden verzameld (Fig 3.2.):

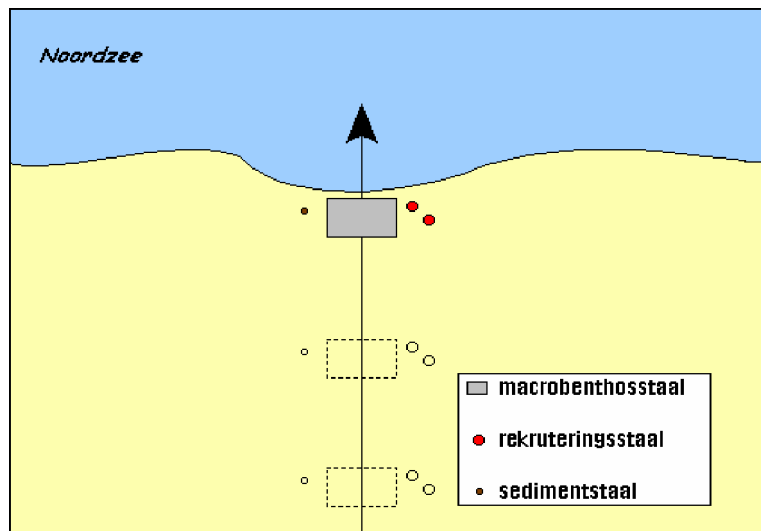
(1) Macrobenthosstalen werden verzameld aan de hand van een metalen kader met een oppervlakte van 0,1016m². Net boven de swashzone werd dit kader in het zand geduwd tot op een diepte van 15 cm, met de lengteas evenwijdig aan de waterlijn, en werd aan de hand van een spade in een minimaal

aantal scheppen uitgegraven, om beschadiging van organismen zoveel mogelijk te beperken. De stalen werden ter plaatse overgebracht in een rechthoekige zeef met gebogen zeefoppervlak en een maaswijdte van 1 mm. Het zeven gebeurde in de zee en het gezeefd materiaal werd aan de hand van een lepel in plastic potten overgebracht. De zeef werd uitgespoeld met behulp van een spuitfles gevuld met zeewater, dat vooraf gezeefd werd doorheen een ronde zeef met maaswijdte van 1 mm of kleiner. De stalen werden gefixeerd in een pH-neutrale oplossing van 8% formaldehyde en zeewater.

(2) Sedimentstalen werden verzameld aan de hand van een plexiglazen steekbuis met een diameter van 3,6 cm. Deze steekbuis werd net boven de swashzone, en dus ter hoogte van de macrobenthosstaalnameplaats, tot op een diepte van 10 cm in het zand gestoken. Het sediment in de steekbuis werd overgebracht in een potje van 180 ml, dat vervolgens gesloten en gelabeld werd.

(3) Rekruteringsstalen, voor bemonstering van juveniele organismen die potentieel actief door de zeef met een maaswijdte van 1 mm kunnen ontsnappen, werden verzameld aan de hand van een plexiglazen steekbuis met een diameter van 6,4 cm. De steekbuis werd net boven de swashzone tot op een diepte van 15 cm in het zand gestoken. Het sediment in de steekbuis werd integraal en ongezeefd gestockeerd. Deze handeling werd onmiddellijk op dezelfde hoogte en in de nabije omgeving van de eerste rekruteringsstaalname herhaald en het sediment van deze tweede rekruteringsstaal werd toegevoegd aan het sediment van de eerste staal, in hetzelfde recipiënt. De stalen werden gefixeerd in pH-neutrale oplossing van 8% formaldehyde en zeewater.

(4) Ter hoogte van het eerste, het zevende en het veertiende station van elk transect werd een waterstaal, ter bepaling van opgelost particulier materiaal (SPM), genomen. Hiertoe werd in de swashzone bij een waterdiepte van ca. 0,5 m een pot van 1 liter gevuld met zeewater.



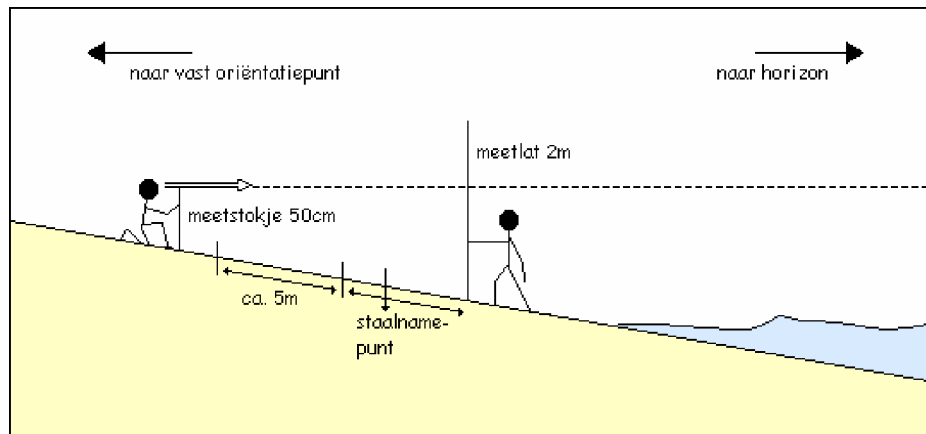
Figuur 3.2 Schematische voorstelling van de wijze van staalname

In het kader van dit onderzoek zullen enkel de eerste twee soorten stalen aan bod komen.

Strandprofiel en hoogte

Het intertidaal profiel van de transecten werd ingemeten ten opzichte van een vast punt (Fig 3.3). De horizontale afstand van het eerste staalnamepunt (hoogwater) tot het vast punt werd bepaald aan de hand van een meetlint. Vervolgens werd dit meetlint in het verder verloop van de staalnamecampagne uitgerold langs de daaropvolgende staalnamepunten en werd zo de afstand tussen deze punten gemeten. Bovendien werd vanaf het eerste station, langs de meetlint, elke vijf meter, alsook ter hoogte van elk station, een hoogtemeting uitgevoerd. Hiertoe maakte men gebruik van een meetlat van 2 m en een stokje van 50 cm. De meetlat werd door een eerste persoon op het punt geplaatst waarvan de hoogteligging gekend wil zijn; het stokje werd door een tweede persoon op de grond geplaatst, aanvankelijk op het vast punt. Er werd door de tweede persoon, met ooghoogte ter hoogte van het bovenste uiteinde van het stokje (dus 50 cm boven de grond), naar de horizon en de meetlat gekeken en gevraagd aan de eerste persoon diens vinger langs de lat tot op het niveau van de horizon te verplaatsen, waarna door de eerste persoon de meting werd afgelezen en het getal werd genoteerd. Wanneer de hoogte van de top van het stokje boven de lengte van de lat uitstak, werd het stokje langs de meetlint naar een lager gelegen punt verhuisd en werd de hoogte van het laatste

meetpunt zowel ten opzichte van het vorige als ten opzichte van het nieuwe punt gemeten. Deze eenvoudige en goedkope methode werd vergeleken met theodolietmetingen en goed bevonden.



Figuur 3.3 Schematische voorstelling profielmeting

3.1.3 Laboratoriumprocedures

Verwerking van de biologische stalen

In het laboratorium werden de gezeefde macrobenthosstalen tien maal gedecanteerd over een zeef met een maaswijdte van 1 mm om zo de geselecteerde hoogstrandsoorten, waaronder *Scolecipis squamata*, te extraheren. Omwille van hun laag soortelijk gewicht werden individuen van deze soorten namelijk via decantatie doeltreffend van het sediment gescheiden. Voorafgaand testen toonde aan dat door middel van deze methode de bestudeerde organismen met (vrijwel) 100% efficiëntie uit de stalen werden gehaald (pers. obs.). Vervolgens werd de zeef uitgespoeld in een fotobak en werden de organismen uitgepikt en verzameld in buisjes met een 4% formaldehydeoplossing.

Van alle dieren werd de breedte van het derde lichaamssegment als een lijn op papier opgetekend aan de hand van een binoculaire microscoop met tekenspiegel (50 maal vergroot). Deze tekeningen werden ingescand en de lijnen werden digitaal gemeten met het software programma ImageJ 1.32e (Wayne Rasband, National Institutes of Health, USA).

Uit stalen van maart 2004 en september 2004 werden telkens 50 onbeschadigde individuen verzameld ten behoeve van het opstellen van de breedte-biomassaregressie. Van deze dieren werden naast de breedte van het derde segment ook de totale lichaamslengte, de lengte en breedte van de kop en de breedte van het tiende segment opgemeten, omdat in eerste instantie gezocht werd naar de beste regressie en pas naderhand de breedte van het derde segment werd gekozen (zie verder).



Figuur 3.4 Enkele lichaamssegmenten van een gravied vrouwelijk (a) en mannelijk (b) dier

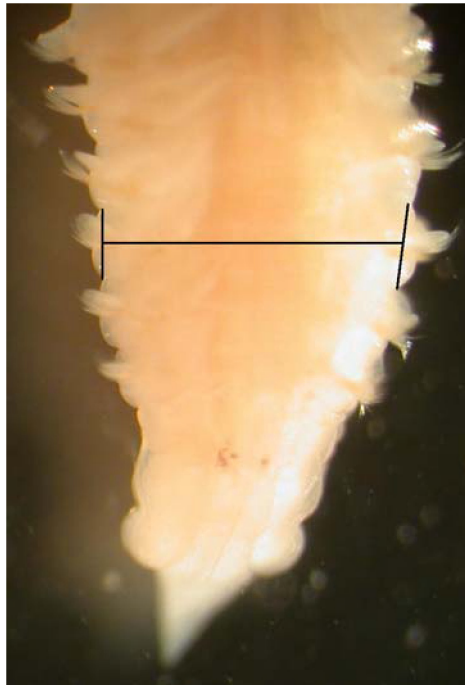
Voor elk individu werd ook nagegaan of al dan niet onbevuchte eicellen in de lichaamsholtes waar te nemen waren (Fig 3.4). Indien de eicellen duidelijk zichtbaar waren (waarnemingen aan de hand van binoculaire microscoop, tot 50 maal vergroot) dan werd dit genoteerd als "wijfje" (W). Ook werden organismen opgemerkt met homogeen witte en sterk opgezwollen segmenten. Na dissectie en microscopie, bleek het hier om mannetjes te gaan en de witte massa werd gevormd door een massa aan spermacellen (M). Wanneer geen van beide gevallen waar te nemen was, werd dit genoteerd als "niet gravied" (NGR). Het is belangrijk te beseffen dat deze laatste categorie zowel pre- als postgraviede dieren omvat, die helaas niet kunnen onderscheiden worden vanwege de variatie en overlap in afmetingen; sommige individuen zijn duidelijk zichtbaar pre- of postgravied, maar vele kunnen niet eenduidig als het een of het ander worden herkend.

Om de biomassa en dus het asvrij droog gewicht (AFDW) van de 100 (voor de regressie-analyse) geselecteerde individuen te bepalen, werden deze eerst gedroogd. Hiertoe werden de organismen in een vooraf gemoffeld (2h bij 550°C) aluminium schuitje gelegd en elk schuitje werd vervolgens in een glazen petrischaaltje overgebracht. Dit schaalte werd met halfopen deksel gedurende vier uur in een droogoven geplaatst, bij een temperatuur van 110°C. Na het drogen werden de petrischaaltjes volledig gesloten en in een exsiccator gestapeld, opdat de schaaltes, schuitjes en organismen in een vochtvrije ruimte konden afkoelen. Na afkoeling werd elk schuitje, met daarin telkens één gedroogd individu, gewogen met een microbalans ter bepaling van het droog gewicht (DW). Na het wegen werden de schuitjes in porseleinen schaaltes overgebracht en deze werden gedurende twee uur in een moffeloven geplaatst, bij een temperatuur van 550°C, waardoor de organismen werden verbrand. Voor de afkoeling werden de schaaltes met schuitjes weer in een exsiccator geplaatst. De schuitjes met het as werden gewogen op een microbalans ter bepaling van het asgewicht (AW). Het verschil tussen DW en AW leverde het AFDW op.

Met behulp van deze AFDW-bepalingen en de opgestelde biomassa-breedtere regressie (zie 3.1.4) konden vervolgens voor alle organismen uit alle stalen biomassagegevens berekend worden op basis

van de breedtemeting (derde lichaamssegment). Deze meting werd dan ook op alle individuen uitgevoerd.

Aan de hand van een binoculaire microscoop en een tekenspiegel werd de breedte van het derde lichaamssegment van elk individu als een lijn op papier uitgetekend (Fig 3.5), 50x vergroot. Deze tekeningen werden ingescand en de lijnen werden met behulp van het softwareprogramma ImageJ 1.32e (Wayne Rasband, National Institutes of Health, USA) digitaal gemeten.



Figuur 3.5 Vooreinde *Scolelepis squamata* met aanduiding van gemeten breedte van derde lichaamssegment

Het aantal individuen per station werd geteld en voor elk individu werd genoteerd of het een wijfje, mannetje of niet-gravied dier betrof. Indien het lichaamsfragment te kort was om fertiliteit vast te stellen, werd dit genoteerd als "niet gezien" (NG).

Verwerking van de stalen ter bepaling van omgevingsvariabelen

Na drogen van de sedimentstalen, werd de korrelgrootteverdeling van het sediment (< 1 mm) m.b.v. een Coulter LS Particle Size Analyzer geanalyseerd. Het percentage grind (> 1 mm; hoofdzakelijk schelpengruis) in het sediment werd gemeten door de bepaling van de verhouding van de massa groter dan 1 mm (fijn grind) en groter dan 2 mm (grof grind) ten opzichte van de totale massa van het sedimentstaal.

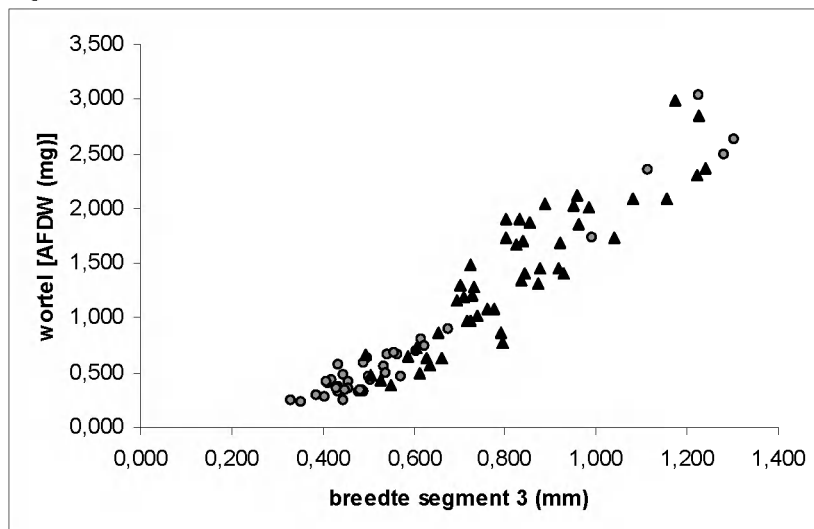
Het gehalte aan gesuspendeerd materiaal (SPM, g/l) werd bepaald door 1 liter zeewater (verzameld ter hoogte van het eerste, het laatste en het middelste staalnamepunt langsheen elk transect) te zeven over een GFC-filter. Deze filters werden, voordat ze gebruikt werden, gewogen op de microbalans. Na het zeven werden de filters samen met het op de filter achtergebleven materiaal, gedurende een halve dag gedroogd in een oven bij een temperatuur van 60°C en vervolgens gewogen met een microbalans. Het gewicht aan gesuspendeerd materiaal kon tenslotte berekend worden door het initiële gewicht van de filter af te trekken van het gewicht van de filter na filtratie en drogen. Het gehalte gesuspendeerd materiaal is een maat voor de turbiditeit van het zeewater. Hoge concentraties aan slib in opspuitingszand kunnen een verhoging van de turbiditeit veroorzaken, hetgeen een negatieve invloed op de benthische fauna kan hebben (Saloman & Naughton, 1984; Gorzelany & Nelson, 1987; Rakocinski et al., 1996).

Strandprofiel en hoogte

De absolute hoogteligging van de staalnamepunten werd via het M2-reductiemodel (MDK-Afdeling Kust; beschikbaar via Vlaams Instituut voor de Zee – VLIZ, met dank aan Francisco 'Tjess' Hernandez) berekend. De vorm van het strandprofiel werd uitgetekend op basis van de zelf verrichte hoogtemetingen op het strand.

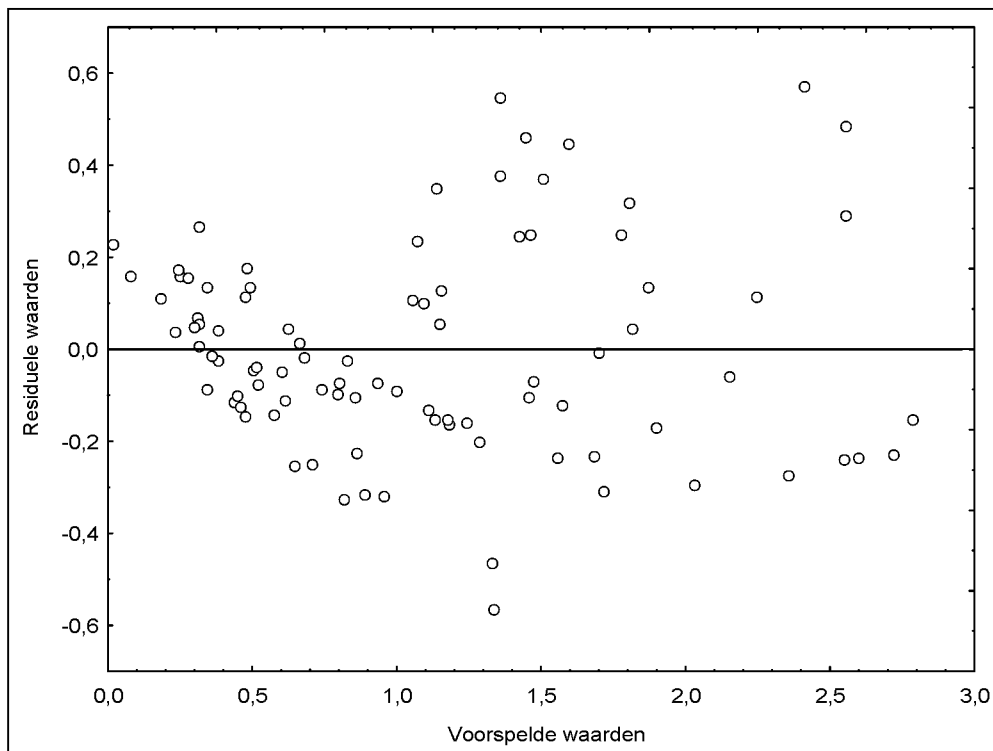
3.1.4 Analyse van de gegevens

Een lineaire regressie-analyse werd uitgevoerd met telkens één van de vier opgemeten lengtematen (breedte van de kop, de lengte van de kop, de breedte van het derde segment en de breedte van het tiende segment) als onafhankelijke variabele en het asvrij drooggewicht (AFDW) als afhankelijke variabele. De R^2 -ratio's die bij deze analyses werden bekomen, werden vergeleken, en de onafhankelijke variabele die de hoogste R^2 -ratio opleverde, al dan niet na transformatie van de data, werd gebruikt voor het opstellen van de regressievergelijking. Een hoge R^2 -ratio (bijna = 1) houdt in dat een groot deel van de variatie (1 komt overeen met 100%) in het AFDW kan verklaard worden door het regressieverband met de onafhankelijke variabele (= de meting). Voordat de regressievergelijking opgesteld kon worden, werden de assumpties van deze analyse getest. Rekenkundige en grafische bewerkingen in verband met de lineaire regressie-analyse werden uitgevoerd aan de hand van het softwareprogramma STATISTICA 6.0 (Statsoft, Inc; 2001). De analyse wees uit dat de R^2 -ratio van het AFDW en de breedte van het derde segment het dichtst één benadert en dit voor zowel de data van maart als van september. Bovendien werd vastgesteld dat de spreiding van de data van de twee maanden een gelijkaardige trend vertonen, hoewel de kleine individuen voornamelijk afkomstig zijn van september en de grotere van maart (Fig. 4.2). Er bleek dus geen regressie per seizoen nodig en de volledige verder biomassaberekeningen werden dus uitgevoerd met één regressievergelijking op basis van de data van de twee geselecteerde maanden. Na het samenvoegen van de data van de twee maanden werd voor het AFDW en de vierkantswortel van de breedte van het derde segment een R^2 -ratio bekomen van 0,91, wat impliceert dat 91% van de variatie door de regressie verklaard wordt.



Figuur 3.6 Vierkantswortel van het asvrij drooggewicht (AFDW) in functie van de breedte van het derde lichaamssegment. ▲: maart; ●: september.

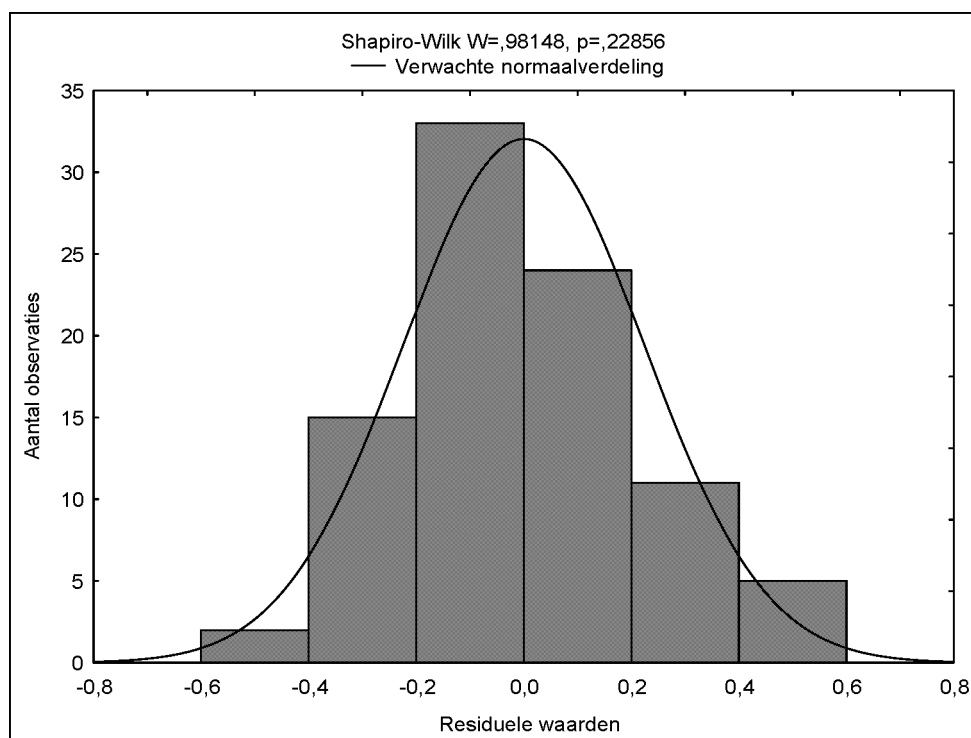
Om een lineaire regressie te mogen toepassen dienden echter drie assumpties getest te worden: (1) De residuen vormen een random variabele met gemiddelde 0 en een constante variantie: het gemiddelde is gelijk aan 0 en de variantie is 0,050. De residuen liggen binnen de horizontale band van drie maal de standaarddeviatie boven en onder 0 (standaarddeviatie = 0,22) (Fig. 4.3).



Figuur 3.7 Residuen in functie van de voorspelde waarden van de gebruikte regressievergelijking

(2) De residuen mogen niet onderling gecorreleerd zijn: de neiging tot clustering langsheen de Y-as is beperkt (Fig. 4.3).

(3) De residuen zijn normaal verdeeld: aan de hand van een histogram kan grafisch aangetoond worden dat de residuen ook aan deze assumptie voldoen. Er kan echter ook een test voor normaliteit worden uitgevoerd. Voor kleine samplegroottes ($n < 2000$) krijgt de Shapiro-Wilk W test de voorkeur op de (beter gekende) Kolmogorov-Smirnov test (Shapiro et al., 1968).



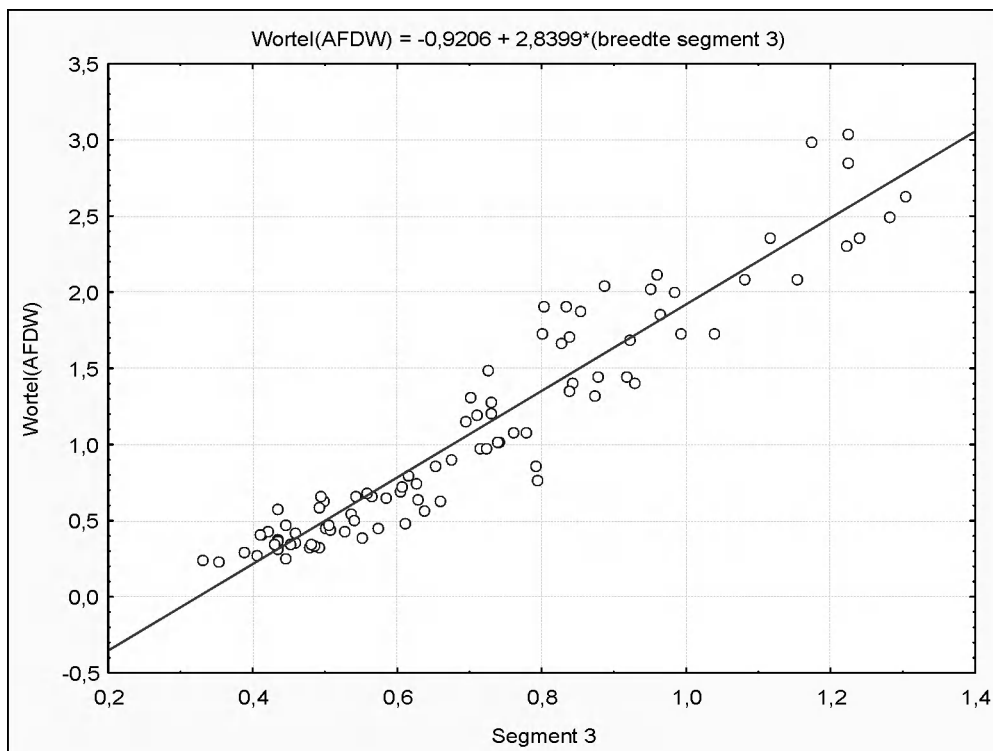
Figuur 3.8 Frequentiedistributie van de residuele waarden van de gebruikte regressievergelijking

Een W-waarde die één benadert wijst op een normale verdeling van de data. Aangezien hier een W-waarde bekomen werd gelijk aan 0,98 met $p > 0,05$ kan de normaalverdeling als model beschouwd worden van de verdeling van de residuen.

Er werd dus aan de assumpties voldaan en onderstaande regressievergelijking

$$\sqrt{AFDW} = 2,84 * width(S3) - 0,92$$

(intercept: $-0,92 + SE\ 0,072$; helling: $2,84 + SE\ 0,096$; $R^2 = 0,91$; $F = 870,37$; $p = 0,00$; SE van de voorspelde waarde = $0,23$).



Figuur 3.9 Vierkantswortel van AFDW van de voor de regressie gebruikte individuen, in functie van de breedte van hun derde segment

Tenslotte voldoet deze ook voor zowel mannetjes ($R^2 = 0,8616$) als vrouwtjes ($R^2 = 0,8594$) afzonderlijk op het 5%-significantieniveau.

Op basis van de metingen werden maandelijkse breedte-frequentiedistributies opgesteld. Deze werden per maand onderworpen aan een cohortanalyse (modal analysis: Bhattacharrya-methode (Bhattacharrya, 1967) en NORMSEP (Tomlinson, 1971)) met FiSAT 1.2.0 (FAO-ICLARM Fish Stock Assessment Tools), dewelke voor elke onderscheiden cohorte diens gemiddelde breedte (S_3), de standaarddeviatie op dit gemiddelde en het theoretisch aantal individuen van deze cohorte berekent.

Om de productie te berekenen en te begrijpen werd de P/B-ratio (de verhouding van de productie tot de biomassa) berekend. Deze werd bekomen aan de hand van de Size Frequency Method (Hynes & Coleman, 1968; Hamilton, 1969; Benke, 1979). Bij deze methode wordt ervan uitgegaan dat de individuen een lineaire groei vertonen. Vooreerst wordt de eliminatie (= verlies aan massa) berekend. Hiertoef wordt het geometrisch gemiddelde (Krueger & Martin, 1980) van de gemiddelde biomassa van twee opeenvolgende grootteklassen vermenigvuldigd met het verschil van het gemiddeld aantal individuen in beide klassen:

$$E_{j,j+1} = (M_j + M_{j+1})^{0.5} * (N_j - N_{j+1})$$

met M_j en M_{j+1} = gemiddelde biomassa voor respectievelijk klasse j en $j+1$;
 N_j en N_{j+1} = gemiddeld aantal individuen in respectievelijk klasse j en $j+1$.

De eliminatie van de gemiddelde cohorte (gemiddelde cohorte omdat alle cohorten in de grootteklassen zijn opgenomen en de maximale levensduur nog niet in rekening is gebracht):

$$E_{gc} = \Sigma(E_{j-j+1}); j = (1, 2, 3, \dots, m)$$

Om uiteindelijk de eliminatie voor een populatie *Scolecopsis squamata* te bekomen, dienen de maximale levensduur en het aantal grootteklassen in rekening worden gebracht:

$$E = E_{ac} * m / A_{max}$$

met A_{max} = maximale levensduur; m = aantal grootteklassen.

In een *steady-state* situatie is eliminatie gelijk aan productie en de P/B-ratio wordt dan bekomen door het delen van de eliminatie door de overeenkomstige gemiddelde biomassa in de geobserveerde periode.

Vanwege de afhankelijkheid van de staalnames in tijd en ruimte, werden voornamelijk statistische tests voor afhankelijke data toegepast en uitgevoerd met STATISTICA 6.0 (Statsoft, Inc; 2001).

3.2 Experimenteel onderzoek naar habitatvereisten

3.2.1 Staalname

Levende individuen werden verzameld op het strand van Raversijde (N 51° 12' 21" E 02° 51' 11"). De dieren zijn erg kwetsbaar; enkel onbeschadigde dieren werden verzameld.

3.2.2 Laboratoriumprocedures

* Tolerantie - overleving ifv mediane korrelgrootte en aantal voedende dieren

Telkens twintig individuen werden in vier verschillende sedimenttypes gebracht, variërend qua korrelgrootte (63-125µm (mediaan 124,1µm); 180-250µm; (mediaan 242,3µm); 355-500µm (mediaan 478,0µm); 1000-1600µm (mediaan 1,338µm)). Van elk sedimenttype werden drie replicaten voorzien in plastic recipiënten met een diepte van 10cm en een diameter van 12cm. Elk recipiënt werd gevuld met 6cm zand van wisselende korrelgrootte en met zeewater tot een bovenstaande waterlaag van 4cm dikte. Aldus werden in totaal 240 wormen in een 3 * 4 opstelling gebracht.

Na 7 dagen werd het experiment stop gezet en het aantal overlevende, ingegraven dieren geteld. Tijdens de duur van deze 7 dagen werd op regelmatige tijdstippen het experiment opgevolgd om het verloop van voedingsgedrag en mortaliteit eventueel te kunnen waarnemen. Naast de overleving werd hier ook het aantal zich voedende dieren geteld ter kwantificatie van de differentiële respons van *Scolecipis squamata* op sedimenten van verschillende korrelgrootte.

* Tolerantie – ingraafsnelheid ifv mediane korrelgrootte

Individuele wormen werden losgelaten in de vier eerder vermelde sedimenttypes en werd vervolgens hun ingraafsnelheid (of beter: ingraaftijd = tijd van start graafbeweging tot volledig ingegraven zijn) gechronometreerd. Hiertoe werden dieren van dezelfde grootte-orde gebruikt en dit werd per sedimenttype met 15 verschillende individuen herhaald.

* Preferentie - korrelselectie

Twintig individuen werden gebracht in petriplaten (r = 14cm; h = 2,3cm) waarvan elk kwart met een van de vier vermelde sedimenten werd gevuld. De dikte van de sedimenten bedroeg 1,3; de overige centimeter werd gevuld met zeewater. *Scolecipis squamata* kan aanzienlijk dieper graven dan 2,3cm en wordt op Belgische stranden meestal gevonden tot op een diepte van een vijftiental centimeter onder het zandoppervlak (pers. obs. bij laag water). De geringe diepte van de petriplaat diende echter om de organismen aan te zetten tot horizontale verplaatsing en, derhalve, sedimentselectie. Dit is wenselijk gezien de geringe horizontale verplaatsingen van dergelijke dieren (Günther, 1992; Michaelis & Vennemann, 2005). Na 24 uur werd het experiment stopgezet en werd het aantal dieren, aangetroffen in elk sedimenttype, per replicaat geteld.

3.2.3 Analyse van de gegevens

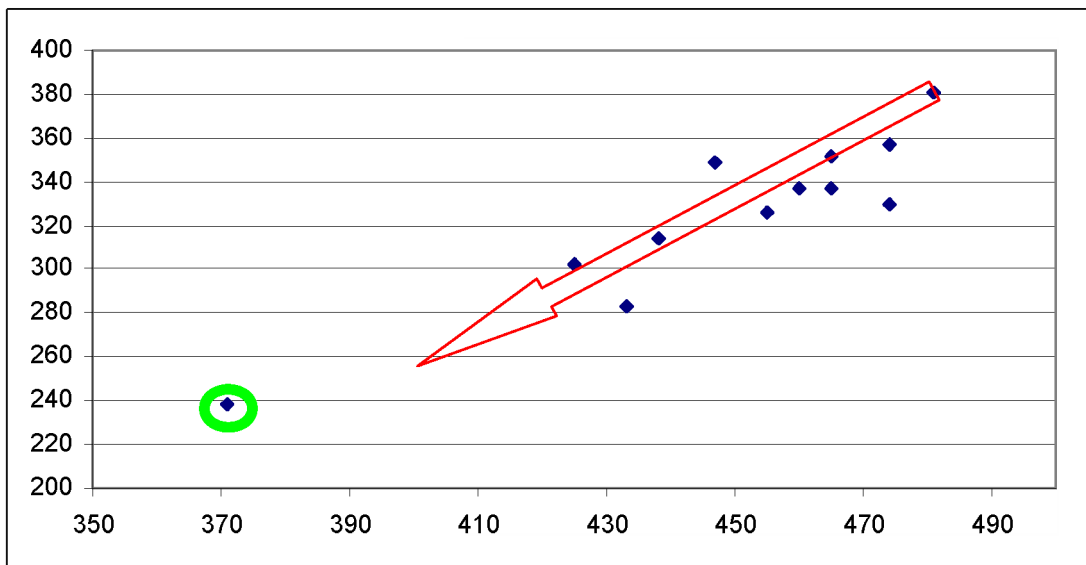
De tolerantie-experimenten werden geanalyseerd met One Way ANOVA; het preferentie-experiment met Log-Lineaire Analyse van Frequentietabellen (alles in STATISTICA 6.0 (Statsoft, Inc; 2001).

4. Resultaten & bespreking

4.1 Populatiedynamisch onderzoek

4.1.1 Vooraf - september 2004

De 12 staalnamecampagnes werden allen gepland op een zelfde, vast tijdstip in de lunaire cyclus van spring- en doottij. In september 2004 week de bemonsterde strandzone echter af van de beoogde en tijdens andere campagnes bemonsterde breedte langsheen de hoogtegradiënt. Hieruit volgde dat de populatie van *Scolelepis squamata* onvolledig werd bemonsterd. In wat volgt zullen de gegevens van deze staalname maand worden weergegeven maar het dient benadrukt dat deze gegevens voor bepaalde aspecten onbetrouwbaar zijn, in het bijzonder zonatiegerelateerde analyses. In de meeste analyses werd deze maand niet meegerekend.

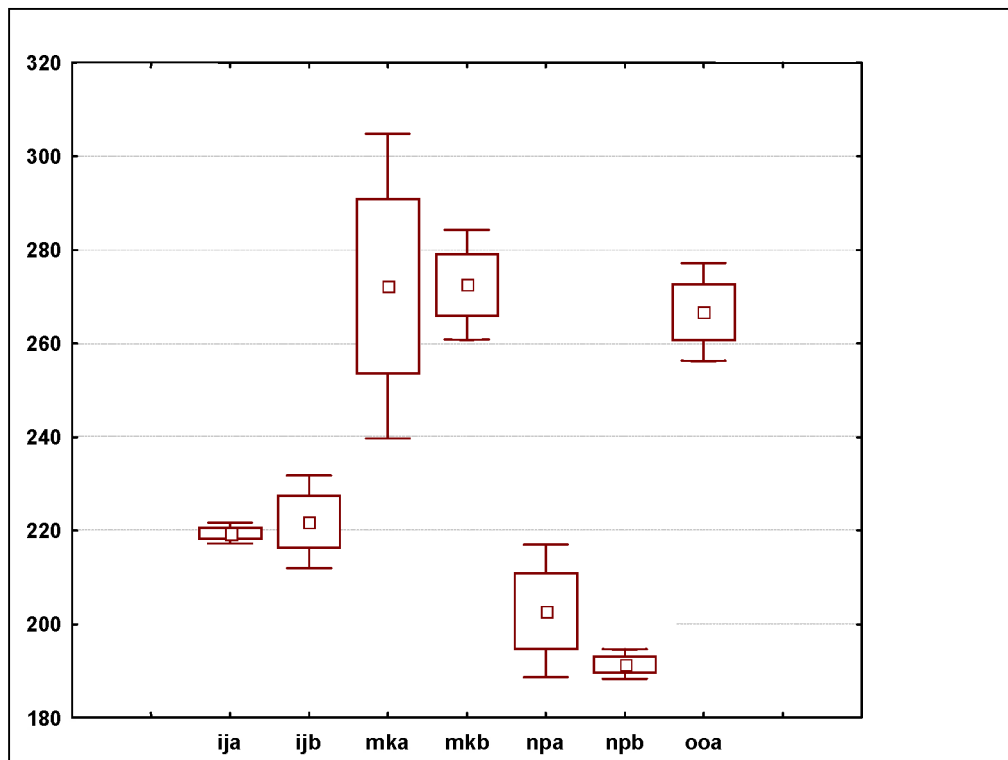


Figuur 4.1 Scatterplot van de bemonsterde hoogterange (= verschil tussen hoogst en laagst gelegen staal) per staalnamecampagne (Y) in functie van de hoogte van het hoogst gelegen staal in die staalnamecampagne (X). Het omcirkelde, afwijkende punt is de campagne van de maand september 2004.

4.1.2 Fysische gegevens

SEDIMENTOLOGIE

De Friedman-test geeft significante verschillen aan in gemiddelde mediane korrelgrootte tussen de bemonsterde transecten ($p = 0.011$, coëff of concord = 0.89). Grafisch wordt snel duidelijk tussen welke transecten deze verschillen precies te vinden zijn (Fig. 4.2).



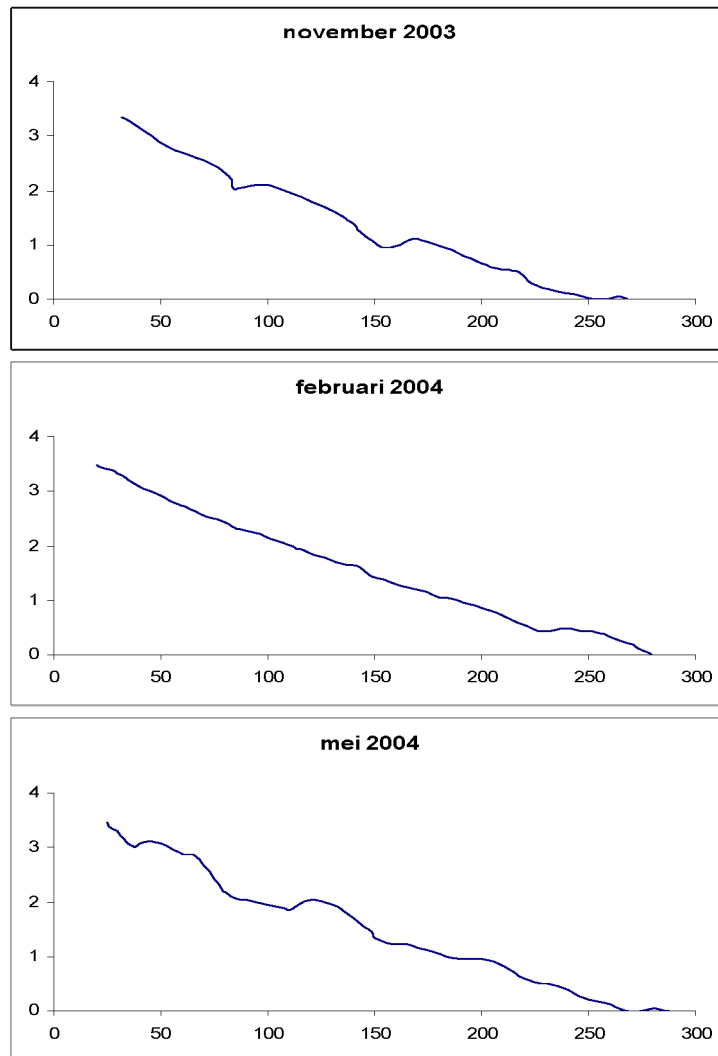
Figuur 4.2 Verschillen in mediane korrelgrootte tussen de transecten. X-as: transecten; Y-as: mediane korrelgrootte langs het transect (μm); □ = gemiddelde; Box = SE; Whisker = SD.

Duidelijke verschillen zijn waarneembaar tussen de drie meest oostelijke transecten (OOB werd buiten beschouwing gelaten wegens variable sedimentologie ten gevolge van de noodsuppletie) en de vier meest westelijk gelegen transecten. Verder is het sediment in Nieuwpoort duidelijk nog fijner dan dat aan de IJzermonding. Binnen een strand lijken er geen echt grote verschillen tussen de transecten waarneembaar.

Slibconcentratie van het sediment (fractie met korrelgrootte lager dan 63 μm) was voor alle stalen laag (van $0,14 \pm 0,99$ V% voor NPB tot $0,00 \pm 0,00$ V% voor NPA en OOA). Variatie in slibconcentratie speelt hier dan ook geen of weinig rol in de eventuele transectvariatie in densiteiten van *Scolelepis squamata*.

PROFIEL

De strandhelling van de westelijke stranden (NP en IJ) gaat van 1,3 tot 1,5%, terwijl die van de oostelijke (OO en MK) iets hoger ligt: van 1,8 tot 2,0%. Terwijl de hellingsgraad (enigszins onverwachts) zo goed als constant bleef op de onderzochte stranden, kon op het strand van de IJzermonding een opmerkelijk evolutie in de vorm van het profiel worden waargenomen. Hierbij lijken de aanwezige zwinnegeulen een seizoenale vormverandering te ondergaan (Fig. 4.3).



Figuur 4.3 Strandprofiel van transect B van de IJzermonding; X: afstand (m); Y: hoogte (m).

MORFODYNAMIEK

Bij gebrek aan gegevens omtrent golven, werd de recente Beach Index (BI) van McLachlan en Dorvlo (2005) berekend, ter wille van een morfodynamische karakterisatie van de transecten.

$$BI = \log \left(\left((-\log_2(\text{mediane korrelgrootte}) + 1) * \text{getijdenrange} \right) / \text{helling} \right)$$

[log phi * m]

De maximale springtijrange werd voor MK en OO op 4,5m gesteld en voor IJ en NP op 4,7m. De bekomen BI-waarden liggen voor NP en IJ tussen 2,9 en 3,0 en voor MK en OO tussen 2,7 en 2,8. BI-waarden gaan in McLachlan & Dorvlo (2005) van 0,77 tot 3,20 en waarden rond 3 wijzen op een dissipatieve karakter. De iets lagere waarden van MK en OO tonen aan dat deze iets meer naar intermediaire strandtypes neigen.

Het opgespoten transect OOB had in oktober 2004 (nog) een BI van 0,73, wat wijst op een sterk reflectief karakter. Dit laatste staat in relatie met stranden met lage soortenrijkdom en lagere abundanties aan macrobenthos (Defeo & McLachlan, 2005).

4.1.3 Biologische gegevens

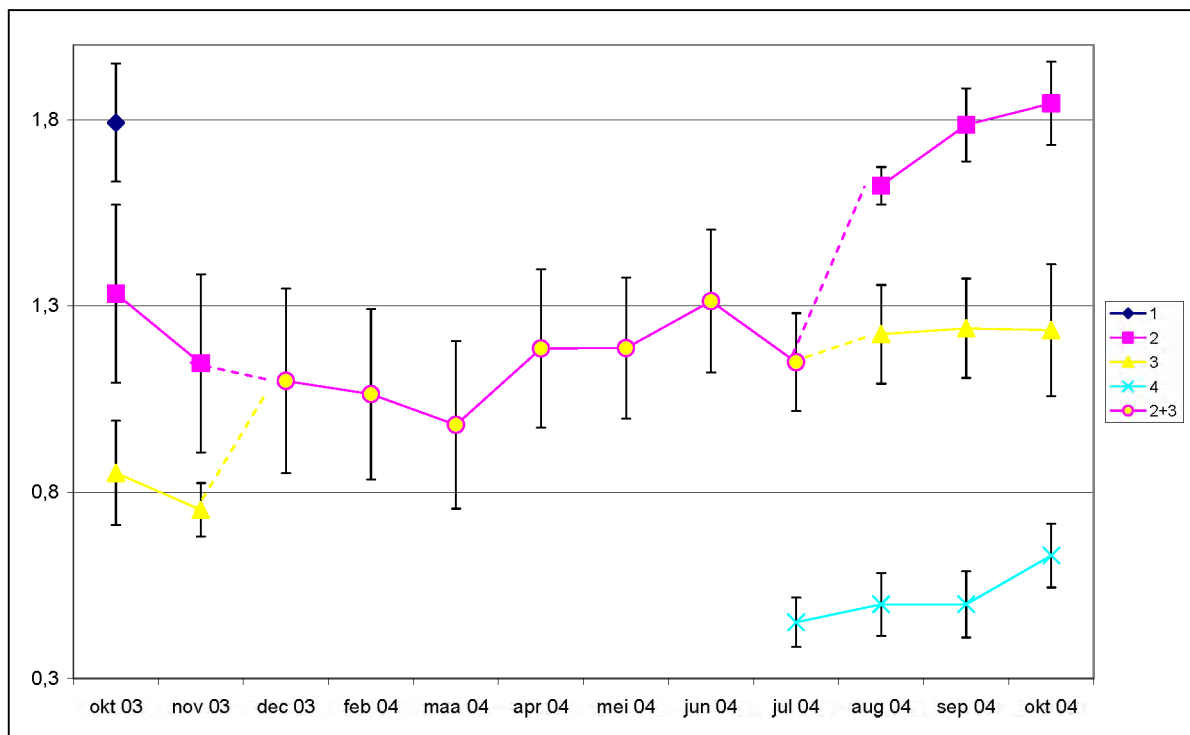
LEVENSCYCLUS EN DEMOGRAFIE

Algemeen voldoen de resultaten van de cohortanalyse min of meer aan wat geweten is over de levenscyclus van *Scolecopsis squamata*: levensduur van ongeveer 2 jaar met rekrutering in zomer en herfst, gevolgd door meer dan een jaar van groei, en mortaliteit kort na reproductie.

Vier verschillende cohortes werden aangetroffen. Cohorte 1, de oudste cohorte, werd enkel aangetroffen in oktober 2003. Hierna stierven de dieren van deze cohorte en verdween ze uit de data. Deze cohorte werd geboren in het najaar van 2001 en gaf aanleiding tot de reproductie van nazomer 2003, waaruit cohorte 3 is voortgekomen. Cohorte 2 en cohorte 3 werden in alle onderzochte maanden aangetroffen maar zijn helaas gedurende zeven van de twaalf maanden niet van elkaar te scheiden. Het erratische op- en neergaand verloop van de gemiddelde breedte van de versmolten "cohorte 2+3" houdt verband met veranderingen in het aandeel van beide cohortes in de ene versmolten cohorte (voor de versmelting - november 2003: 1174 individuen van cohorte 2 versus 151 individuen van cohorte 3; na de versmelting - slechts 7 individuen van cohorte 2 versus 433 individuen van cohorte 3). Zo kan de neerwaartse trend van december 2003 tot maart 2004 waarschijnlijk het gevolg zijn van een afname in aantal (en aandeel) van de grotere individuen van cohorte 2, gevolgd door een opwaartse trend ten gevolge van de groei van de individuen van cohorte 3. In juli 2004 volgt dan een tweede daling, wanneer zowat de volledige rest van cohorte 2 sterft. Het laatste punt (juli 2004) van de versmolten cohortes 2 en 3 ligt dan ook mooi in de trend van de in de daarop volgende maanden licht groeiende cohorte 3.

Opmerkelijk en vreemd is de afname in gemiddelde breedte van oktober 2003 naar november 2003 voor beide cohortes. Dit zou een selectieve sterfte van grote individuen in beide cohortes suggereren, wat enigszins vreemd (maar niet onmogelijk) lijkt. Deze breedteafname is echter verre van significant (ruime overlap van standaarddeviaties).

Cohorte 3 bestaat, zoals gezegd, uit nakomelingen van cohorte 1. Cohorte 2 bestaat uit dieren die geboren werden in het najaar van 2002, in 2004 reproduceren en sterven eind 2004. De nakomelingen van deze reproductie zijn waar te nemen als cohorte 4, die vanaf juli 2004 tot aan het eind van de staalnamereeks werd aangetroffen.

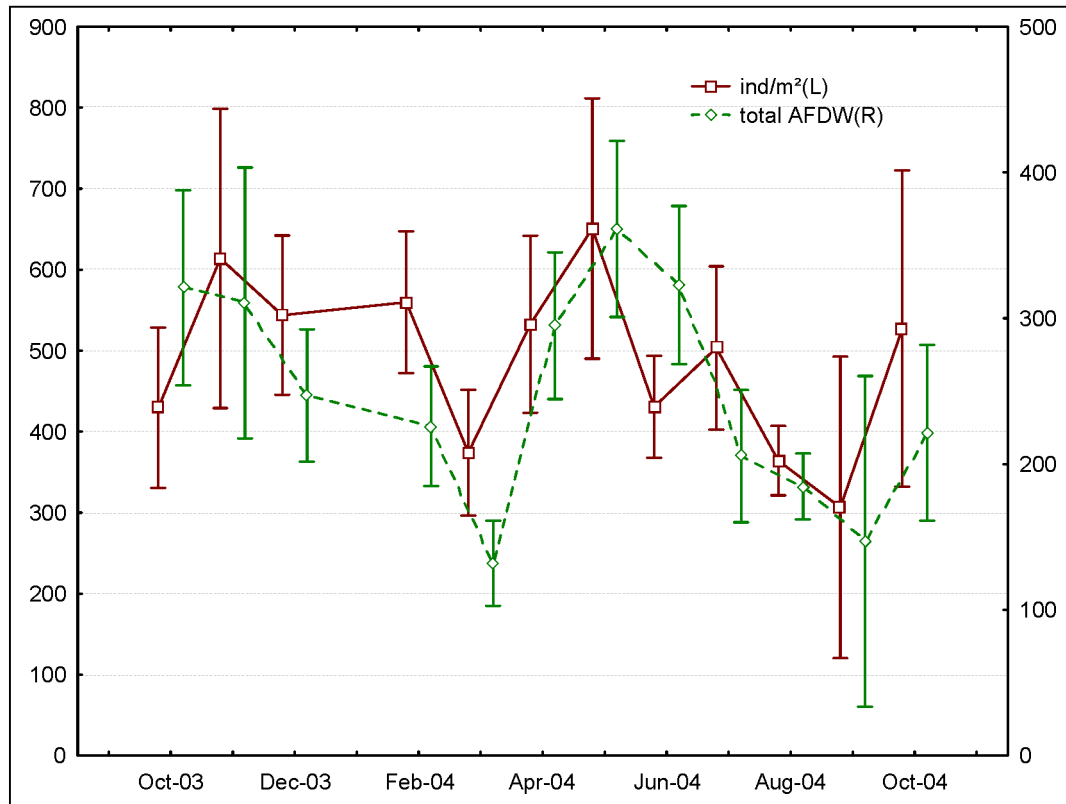


Figuur 4.4 Schematisch resultaat van de cohortanalyse; breedte van het derde lichaamssegment (Y) in functie van de tijd (X)

Voor de cijfers van de cohortanalyse, zie Appendix.

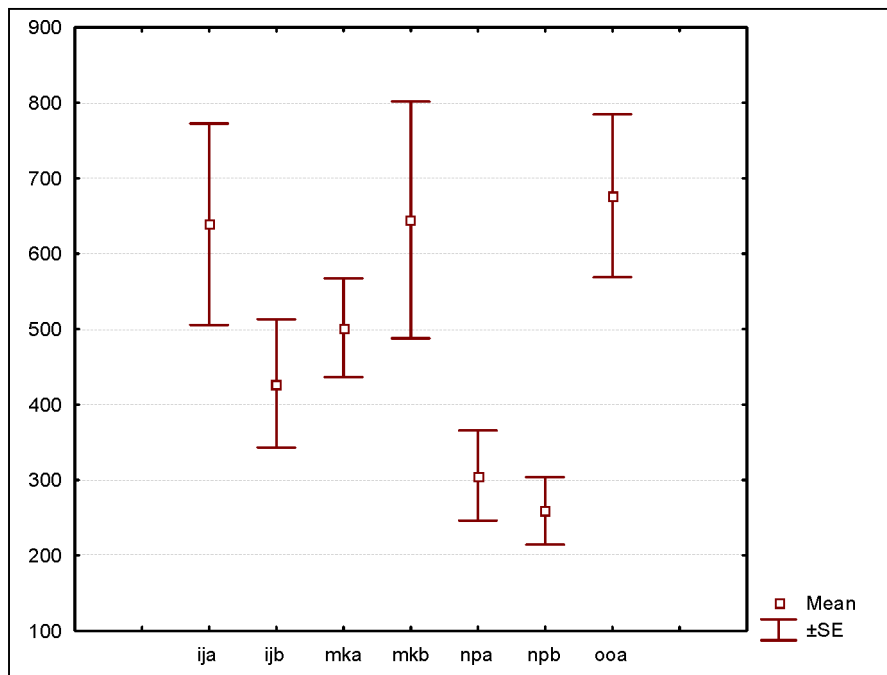
DENSITEIT EN BIOMASSA

De modale (of top)densiteiten en corresponderende AFDW van *Scolecopsis squamata* (zonder de maand september) per transect vertonen geen significante schommelingen over de tijd die (Friedman Chi Sqr. (N = 7, df = 11) = 11,29194 p = 0,42) (Fig. 4.5).



Figuur 4.5 Gemiddelde densiteit ($\log(1+(\text{ind}/\text{m}^2))$) in functie van de tijd; foutenvlagen zijn standaardfouten

Er zijn wel significante verschillen in densiteiten waarneembaar tussen de verschillende transecten over de tijd heen (Friedman ANOVA Chi Sqr. (N = 12, df = 6) = 15,12 p < 0,019); de densiteiten op het strand van Nieuwpoort-Bad liggen lager dan deze van de overige stranden (Fig. 4.6). Binnen de stranden Middelkerke-Bad en de IJzermonding is er aanzienlijke variatie tussen de transecten. Een grotere gemiddelde densiteit gaat hier gepaard met grotere schommelingen over de tijd (zie grotere foutenvlaggen).



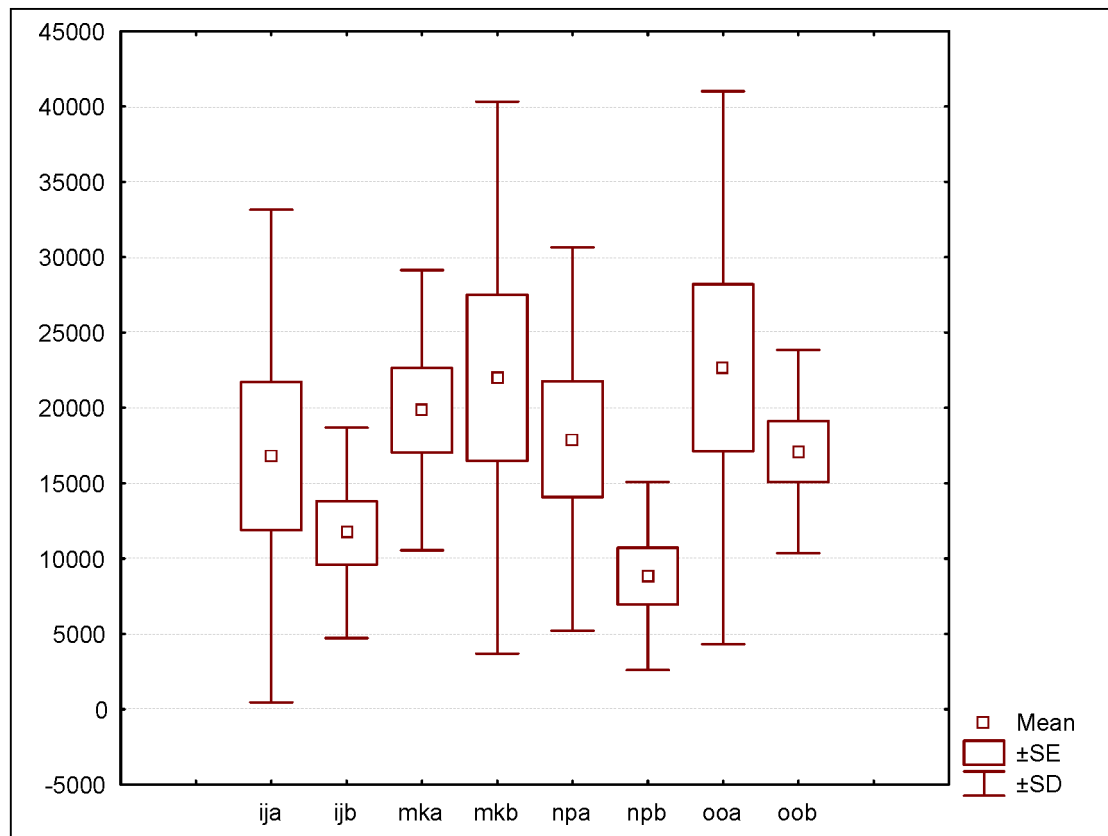
Figuur 4.6 Gemiddelde densiteit per transect, uitgemiddelde over de tijd

Een andere manier om densiteiten uit te drukken is de IST-waarde, die het aantal individuen per lopende meter weergeeft binnen de zone van voorkomen van een soort (Defeo & Rueda, 2002).

$IST_r = (w_r / n_r) * \sum q_i$	[ind / m] "individuals per running meter or strip transect" $q_i =$ ind/m² van alle n stalen voor transect r vermenigvuldigd met breedte van soortdistributie (w) op het strand
----------------------------------	---

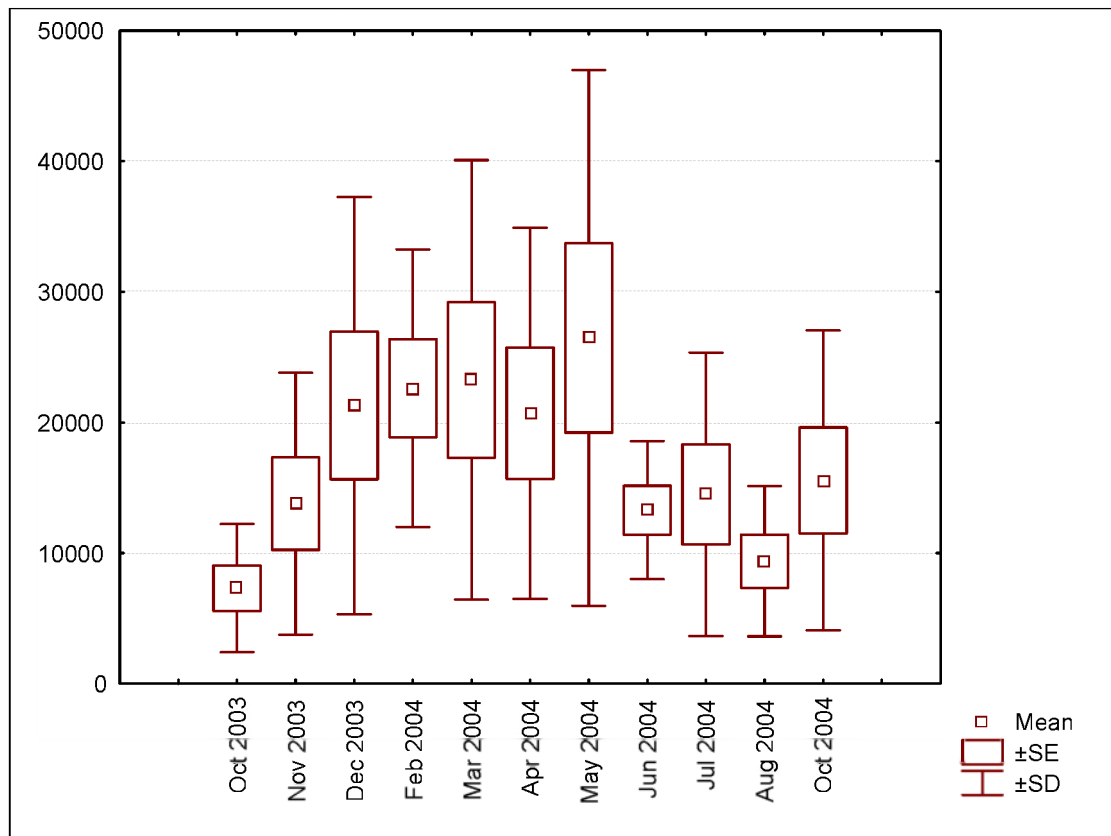
Voor de berekening van de IST-waarden werden stalen met slechts 1 individu niet meegerekend.

Er werden geen significante verschillen gevonden tussen de IST-waarden van de verschillende transecten (Friedman Chi Sqr. (N = 11, df = 7) = 9,82 p = 0,20) (Fig. 4.7), wat enigszins vreemd kan genoemd worden. IST-waarden worden vaak geprefereerd boven densiteitsdata wanneer stranden hoog dynamisch en/of verstoord zijn en deze verstoring tot sterke schommelingen in densiteiten langsheen een transect kan leiden. Samenvattend, kan hier gesteld worden dat de transecten niet echt verschillen in densiteiten per lopende meter transect maar wel in de piekdensiteiten langsheen elk transect en dit laatste blijft zelfs over de tijd heen gelden.



Figuur 4.7 Gemiddelde IST-waarde per transect, uitgemiddeld over de tijd

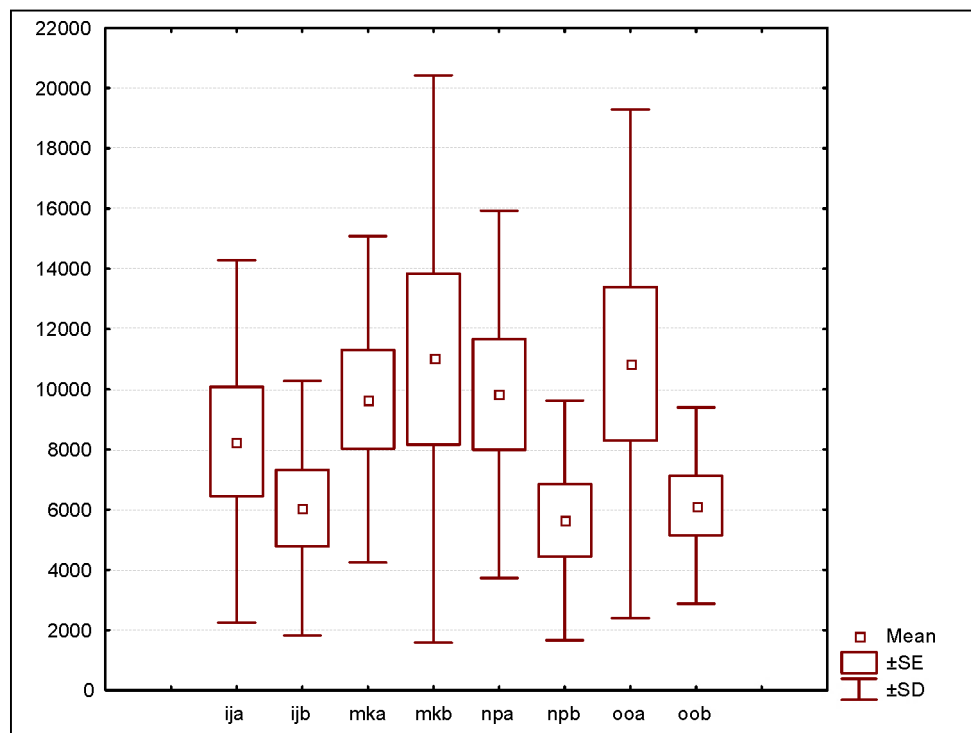
Temporeel werden wel significante verschillen gevonden (Friedman Chi Sqr. ($N = 8$, $df = 10$) = 22,6 $p = ,013$). Lagere IST-gemiddelden lijken samen te vallen met de periode van recrutering. Tijdens deze periode lijkt de mortaliteit van de reproductieve cohort niet direct gecompenseerd te worden door het settelen van hun nakomelingen (Fig. 4.8). In tegenstelling tot de ruimtelijke variatie, zijn hier dus significante verschillen in IST, terwijl die niet waarneembaar waren voor de densiteiten. De totale "standing stock" langsheen de transecten varieert dus over de tijd, terwijl de piekdensiteit dat blijkbaar niet doet.



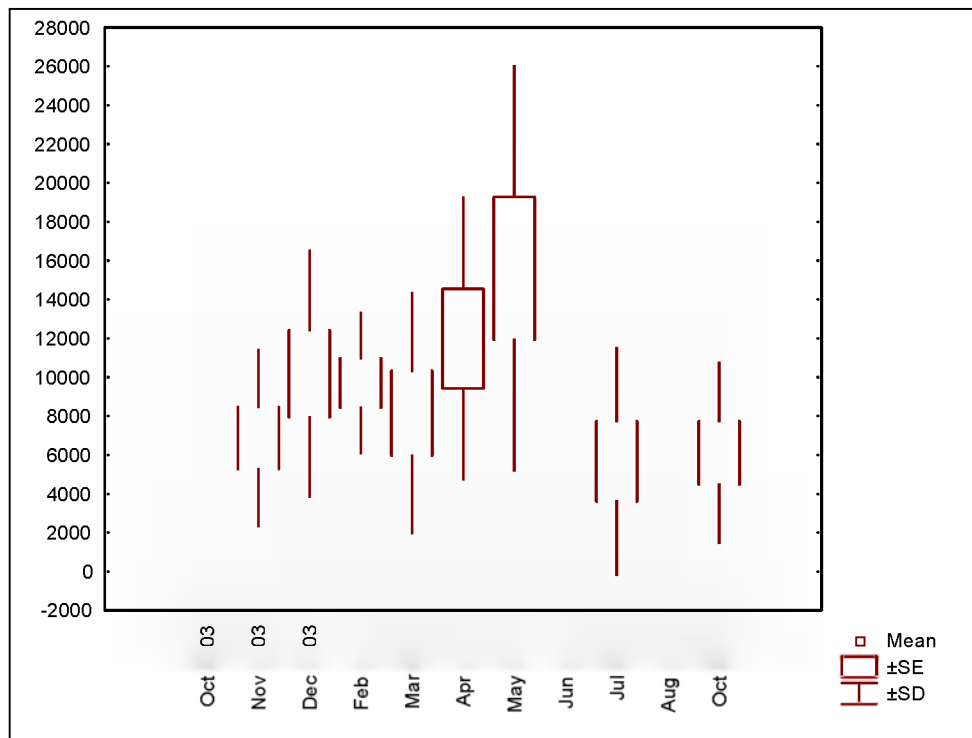
Figuur 4.8

Gemiddelde IST-waarden - tijdsverloop

Een zelfde soort waarde kan ook berekend worden voor biomassagegevens; we noemen deze hier BMST (biomass per strip transect). De vastgestelde patronen zijn vrijwel analoog met deze van de IST: geen significante ruimtelijke verschillen maar wel temporele (resp. Friedman Chi Sqr. (N = 10, df = 7) = 4,6 p = 0,71 en Friedman Chi Sqr. (N = 8, df = 10) = 26,98 p = 0,0026) (resp Fig. 4.9 en 4.10).



Figuur 4.9 Gemiddelde BMST-waarde per transect, uitgemiddeld over de tijd



Figuur 4.10 Gemiddelde BMST-waarden - tijdsverloop

De periode met de hoogste BMST-waarden valt min of meer samen met de reproductieperiode. Dit verband valt echter niet scherp af te lijnen door de grote variatie binnen de BMST-waarden van de meeste staalnamemaanden.

GROEI

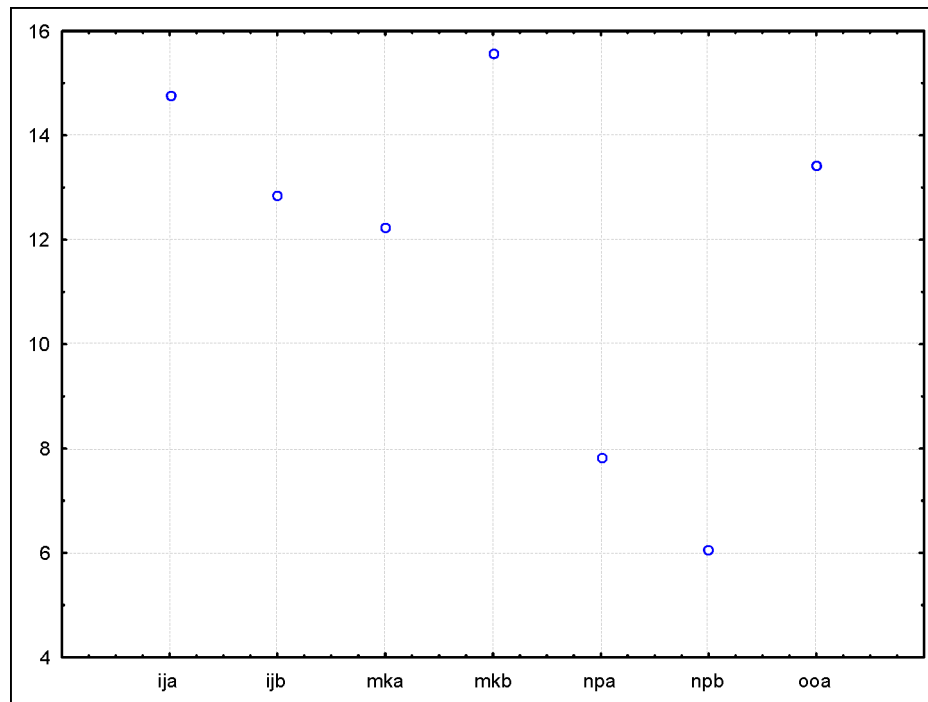
Omdat het opsplitsen van de breedtefrequentieverdelingen in cohorten niet volledig kon gebeuren, was het ook niet mogelijk een groeifunctie op te stellen. Wel kan uit de cohortanalyse afgeleid worden dat de breedte van het derde segment met 6 tienden van een millimeter per jaar toeneemt, wat zou overeenstemmen met een voorspelde lengtetoeename van 1,86 cm en een toename in AFDW van 4,39 mg. *Scolelepis squamata* wordt echter veelal merklijk groter dan wat de hier voorspelde jaarlijkse lengtetoeename (met inachtnaam van de geschatte levensduur) laat vermoeden, wat wijst op de matige betrouwbaarheid van de gemaakte berekening.

PRODUCTIE

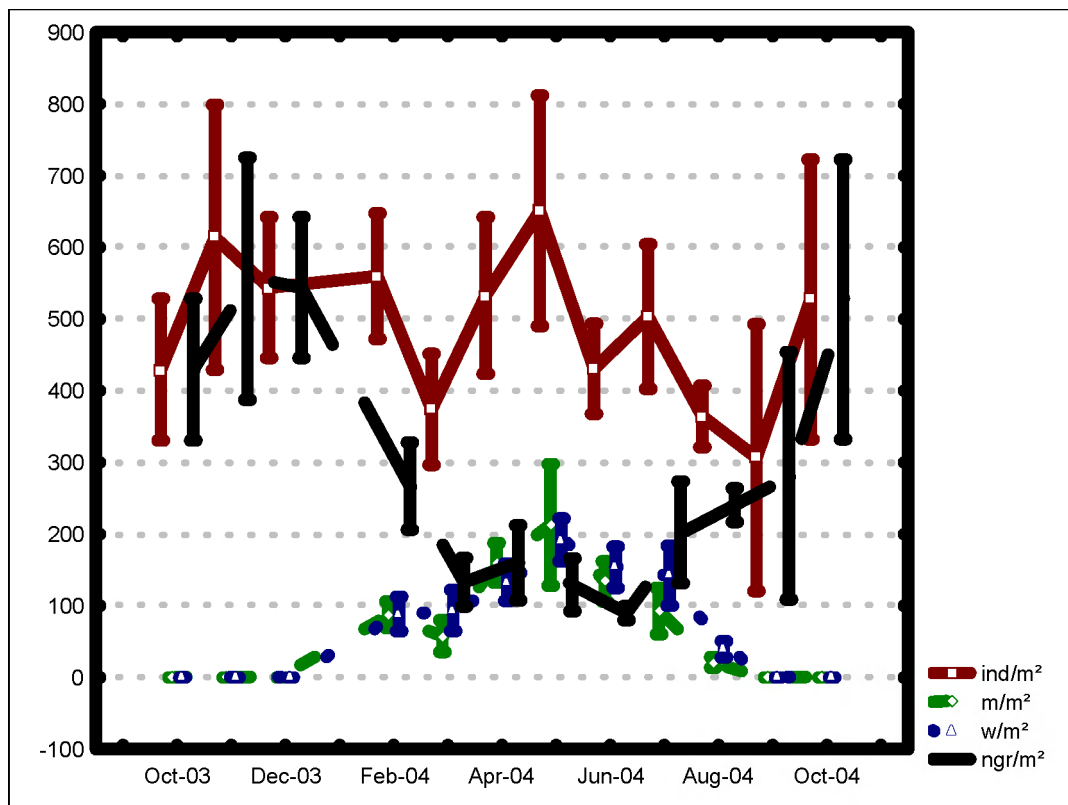
Aangezien cohorte 2 en 3 voor een groot deel van de staalnamemaanden niet onderscheiden kunnen worden, kunnen geen cohorte-gebaseerde methodes ter berekening van productie gebruikt worden. Er werd gebruik gemaakt van de *size frequency method* (Hynes & Coleman, 1968; Hamilton, 1969; Benke, 1979), analoog met de *growth increment*-methode voor populaties met rekrutering en zonder scheidbare leeftijdsklassen (Crisp, 1984). Als $A_{\max}$ werd 27 maanden afgeleid uit de beschikbare gegevens (literatuur en cohortanalyse). Dit leverde een P/B-ratio op van 12,4. Deze waarde is relatief hoog in vergelijking met wat gekend is van andere polychaeten (bv. *Streblospio benedicti*: 4,46 (García-Arberas & Rallo, 2004); *Nereis diversicolor*: 2,5 (Heip & Herman, 1979), 4,4-7,9 (Abrantes *et al.*, 1999)) en duidt voornamelijk op de hoge productiviteit van deze soort. Daaruit volgt meteen ook de functionele waarde van *Scolelepis squamata* en enige ontkrachting van de courante opvatting dat zandstranden van ondergeschikte ecologische waarde zouden zijn. Vergelijking met P/B-ratios van andere populaties van dezelfde soort is niet mogelijk aangezien dergelijke gegevens niet beschikbaar zijn.

P/B-ratios per transect leveren analoge verhouding zoals de gemiddelde densiteiten (Fig. 4.11); in dit geval lijken strandzones met lagere densiteiten (en derhalve lagere biomassa) aan *Scolelepis squamata* ook minder productief. De lagere ratio's voor de NP-transecten (NPA = 7,8; NPB = 6,1)

vallen op maar deze waarden liggen nog steeds relatief hoog in vergelijking met andere soorten polychaeten.



Figuur 4.11 P/B-ratio per transect



Figuur 4.12 Densiteitsverloop over de tijd van de totale populatie (ind/m²), graviede mannetjes (m/m²), graviede wijfjes (w/m²) en niet graviede dieren (ngr/m²)

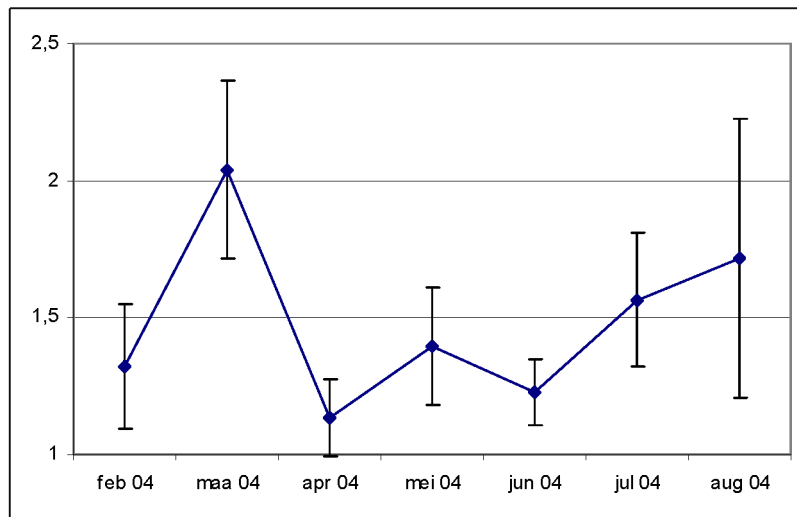
Er treedt geen continue reproductie op: graviede adulten werden enkel aangetroffen van februari 2004 tot en met augustus 2004. Hun densiteiten houden dan ook significant verband met de tijd (Friedman ANOVA Chi Sqr. (N = 7, df = 11) = 66,33 p < 0,01; Kendall coefficient of concordance = 0,86 Aver. rank r = 0,84) en de densiteiten van mannetjes en wijfjes zijn onderling gecorreleerd (Spearman Rank Order Correlation: r = 0,81; p < 0,01). Het niet-graviede deel wordt in deze maanden tot en met juni 2004 voornamelijk uitgemaakt door pre-graviede dieren die zich zullen voortplanten in 2005. Rekrutering en settlement van juvenielen is waar te nemen vanaf juli 2004 en dit vertaalt zich in een significante toename in het aandeel van niet-graviede dieren. De pas gesetelde individuen groeien vervolgens terwijl een influx van de allerkleinste individuen (0,3 mm breedte segment 3) waarneembaar blijft tot en met september 2004. Deze resultaten stemmen op het eerste zicht vrij goed overeen met bevindingen uit eerder onderzoek (Hannerz, 1956; Joyner, 1962; Mooij, 1982). Volgens Hannerz (1956) vindt de voortplanting echter plaats in de late lente en vroege zomer. Hier werden reeds in februari graviede en gezwollen dieren teruggevonden, wat doet vermoeden dat de voortplanting al in de vroege lente kan plaatsvinden. Mogelijk is deze vroegere reproductieperiode gekoppeld aan een hogere gemiddelde temperatuur in België ten opzichte van deze in Zweden. *Scolecopsis squamata* komt wijd verbreid voor in de wereld en verschillen in levenscyclus tussen gebieden met verschillend klimaat werden al eerder vastgesteld. Richards (1970) vond in Barbados een lange periode van kuitschieten met vier maxima, gesitueerd tussen februari en midden april. De piek aan graviede individuen wordt hier evenwel tussen maart en juli bereikt; in mei is zowel de densiteit als het procentueel aandeel graviede dieren het grootst van alle bemonsterde maanden. Er kan dus gesteld worden dat in de late lente en vroege zomer de voortplanting zijn maximum kent. Tussen mei en juli neemt het aantal graviede mannetjes sterker af dan het aantal graviede wijfjes. In juli werden echter toch nog 21% aan graviede mannetjes aangetroffen. In diezelfde maand waren 27% van de individuen graviede wijfjes. In september zijn geen graviede individuen meer terug te vinden, wat betekent dat de reproductieperiode afliep tussen de staalname van augustus en die van september. In transect B van Oostende, waar een strandsuppletie heeft plaatsgevonden, werden vanaf juli geen noemenswaardige aantallen graviede of grote niet-graviede individuen teruggevonden. Grote individuen in het algemeen lijken de begraving dus niet te overleven (cf. Dankers *et al.*, 1983). Hierbij dient wel opgemerkt dat slechts één gesuppleerd transect werd bemonsterd en de trends die hier

werden vastgesteld moeilijk kunnen worden bevestigd, bij gebrek aan een replicaat per tijdstip. Samenvattend lijkt de reproductieperiode aan te vangen aan het einde van de winter, naar een maximum toe te klimmen naar het einde van het voorjaar toe en op te houden rond augustus. Onderstaande tabel geeft een schematisch verloop van levensloop van de aangetroffen cohortes. Hierbij kan interannuele variatie echter toelaten dat recrutering en/of mortaliteit van een welbepaalde cohorte enigszins verschuift over de jaren heen. Het is echter erg onwaarschijnlijk dat deze verschuiving groter zou zijn dan 1 maand.

Tabel 4.1 Hypothetisch voorkomen van verschillende cohorten in de intertidale zone van het BCP.

jaar	maand	Cohorte 1	Cohorte 2	Cohorte 3	Cohorte 4
2002	mei	X			
	juni	X			
	juli	X	X		
	augustus	X	X		
	september	X	X		
	oktober	X	X		
	november	X	X		
	december	X	X		
2003	januari	X	X		
	februari	X	X		
	maart	X	X		
	april	X	X		
	mei	X	X		
	juni	X	X		
	juli	X	X	X	
	augustus	X	X	X	
	september	X	X	X	
	oktober	X	X	X	
	november		X	X	
	december		X	X	
2004	januari		X	X	
	februari		X	X	
	maart		X	X	
	april		X	X	
	mei		X	X	
	juni		X	X	
	juli		X	X	X
	augustus		X	X	X
	september		X	X	X
	oktober		X	X	X
	november			X	X
	december			X	X

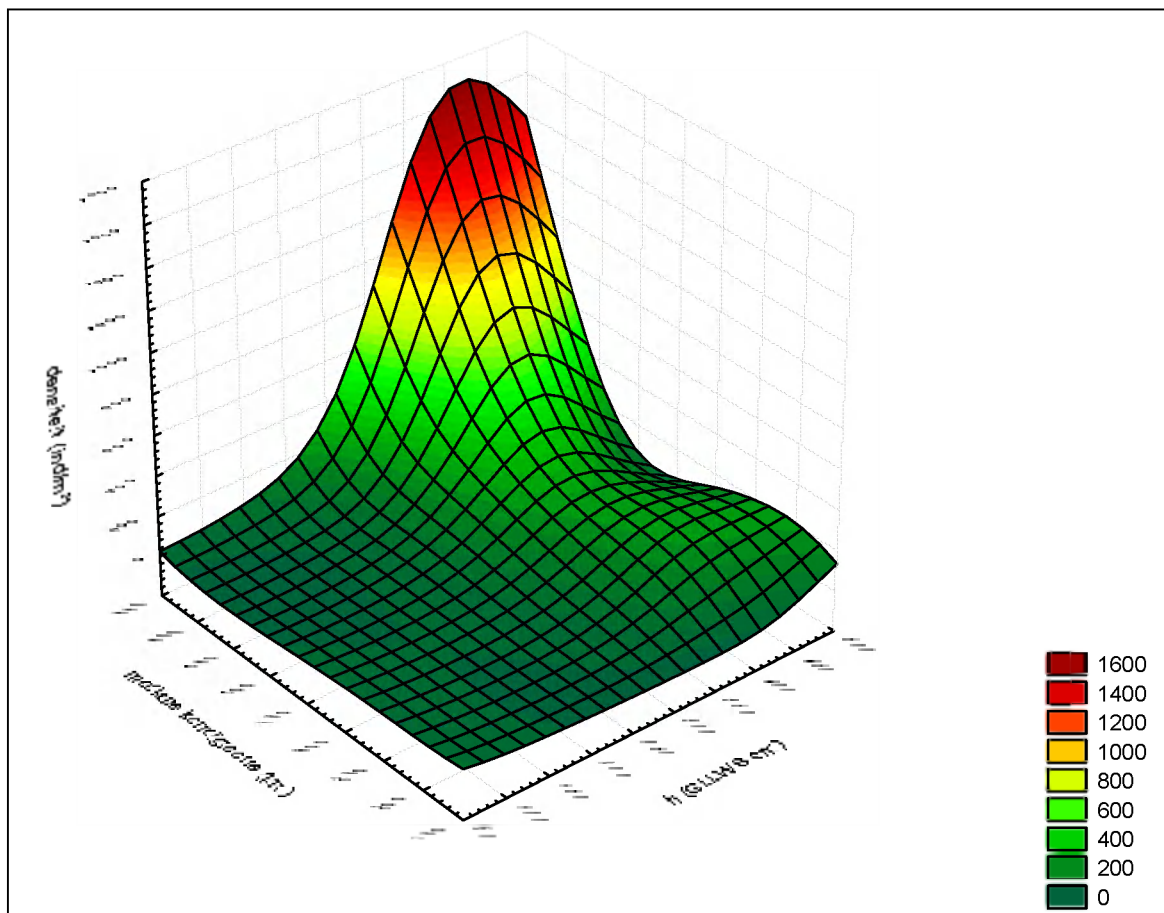
Enkel bij graviede dieren kon het onderscheid gemaakt worden tussen mannetjes en vrouwtjes. Zoals gezegd werden deze enkel van februari tot en met augustus gevonden. Per maand werden geen significante verschillen tussen de densiteiten aan mannetjes en vrouwtjes gevonden, echter wel voor de volledige dataset (Wilcoxon Matched Pairs test: $p = 0,03$). Een gemiddelde sex-ratio van $1,41 (\pm 0,08 \text{ SE}; \pm 1,19 \text{ SD})$ werd berekend; met een overwicht aan vrouwtjes (maximaal tot soms zeven keer meer wijfjes dan mannetjes). In verhouding tot de variatie binnen de maanden, valt er weinig temporele variatie in deze ratio waar te nemen, met een minimum van $1,13 (\pm 0,92 \text{ SE}; \pm 0,14 \text{ SD})$ in april tot $2,04 (\pm 0,32 \text{ SE}; \pm 1,56 \text{ SD})$ in maart.



Figuur 4.13 Verloop van de sex-ratio (aantal graviede wijfjes / aantal graviede mannetjes) in de tijd. Foutenvlaggen zijn standaardfouten.

ZONATIE

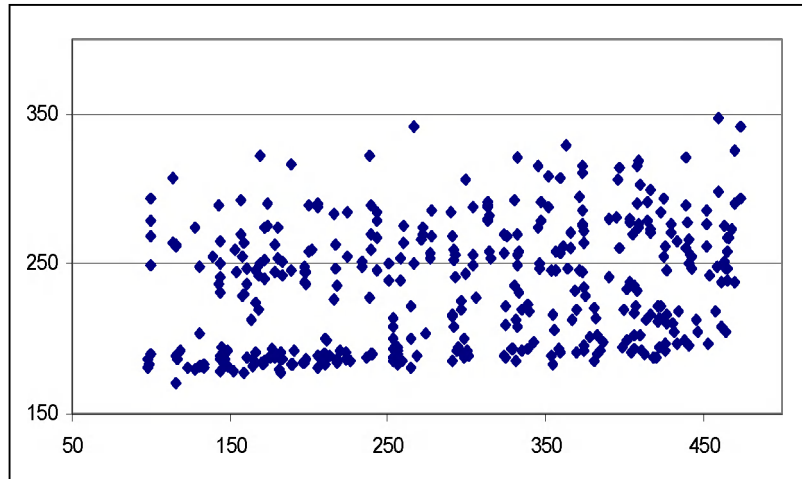
Zonatie is een resultaat van sturende habitatkarakteristieken en de respons van de soort hierop. De meest evidente sturende variabelen voor de zonatie van zandstrandinfauna zijn de hoogte en de mediane korrelgrootte.



Figuur 4.14 3D-oppervlakteplot van de densiteit (ind/m²) in functie van hoogte (h) en mediane korrelgrootte; ind/m²-oppervlak berekend met "distance weighted least squares"-methode

Uiteraard geeft de verzamelde data slechts een deel van de mogelijk gerealiseerde niche van *Scolelepis squamata* met betrekking tot hoogte en mediane korrelgrootte weer. De vastgestelde verbanden tussen densiteit en beide omgevingsvariabelen hangen namelijk af van het aanwezige aanbod aan hoogtes en mediane korrelgroottes. Voor deze eerste (hoogte) is dit zonder veel gevolg en eerder triviaal, daar de voorkeurhoogte van *S. squamata* in het continuüm van laag- tot hoogwater uiteraard aanwezig is. De op deze hoogte en op het gehele intertidale strand aanwezige korrelgrootte en diens verband met de densiteit aan *Scolelepis* is echter sterker variabel aangezien de mediane korrel als een discrete variabele over de transecten heen varieert.

De relatie tussen de bezette hoogtes en hun corresponderende mediane korrelgrootte is weergegeven in Figuur 4.15.

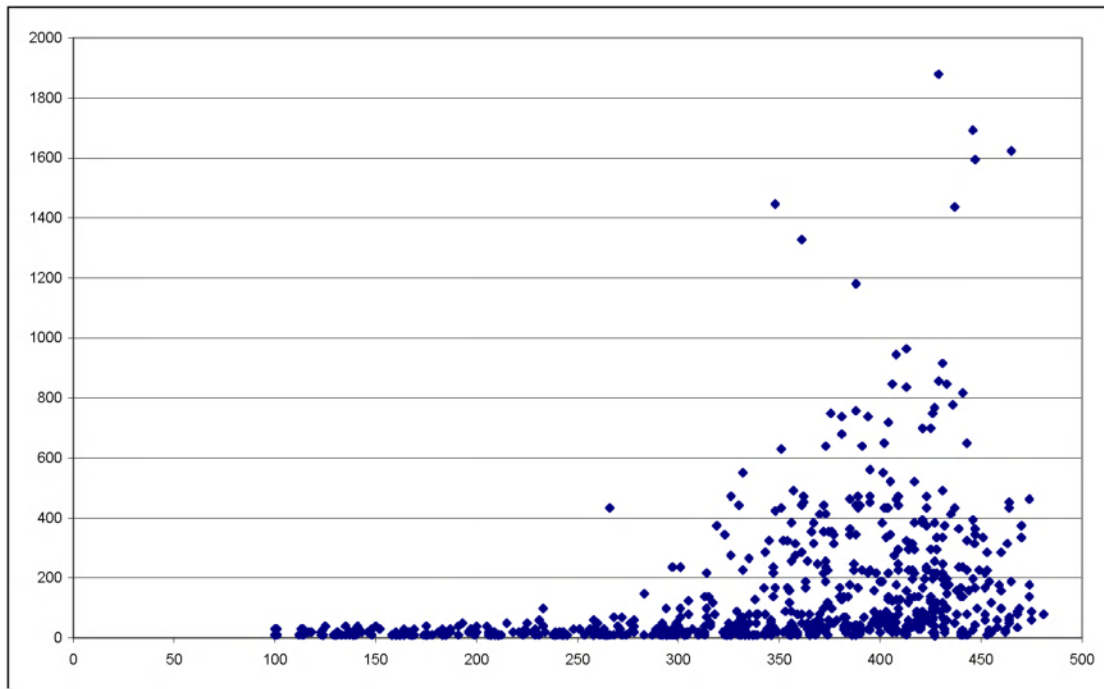


Figuur 4.15 Mediane korrelgrootte (Y) in functie van de hoogte (X) van alle bemonsterde stations, zonder data van OOB van na juli 2004.

De aangetroffen sedimenten vertonen een significante correlatie tussen hun mediane korrelgrootte en hoogteligging -grover sediment op grotere hoogte- maar de verklarende kracht van de correlatie is zwak (Spearman Rank Order Correlation: $n = 411$; $R = 0,27$; $p < 0,01$); de korrelgroottes aangetroffen op een welbepaalde hoogte vertonen een grote variatie (ongeveer 150 μm verschil tussen de fijnste en grofste sedimenten die op een welbepaalde hoogte voorkomen).

Hoogte

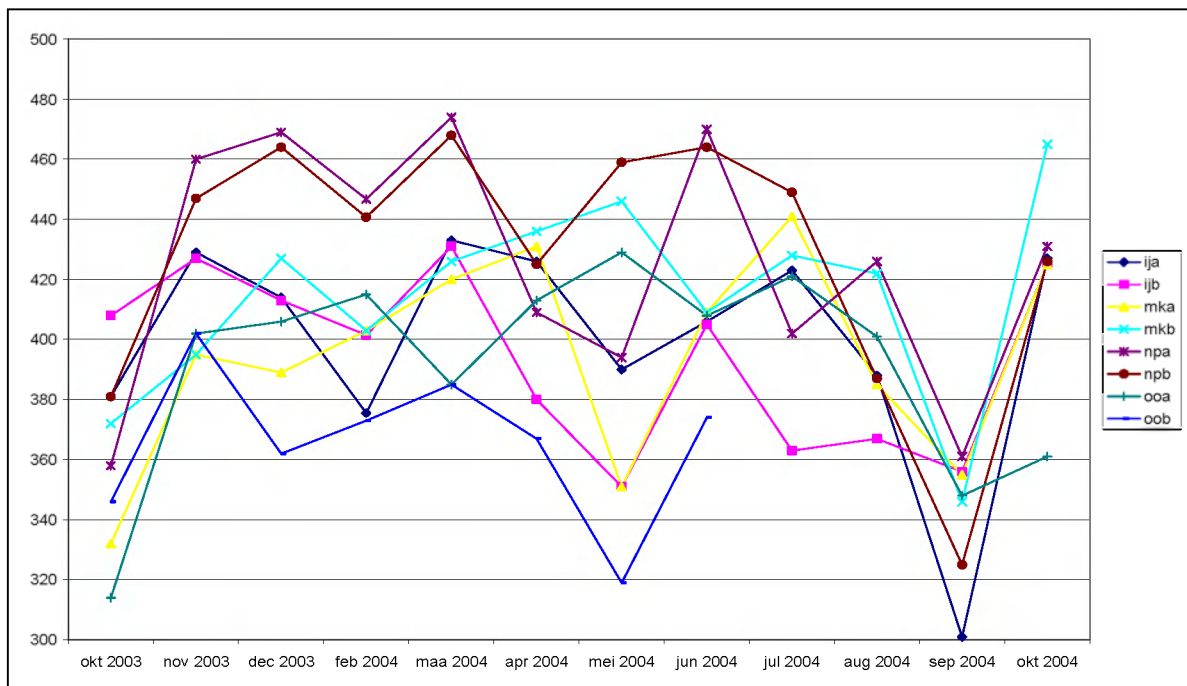
Hoge densiteiten aan *Scolelepis squamata* worden enkel op het hoger deel van het intergetijdengebied; densiteiten boven 200 ind/m² werden op de onderzochte stranden vrijwel steeds boven een hoogte van 3m boven het GLLWS-peil aangetroffen (Fig. 4.16).



Figuur 4.16. Densiteit (ind/m²) in functie van de hoogte (cm boven GLLWS)

Hoogte van de modale densiteit

Om vergelijkingen in tijd en ruimte mogelijk te maken tussen de hoogteligging van de door *Scolecopsis squamata* bezette zone, werden de hoogtes van de modale (of top)densiteit langsheen elk transect (en tijdens elke staalnamecampagne) gebruikt. Om de op het eerste zicht chaotische variatie (Fig. 4.17) te interpreteren, wordt gezocht naar ruimtelijke en temporele patronen.



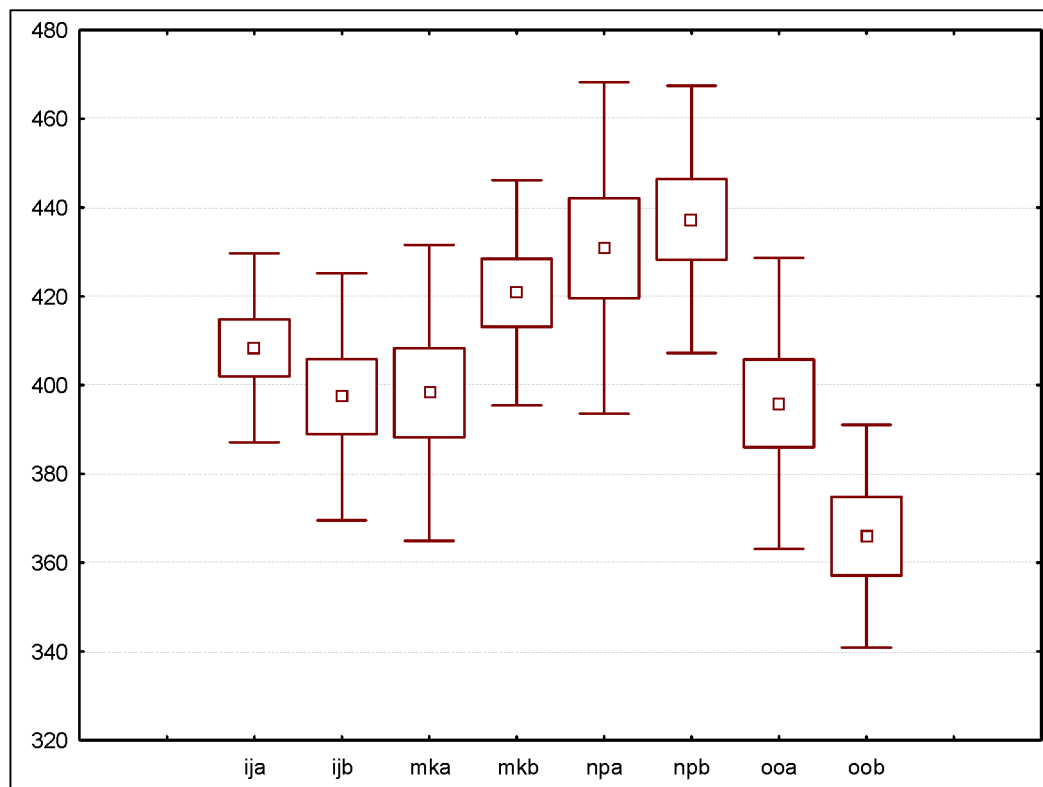
Figuur 4.17 Hoogte van de modale densiteit per transect over de tijd

Ruimtelijk

Er zijn significante verschillen tussen de verschillende transecten en de hoogte van de modale densiteit aan *Scolecipis squamata* op elk van hen (Friedman Chi Sqr. ($N = 8$, $df = 7$) = 27,30526 $p < .01$). Paarsgewijs vergelijken van alle transecten geeft significant hogere hoogte voor NPA, NPB en MKB (28 Wilcoxon Matched Pairs tests met voorgaande beschrijving o.b.v. $p > 0,05$ significantie tests) dan voor alle andere transecten. OOB ligt significant lager dan alle andere transecten (met nuancering dat hier enkel de staalnames tot en met juni (= voor de noodsuppletie) beschouwd werden). De overige transecten (IJA, IJB, MKA en OOA) vertonen onderling geen significante verschillen. De hiermee gevormde groepen van transecten stemmen niet meteen overeen met deze die eerder gevormd werden op basis van densiteitsverschillen.

De laaggelegen modi van de densiteiten op OOB suggereren dat het hier aangetroffen ietwat afwijkend zonatiepatroon mogelijk samenhangt met de aanwezigheid een veel meer reflectief morfodynamisch strandtype. De noodsuppletie heeft dit met de vergroving van het sediment en wijziging van profiel en morfodynamische strandtype (BI OOB juni 2004 = 0,80 => BI OOB oktober 2004 = 0,73) enkel versterkt.

Tenslotte, kan afgeleid worden dat op de onderzochte stranden, met exclusie van OOB, de hoogste densiteit aan *Scolecipis squamata* zich veelal bevindt vanaf net onder 4 m tot 4,4 m boven het GLLWS-niveau. Het valt moeilijk in te schatten in hoeverre dit representatief is voor de hele Belgische *Scolecipis*-populatie maar vermoedelijk komen deze waarden goed in de buurt van het Belgisch gemiddelde.



Figuur 4.18 Gemiddelde hoogteligging van de modale densiteit per transect in cm; box = standaardfout; whisker = standaarddeviatie

Temporeel

Wanneer oktober 2003 en september 2004 buiten beschouwing gelaten worden, worden tussen de maanden geen significante verschillen gevonden in hoogte van de modale densiteit (Friedman Chi Sqr. ($N = 7$, $df = 9$) = 11,23178 $p = 0,26$). Exclusie van de data van september 2004 werd reeds eerder geargumenteerde. Zonder deze maand geeft het inbegrip van de maand oktober 2003 wel significante verschillen in de analyse ($p = 0,01$). De staalname van oktober 2003, hoewel duidelijk ruimer dan die van september 2004, bemonsterde een ietwat beperktere zone van het intertidaal gebied (cf. figuur 4.1), hetgeen uiteraard voornamelijk bij deze parameter tot uiting komt. Algemeen kan gesteld worden dat, mits adequate en volledige bemonstering van de populatie, geen temporele verschillen in hoogte van de topdensiteiten worden aangetroffen. Eventuele zeewaartse

verplaatsingen in het najaar, zoals vermeld van een aantal strandmacrofaunasoorten die lager op het strand de winter doorbrengen (McLachlan & Jaramillo, 1995), werden dus niet waargenomen.

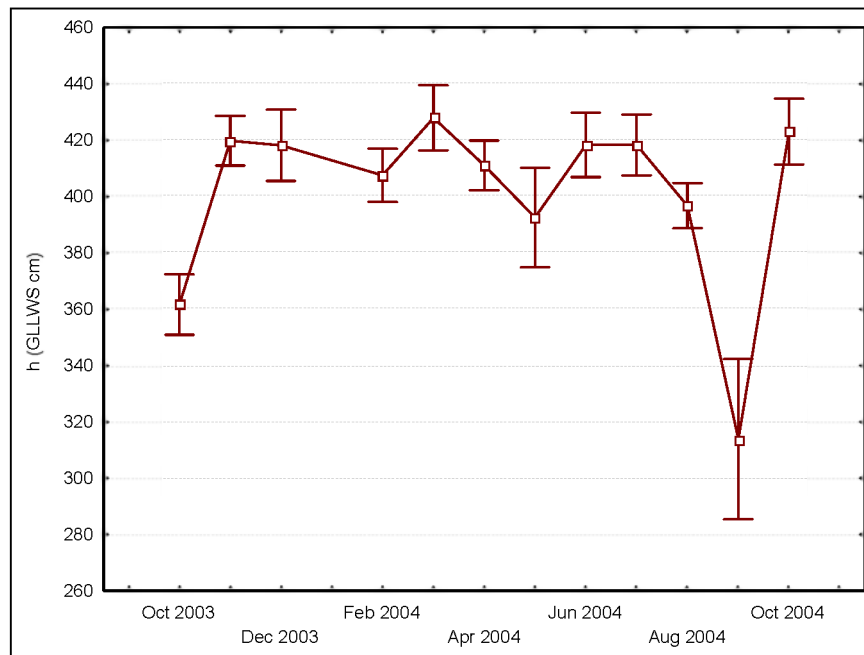
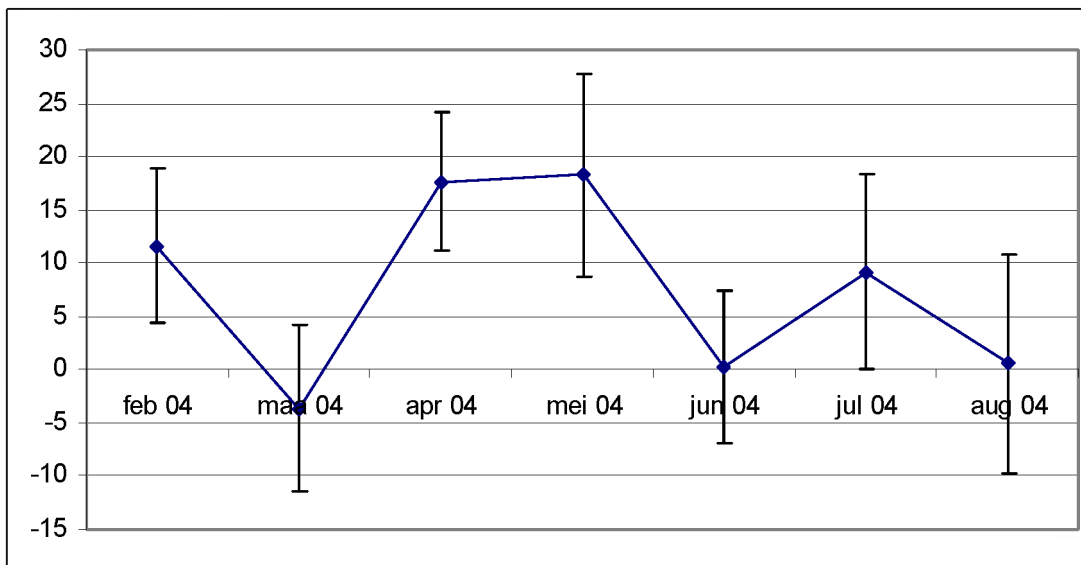


Fig. 4.19 Gemiddelde hoogteligging van de modale densiteit - tijdsverloop; box = standaardfout; whisker = standaarddeviatie

Diffentiële zonatie van de populatiestructuur volgens de hoogte

Van zandstrandmacrofauna worden soms verschillen in zonatie aangetoond tussen **jonge dieren en adulten** (McLachlan, 1983). Deze vergelijking wordt hier deels bemoeilijkt, daar de onderscheiden groep van niet-graviëde dieren slechts deels uit juvenielen bestaat. Aangezien juvenielen echter het leeuwendeel van de niet-graviëde dieren uitmaken, kan hun zonatie als benadering van de juveniele zonatie gebruikt worden. Graviëde adulten werden slechts van februari 2004 tot en met augustus 2004 aangetroffen dus werd de vergelijking enkel gemaakt voor deze maanden. Het betreft opnieuw een vergelijking van de modale densiteiten, i.c. de hoogte van de modale densiteit van adulten versus deze van niet-graviëde dieren.

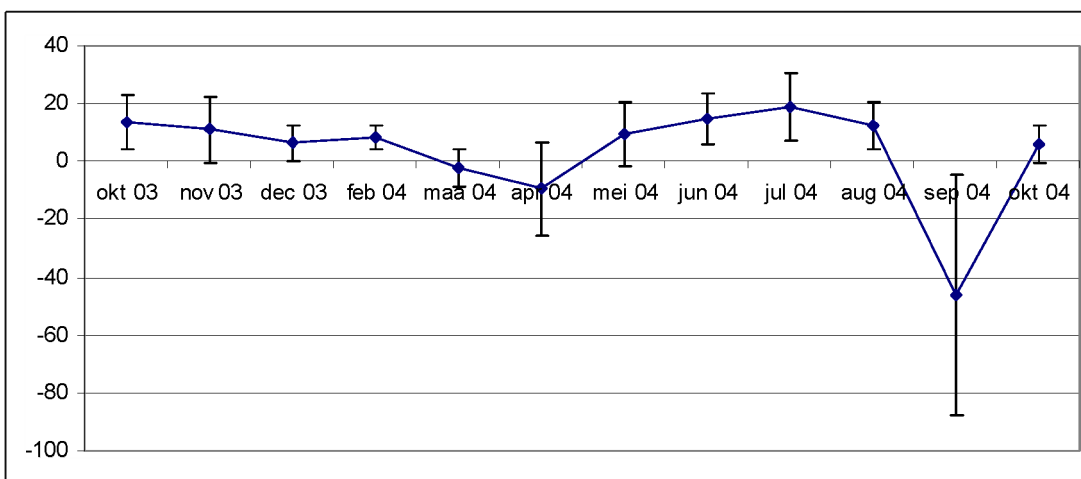
Er werden significante verschillen gevonden in de hoogte van de modale densiteit tussen niet-graviëde en graviëde (= mannetjes + wijfjes) dieren (Wilcoxon Matched Pairs Test: $p = 0,026$) (niet graviëde: $411,15 \pm 4,19$ SE cm; graviëde: $401,71 \pm 4,95$ SE cm). Wanneer het verschil uitgemiddeld wordt over de stalen heen en per maand (Fig. 4.20), wordt de significantie van het verschil iets minder duidelijk zichtbaar maar met deze manier van voorstelling wordt een deel van de informatie in verband met de datastructuur in de Wilcoxon-test verwaarloosd.



Figuur

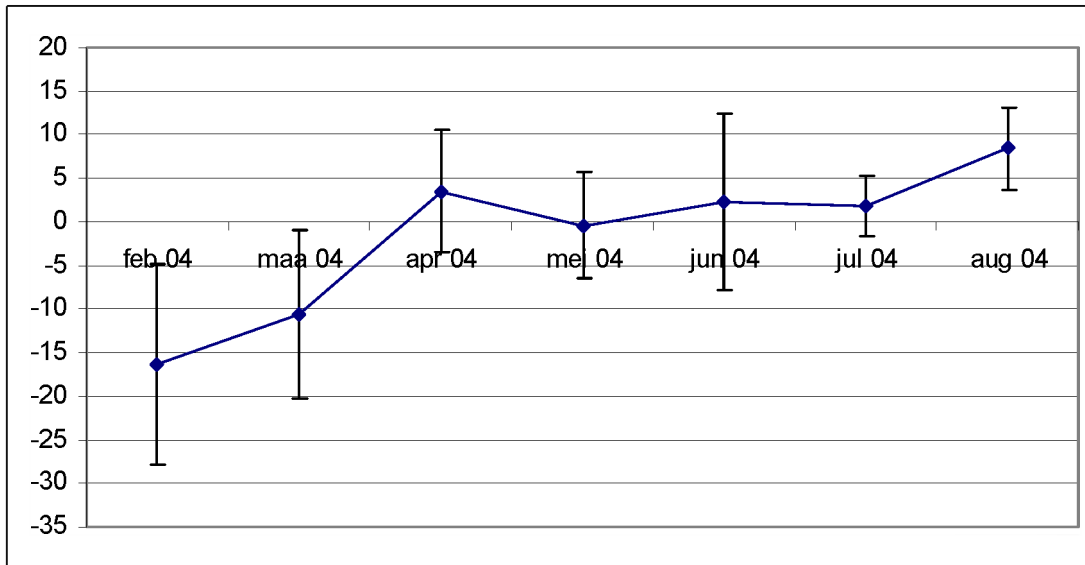
4.20 Verschil in zonatie van de modale densiteit (in cm) van niet-graviede en graviede dieren. Foutenvlaggen zijn standaardfouten.

Een andere methode om te trachten verschillen in zonatie tussen adulten en juvenielen weer te geven is de individuen artificiëel in twee grootteklassen indelen. Hiervoor kan een (min of meer subjectieve) scheidingsgrens gekozen worden op de breedte van het derde segment waar 95% van graviede dieren boven gesitueerd kan worden. 3663 individuen, waarvan 160 graviede dieren, hebben een derde segment met een breedte lager dan 0,911 mm. Wanneer men alle individuen toekent aan de "grote klasse" (breder dan 0,911 mm) en de "kleine klasse" (smaller dan 0,911 mm), en vervolgens de modale densiteiten van deze twee klassen vergelijkt, bekomt men eveneens significante verschillen (Wilcoxon Matched Pairs: $p = 0,003$). Gemiddeld varieert dit verschil amper in de tijd, hoewel de onvolledige data van september 2004 laten vermoeden dat grote dieren gemiddeld hoger zouden zitten dan kleine. Het omgekeerde is echter duidelijk voor de meeste andere maanden en dit wordt door de test bekrachtigd; kleine dieren bereiken hun maximumdensiteit hoger op het strand dan grote.



Figuur 4.21 Verschil in zonatie van de modale densiteit (in cm) van kleine en grote dieren (scheidingswijze zie tekst. Foutenvlaggen zijn standaardfouten.

Een soortgelijke vergelijking kan gemaakt worden tussen graviede **mannetjes en wijfjes**. Deze verschillen echter niet significant inzake hoogte van hun modale densiteiten (Wilcoxon Matched Pairs Test: $p = 0,59$). Enigszins verbazend is hier wel de trend die het verschil in hoogte van mannetjes en wijfjes lijkt door te maken (Fig. 4.22): in februari lijken de mannetjes gemiddeld iets lager dan de wijfjes hun densiteitsmaxima te bereiken, vanaf april tot en met juli lijken mannetjes en wijfjes op gelijke hoogte voor te komen, terwijl in augustus de mannetjes iets hogerop lijken te zitten. De variatie op deze maandgemiddelden is echter te groot in verhouding tot de feitelijke verschillen tussen deze gemiddelden. De periode van op gelijke hoogte in maximale densiteiten voorkomen lijkt wel samen te vallen met de periode van reproductie. Een op- of neerwaartse migratie van mannetjes en/of wijfjes om letterlijk op gelijke hoogte te komen, zou in dit opzicht een voordelige strategie kunnen zijn. Op gelijke plaats geloste zaad- en eicellen zullen allicht een beter voortplantingsresultaat geven dan wanneer mannetjes en vrouwtjes verder uiteen zouden voorkomen.



Figuur 4.22. Verschil in verticale zonatie van de modale densiteit (in cm) van graviede mannetjes en wijfjes. Foutenvlaggen zijn standaardfouten

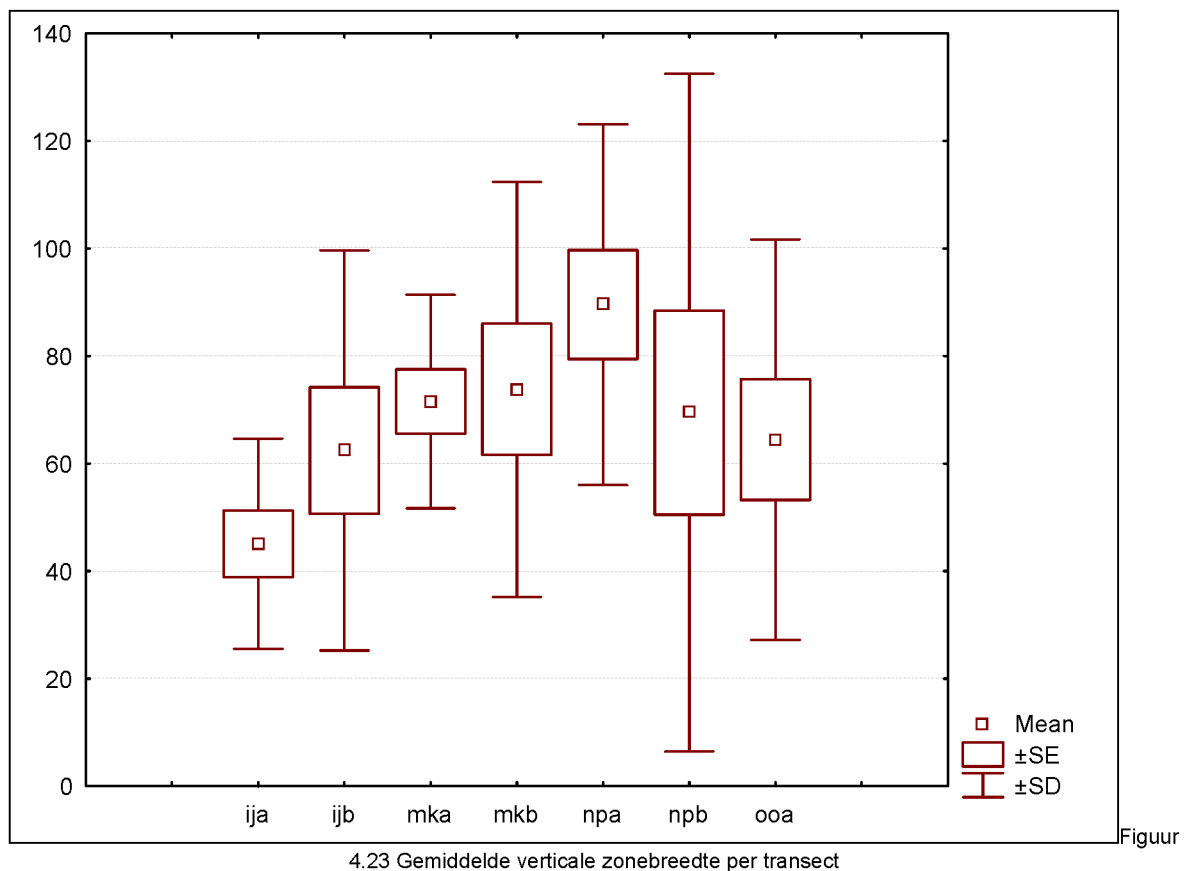
Zonebreedte

Naast de hoogte waarop de populatie zijn maximum bereikt, is ook de breedte van de bezette zone (of hoogtebereik) een kenmerk van de zonatie van de soort. Hiermee wordt hier de verticale breedte bedoeld ofte de breedte van de zone bezet langsheen de hoogtegradiënt - de horizontale breedte kan desgewenst hieruit afgeleid worden mits inachtnahme van de hellingsgraad van het strand.

Om de zonebreedte te berekenen, werd per transect (per tijdstip) het hoogteverschil berekend tussen het hoogst en laagst gelegen staal met een densiteit van meer dan 50 ind/m² (~ meer dan 5 individuen in het staal). Deze selectie van stalen met min of meer hoge densiteiten was nodig om te vermijden dat stalen die enkele 'verdwaalde' individuen bevatten, de zonebreedte te sterk zouden vergroten.

Ruimteliik

Hoewel er wel enig verschil lijkt te zijn in zonebreedte tussen de transecten (zonder OOB) (Fig. 4.23), is dit niet significant (Friedman Chi Sqr. (N = 8, df = 6) = 9,42 p = 0,15).



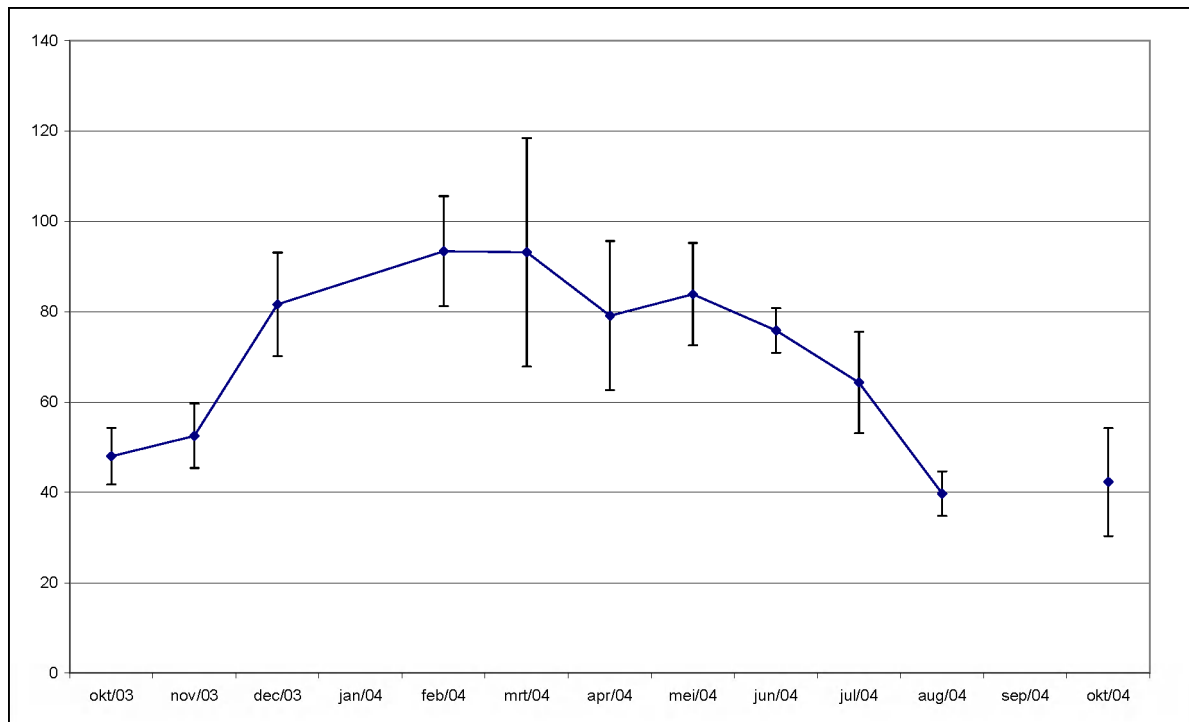
4.23 Gemiddelde verticale zonebreedte per transect

Figuur

In tegenstelling tot wat men zou kunnen verwachten, is de zonebreedte niet kleiner op de transecten met lagere densiteiten aan *Scolecipis squamata*.

Temporeel

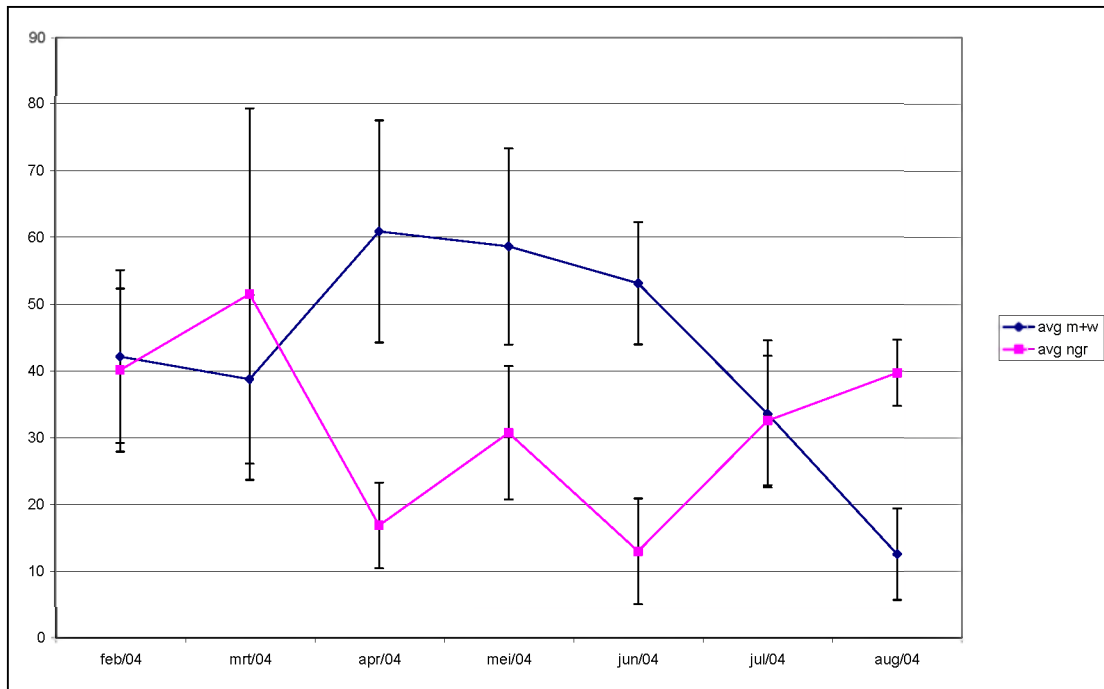
Na paarsgewijze vergelijking van alle maanden (110 Wilcoxon Matched Pairs Tests – zonder september 2004) werden een aantal significante verschillen aangetoond. In het algemeen lijkt de zonebreedte toe te nemen vanaf het begin van de winter om opnieuw te dalen vanaf de zomer (Fig. 4.24). Net zoals bij de hoogte van de modale densiteit (zie hoger), zou dit kunnen verklaard worden door een strategie van reproducerende dieren om in de zomer (tijdens de reproductie) mekaar te treffen in een nauwere zone op het strand. De variatie is echter opnieuw vrij groot. Ook de settelende juvenielen lijken echter in een vrij nauwe zone aan te treffen, terwijl een meer gespreide, meer willekeurige distributie zou kunnen verwacht worden. Mogelijk treedt snel sterfte op bij dieren in een ongeschikte strandzone settelen en blijven vooral deze in het optimale habitat in leven. Een hypothetische mechanisme ter bevordering van succesvolle recrutering zou kunnen gevormd worden door soortgelijk gewicht en morfologie van post-larven.



Figuur 4.24 Tijdsverloop van de breedte van de door *Scololepis squamata* bezette zone langsheen de verticale hoogtegradiënt. Foutenvlaggen zijn standaardfouten

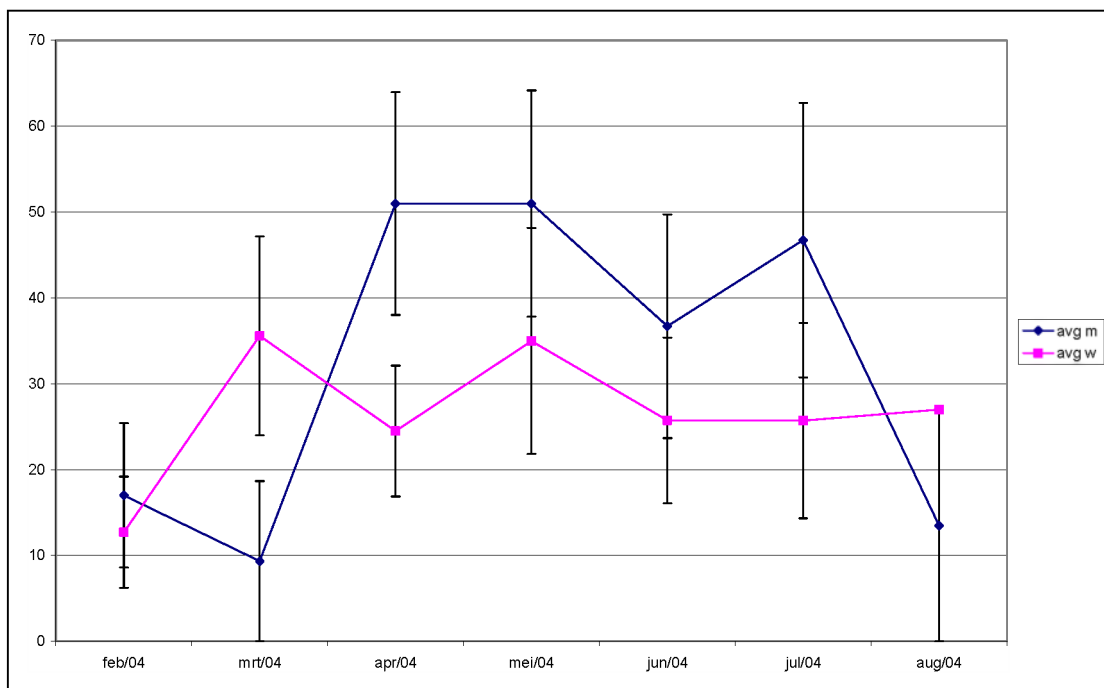
Differentiële zonatie van de populatiestructuur volgens de breedte van het bezette hoogtebereik

Het verschil in zonebreedte tussen **niet-graviëde dieren en adulten** is (net) niet significant (Wilcoxon Matched Pairs Test: $p = 0,08$). Voor de maanden april, juni en augustus afzonderlijk wordt wel een significant verschil gevonden, met een significant bredere zonatie voor adulte dieren in april en juni en een omgekeerd verschil in augustus (Fig. 4.25). In mei is het verschil net niet significant ($p = 0,07$). De adulten lijken een temporele breedtevariatie te vertonen analoog aan de totale populatie, terwijl het patroon van de niet-graviëde dieren tegengesteld lijkt te zijn. Bijkomende moeilijkheid is hier opnieuw dat de juveniele populatie benaderd wordt aan de hand van de niet-graviëde dieren, waar ook post-graviëde en eerstejaarsdieren deel van uitmaken.



Figuur 4.25 Tijdsverloop van de verticale zonebreedte van graviede (avg m+w) en niet graviede (avg ngr) dieren. Foutenvlaggen zijn standaardfouten.

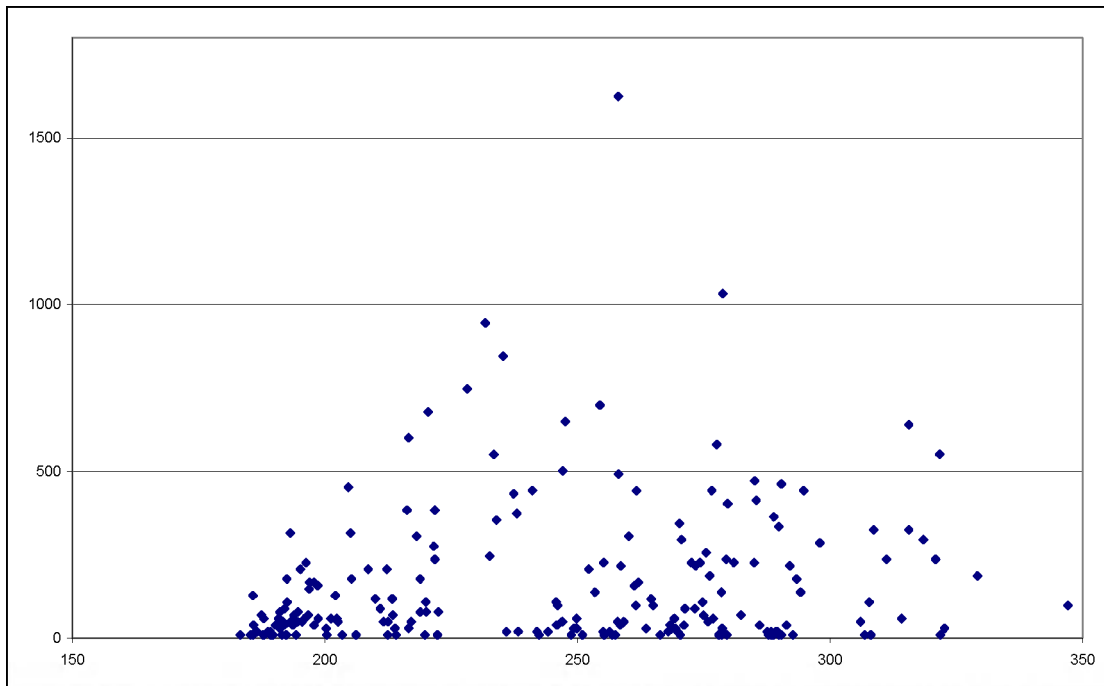
De zonebreedte verschilt verder significant tussen **mannetjes en wijfjes** (Wilcoxon Matched Pairs Test: $p = 0,02$). Dit verschil is echter niet in elke staalnamemaand even duidelijk (Fig 4.26) – zij het dat de test andermaal de transecten gepaard vergelijkt en hier grafisch dus opnieuw de significantie onderschat kan worden. Het dient dus vermeld dat hoewel grafisch het verschil tussen juvenielen en adulten groter lijkt dan dat tussen wijfjes en mannetjes, dit dus niet zo is. Samenvattend, is het dus opmerkelijk dat mannetjes en wijfjes op gelijke hoogte hun maximale densiteit halen, maar mannetjes wel een iets bredere zone bezetten.



Figuur 4.26 Tijdsverloop van de verticale zonebreedte van graviede mannetjes (avg m) en graviede vrouwtjes (avg w). Foutenvlaggen zijn standaardfouten.

Mediane korrelgrootte

Behalve na juni op het transect OOB, werden steeds stalen genomen met een mediane korrelgrootte van 170,8 tot 347,1 μm . Het verband tussen de densiteiten aan *Scolecipis squamata* en de korrelgrootte valt onder een klokvorm (Fig. 4.27). Densiteiten van meer dan 500 individuen per m^2 worden op de onderzochte strand bereikt bij een mediane korrel van 210 tot 320 μm ; 200 ind/ m^2 van 190 tot 320 μm . 95 % van de *Scolecipis*-bevattende stalen bevond zich in zand met een mediane korrelgrootte van 186 tot 312 μm . Zoals gezegd, wordt de weerspiegeling van de sedimentpreferentie van de soort hier beïnvloed door het effectieve aanbod aan korrelgroottes op de onderzochte stranden op een welbepaalde hoogte; de werkelijke niche inzake mediane korrelgrootte kan breder zijn.



Figuur 4.27 Densiteiten van *Scolecipis squamata* (ind/ m^2) (Y) in functie van de mediane korrelgrootte (μm) (X)

4.2 Experimenteel onderzoek naar habitatvereisten

4.2.1 Tolerantie - overleving ifv mediane korrelgrootte

- Overleving

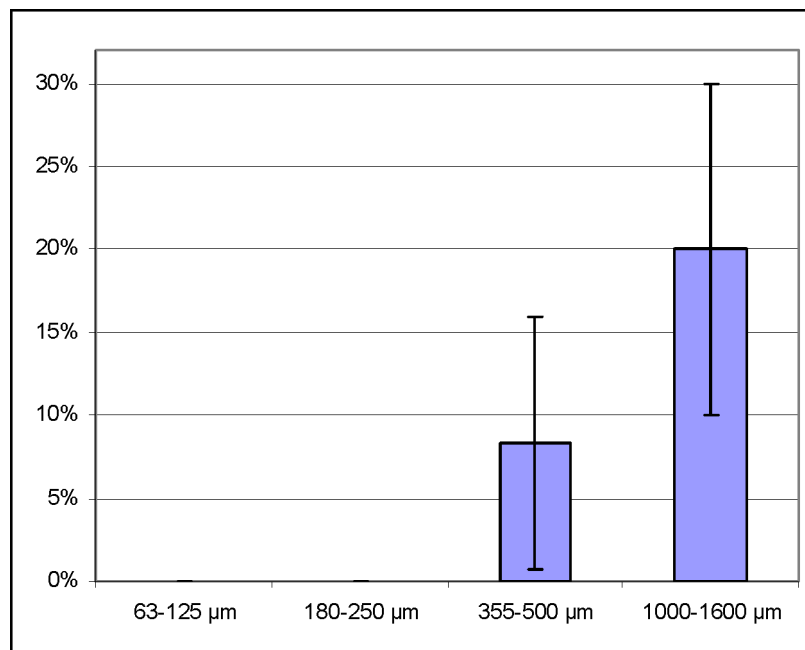
De overleving na 1 week was 100% in alle sedimenten (en alle replicaten) behalve het fijnste (63-125 μm) waar dan weer totale mortaliteit optrad in alle replicaten. Eerder triviaal wordt hier dus vermeld dat de tolerantie t.a.v. de verschillende sedimenttypes significante verschillen vertoond (Kruskal-Wallis test: $H(3, N = 12) = 11,00$ $p = 0,01$)

Uit dit resultaat valt af te leiden dat de tolerantie van *Scolelepis squamata* vrij breed is, behalve voor zeer fijn zand. Dit hangt meer dan waarschijnlijk samen met een verstoring van de ademhaling teweeg gebracht door zeer fijn zand (of nog fijner materiaal zoals slib).

Verder lijkt een herhaling van het experiment met de grovere sedimenttypes en gedurende langere experimentele tijdsduur, nuttig om fijnere verschillen tussen sedimenten vast te stellen. Deze worden echter deels ook aangeduid in het preferentie-experiment (4.2.3).

- Aantal voedende dieren

Naast overleving werd hier ook het aantal voedende dieren (net voor beëindiging van het experiment) nagegaan. Het aantal voedende dieren zou een indicatie kunnen zijn voor het algemene welbevinden door de dieren van het (artificiële) habitat. Er werden significante verschillen vastgesteld (Kruskal-Wallis test: $H(3, N = 12) = 8,50$ $p = 0,04$) (Fig. 4.28). In grover sediment werden meer dieren actief voedend waargenomen.



Figuur 4.28. Aandeel voedende dieren na zeven dagen in vier verschillende sedimenttypes. Foutenvlaggen zijn standaarddeviaties.

4.2.2 Tolerantie – ingraafsnelsheid

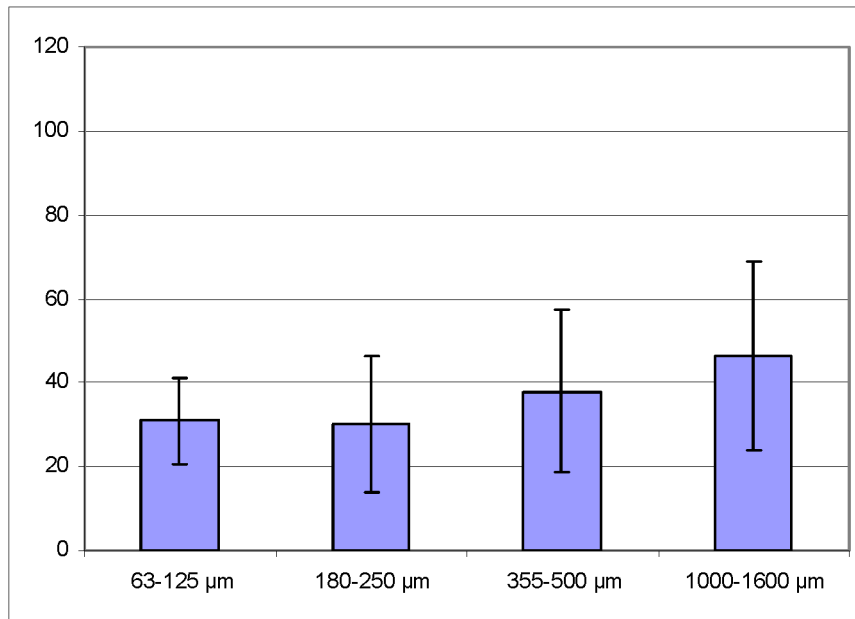
Enkel graviede dieren werden gebruikt om aldus individuen van vergelijkbare grootte-orde te gebruiken. De meeste dieren beginnen zich meteen (binnen 30 seconden) in te graven. Sommige dieren zwemmen soms enkele minuten rond, om zich vervolgens in te graven. Dit laatste werd vooral in grovere sedimenten waargenomen en deze dieren tastten zichtbaar het onderliggende sediment af met hun palpen.

Er lijken twee ingraafstrategieën te bestaan: (1) snel en vrijliggend en (2) traag en met koker. Bij de eerste methode tracht het dier zich zo snel mogelijk in het sediment in te graven. Bij de tweede maakt het dier dezelfde korte golfbewegingen als bij de eerste methode maar in plaats van hierdoor meteen

in het sediment te verdwijnen, blijft de kop op het oppervlak liggen en worden zandkorrels over het lichaam heen achterwaarts verplaatst om zo tenslotte het grootste deel van het lichaam met de aldus gevormde koker te omhullen. Beide methoden werden waargenomen in alle vier de sedimenttypes, al bestond de koker in het grofste sediment eerder uit losse zandkorrels.

Omwille van de vergelijkbaarheid werden enkel dieren die zich volgens de eerste methode ingraafden, in beschouwing genomen. De dieren die zich van methode twee bedienden waren te weinig talrijk om afzonderlijk geanalyseerd te kunnen worden.

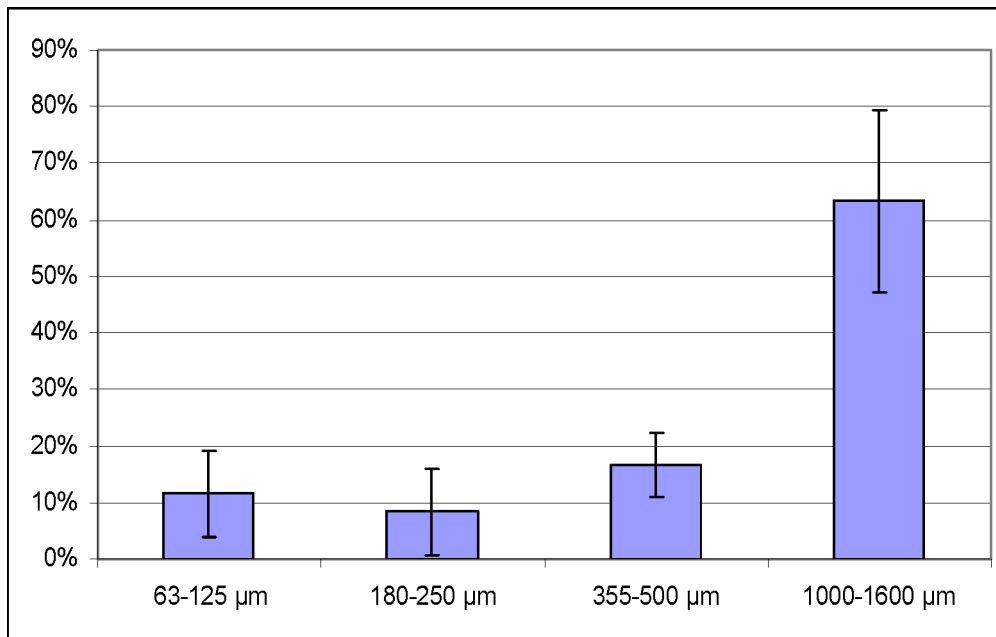
De ingraafsnelheid van *Scolelepis squamata* in vier sedimenttypes met verschillende mediane korrelgrootte vertoonde geen significante verschillen (Kruskal-Wallis test: $H(3, N = 56) = 4,29$ $p = 0,23$) (totaal gemiddelde: $36,36 \pm 2,47$ SE) (Fig. 4.29). *Scolelepis squamata* lijkt dus een goede (in)graver in een brede niche van korrelgroottes.



Figuur 4.29 Ingraafsnelheid (in seconden) in vier sedimenttypes. Foutenvlaggen zijn standaarddeviaties.

4.2.3 Preferentie - korrelselectie

De dieren selecteren significant meer het grofste sediment versus de drie overige sedimenttypes (Log-Lineaire Analyse: $df = 3$; $\text{Chi-Sqr} = 37,27$; $p < 0,001$; geen significante verschillen tussen replicaten)(Fig. 4.30). Dit lijkt in strijd met de bevindingen van Degraer *et al.* (2003); op de grofkorreligere low tide bar/rip-stranden wordt de hoogste zone van het strand (met grofste sediment) niet bezet en komt *Scolelepis squamata* lager in de intertidale zone voor dan op ultradissipatieve stranden. De resultaten van dit experiment laten vermoeden dat op low tide bar/rip-stranden andere elementen die bijdragen tot de bepaling van de morfodynamische aard van het strand, meer bepalend zijn voor de zonatie van *Scolelepis squamata*. Op ultradissipatieve stranden komt zulk grofkorrelig sediment niet voor, terwijl de soort er toch hoge densiteiten kan halen.



Figuur 4.30 Korrelselectie in vier verschillende sedimenttypes. Foutenvlaggen zijn standaarddeviaties.

De beschikbare resultaten (korreltolerantie en –preferentie versus zonatie ifv mediane korrelgrootte obv veldgegevens) suggereren dat de mediane korrelgrootte, indien niet lager dan 150µm, van beperkt belang zou kunnen zijn. Het in het veld vastgestelde verband tussen densiteit en mediane korrelgrootte is wellicht eerder een onrechtstreeks verband van densiteit met hoogte; waarbij de hoogte en onder meer de golven en getijden bepalend zijn voor de mediane korrelgrootte op een bepaalde hoogte.

4.3 Conclusie

De gegevens uit de populatiedynamische studie suggereren dat suppletie bij voorkeur dient uitgevoerd te worden tijdens de winter. Zo worden reproductie en rekrutering minimaal geschaad.

Technisch zal een vooroeversuppletie uiteraard minder ingrijpend zijn dan een profielsuppletie, aangezien bij de eerste het gesuppleerde zand gefaseerd de door *Scolecopsis squamata* bezette zone zal bedekken en alsdusdanig gedeeltelijke of totale overleving mogelijk zou kunnen maken. Om optimale kolonisatie mogelijk te maken zouden strandzones kunnen opgespoten worden in blokken, waarbij alternerend telkens een blok wel en een blok niet wordt opgespoten.

Verder, laten de experimenten vermoeden dat de soort weinig directe hinder zou ondervinden van een vergroving van het sediment. De experimenteel vastgestelde preferentie voor zeer grof zand (1000-1600 µm) lijkt in eerste instantie in strijd met de in het veld ingenomen sedimentniche (zie Fig 4.27) en de afwezigheid in grof sediment op low tide bar/rip-stranden (Degraer *et al.*, 2003). De soort zou namelijk zand prefereren dat afwezig is op Belgische stranden. Met deze vergroving hangt echter veelal een andere strandmorfologie en morfodynamiek van het strand samen, dewelke mogelijk wel negatief kunnen zijn voor *Scolecopsis squamata*. In het experiment werd het zeer grof zand mogelijk geprefereerd omwille van de grote interstitiële ruimtes en de vermoedelijke hogere zuurstofconcentraties in deze ruimtes.

Suppletie met zeer fijn zand of ander sediment met een mediane korrelgrootte van minder dan 125 µm of met sediment dat een belangrijk deel van dergelijk fijn materiaal bevat, lijkt in ieder geval niet aangewezen. Dit lijkt meer te wijten aan de zuurstofbehoeften van *Scolecopsis squamata* dan aan de doorgraafbaarheid van dergelijk sediment.

De feitelijke kolonisatie van opgespoten stranden zal voornamelijk door settelende rekruten gebeuren. Mogelijk vertonen die een andere tolerantie dan volwassen dieren. Het is echter vooralsnog niet geweten hoe deze rekruten of de er net aan voorafgaande pelagische larvale fase, kunnen herkend worden en hoe ze te verzamelen.

Referenties

- Abrantes, A.; Pinto, F.; Moreira, M.H. (1999). Ecology of the polychaete *Nereis diversicolor* in the Canal de Mira (Ria de Aveiro, Portugal): population dynamics, production and oogenic cycle. *Acta Oecologica* 20(4): 267-283.
- Benke, A.C. (1979). A modification of the Hynes method for estimating secondary production with particular significance for multivoltine populations. *Limnol. Oceanogr.* 24: 168-171.
- Beyst, B.; Cattrijse, A. & Mees, J. (1999). Feeding ecology of juvenile flatfish of the surf zone of a sandy beach. *Journal of Fish Biology* 55: 1171-1186.
- Bhattacharya, C.G., 1967. A simple method of resolution of a distribution into gaussian components. *Biometrics* 23: 115-135.
- Crisp, D.J. (1984). Energy flow measurements. in: Holme, N.A.; McIntyre, A.D. (Ed.). *Methods for the study of marine benthos*: 284-372.
- Dahl, F. (1971). *Die Tierwelt Deutschland und angrenzenden Meereseteile*. Veb. Gustav Fischer Verlag, Jena, 58: 1-594.
- Dankers, N.; Binsbergen, M. & Zegers, K. (1983). De effecten van zandsuppletie op de fauna van het strand van Texel en Ameland. RIN-report 83/6, Rijksinstituut voor Natuurbeheer-Texel: 12 pp.
- Dauer, D.M. (1983). Functional morphology and feeding behavior of *Scolelepis squamata* (Polychaeta: Spionidae). *Marine Biology* 77: 279-285.
- Defeo, O.; McLachlan, A. (2005). Patterns, processes and regulatory mechanisms in sandy beach macrofauna: a multi-scale analysis. *MEPS* 295: 1-20.
- Degraer, S.; Mouton, I.; De Neve, L. & Vincx, M. (1999). Community structure and intertidal zonation of the macrobenthos on a macrotidal, ultra-dissipative sandy beach: summer-winter comparison. *Estuaries* 22(3B): 742-752.
- Degraer, S.; Volckaert, A. & Vincx, M. (2003). Macrobenthic zonation patterns along a morphodynamical continuum of macrotidal, low tide bar/rip and ultra-dissipative sandy beaches. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 56 (3-4): 459-468.
- García-Arberas, L.; Rallo, A. (2004). Population dynamics and production of *Streblospio benedicti* (Polychaeta) in a non-polluted estuary on the Basque coast (Gulf of Biscay)
Reference: *Scientia Marina* 68(2): 193-203
- Gibson, R.N. & Robb, L. (1996). Piscine predation on juvenile fishes on a Scottish sandy beach. *Journal of Fish Biology* 49: 120-138.
- Gorzelay, J.F. & Nelson, W.G. (1987). The effects of beach replenishment on the benthos of a subtropical Florida beach. *Marine Environmental Research* 21: 75-94.
- Günther, C.P. (1992). Dispersal of intertidal invertebrates: a strategy to react to disturbances of different scales? *Netherlands Journal of Sea Research* 30: 45-56.
- Hamilton, A.L. (1969). On estimating annual production. *Limnol. Oceanogr.* 14: 771-782.
- Hannerz, L. (1956). Larval development of the polychaete families Spionidae SARS, Disomidae MESNIL, and Poecilochaetidae n.fam. in the Gullmar Fjord (Sweden). *Zool. Bidr. Uppsala* 31: 1-204, Abb. 1-57.

- Hartmann-Schröder, G. (1996). Annelida. Borstenwürmer, Polychaeta – Tierwelt Deutschlands Teil 58. Gustav Fischer Verlag Jena.
- Hayward, P.J. & Ryland, J.S. (eds.) (1995). Handbook of the marine fauna of north-west Europe. Oxford University Press, Oxford.
- Heip, C. and Herman, R. (1979). Production of *Nereis diversicolor* O.F. Müller (Polychaeta) in a shallow brackish-water pond. Estuarine and Coastal Marine Science 8: 297-305.
- Holme, N.A. & McIntyre, A.D. (1971). Methods for the study of marine benthos. Blackwell scient. Publ., Oxford: 196-279.
- Hynes, H.B.N. & Coleman, M.J. (1968). A simple method of assessing the annual production of stream benthos. Limnol. Oceanogr. 13: 569-573.
- Janssen, G.; Mulder, S. (2005). Zonation of macrofauna across sandy beaches and surf zones along the Dutch coast. Oceanologia 47(2): 265-282.
- Joyner, A. (1962). Reproduction and larval life of *Nerine cirratulus*, Fam. Spionidae. Proc. Zool. Soc. London, 138: 655-666.
- Krueger, C.C. & Martin, F.B. (1980). Computation of confidence intervals for the size-frequency (Hynes) method of estimating secondary production. Limnol. Oceanogr. 25: 773-777.
- Lasiak, T.A. (1983). The impact of surf-zone fish communities on faunal assemblages associated with sandy beaches. In: McLachlan, A.; Erasmus, T. (eds.). Sandy beaches as ecosystems. Dr W. Junk Publishers, The Hague; 501-506.
- McLachlan, A. (1983). Sandy beach ecology - a review. In: McLachlan, A. & Erasmus, T. (eds.). Sandy beaches as ecosystems. Dr W. Junk Publishers, The Hague, 757 P.; 321-80.
- McLachlan, A.; Dorvlo, A. (2005). Global patterns in sandy beach macrobenthic communities. Journal of Coastal Research 21(4): 674-687.
- McLachlan, A. & Jaramillo, E. (1995). Zonation on sandy beaches. Oceanography and Marine Biology: an Annual Review 33: 305-335.
- Michaelis, H.; Vennemann, L. (2005). The "piece-by-piece predation" of *Eteone longa* on *Scolecopsis squamata* (Polychaetes) - traces on the sediment documenting chase, defence and mutilation. Marine Biology 147: 719-724.
- Mooij, W. (1982). Een onderzoek naar de levenscyclus, ecologie, biomassa en produktie van *Scolecopsis squamata* in het Noordzee-strand van Texel. Verslag doctoraalstage, Universiteit Amsterdam.
- Nicolaisen, W. & Kanneworff, E. (1983). Annual variations in vertical distribution and density of *Bathyporeia pilosa* Lindström and *Bathyporeia sarsi* Watkin at Julebaek (North Sealand, Denmark). Ophelia 22(2): 237-251.
- Rakocinski, C.F.; Heard, R.W.; LeCroy, S.E.; McLelland, J.A. & Simons, T. (1996). Responses by macrobenthic assemblages to extensive beach restoration at Perdido Key, Florida, U.S.A. Journal of Coastal Research 12 (1): 326-353.
- Richards, S.S.L. (1970). Spawning and reproductive morphology of *Scolecopsis squamata*. Can. Journ. Of Zool. 48: 1369-1379.
- Saloman, C.H. & Naughton, S.P. (1984). Beach restoration with offshore dredged sand: effects on nearshore macroinfauna. NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFC-133.

Souza, J.R.B. & Borzone, C.A. (2000). Population dynamics and secondary production of *Scolelepis squamata* (Polychaeta: Spionidae) in an exposed sandy beach of southern Brazil. *Bulletin of Marine Science*. 67 (1): 221-233.

Tomlinson, P.K. (1971). NORMSEP: Normal distribution separation. in: Abramson NJ (ed) Computer program for fish stock assessment. FAO Fish Tech Pap 101: p.4.

Warman, C.G.; Ohare, T.J. & Naylor, E. (1991). Vertical swimming in wave induced currents as a control mechanism of intertidal migration by a sand beach isopod. *Marine Biology* 111(1): 49-54.

Warman, C.G.; Reid, D.G. & Naylor, E. (1993). Circatidal variability in the behavioural respons of a sand beach isopod *Eurydice pulchra* (Leach) to orientational cues. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 168(1): 59-70.

Appendix 1. Gegevens cohortanalyse *Scolecipis squamata*

gemiddelde												
	okt 03	nov 03	dec 03	feb 04	maa 04	apr 04	mei 04	jun 04	jul 04	aug 04	sep 04	okt 04
1	17,92											
2	13,33	11,46								16,23	17,86	18,44
2+3			10,99	10,63	9,81	11,86	11,87	13,13	11,49			
3	8,52	7,53								12,24	12,4	12,35
4									4,51	4,99	4,99	6,3
standaarddeviatie												
	okt 03	nov 03	dec 03	feb 04	maa 04	apr 04	mei 04	jun 04	jul 04	aug 04	sep 04	okt 04
1	1,586											
2	2,388	2,39								0,5	0,981	1,117
2+3			2,477	2,287	2,248	2,123	1,893	1,916	1,316			
3	1,4	0,719								1,323	1,335	1,769
4									0,659	0,843	0,888	0,857
n												
	okt 03	nov 03	dec 03	feb 04	maa 04	apr 04	mei 04	jun 04	jul 04	aug 04	sep 04	okt 04
1	27	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	580	1174	0	0	0	0	0	0	0	7	3	3
2+3	0	0	1198	1111	773	1154	1381	805	701	0	0	0
3	229	151	0	0	0	0	0	0	0	433	178	452
4	0	0	0	0	0	0	0	0	126	183	185	253
n %												
	okt 03	nov 03	dec 03	feb 04	maa 04	apr 04	mei 04	jun 04	jul 04	aug 04	sep 04	okt 04
1	3,23	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	69,38	88,6	0	0	0	0	0	0	0	1,124	0,82	0,424
2+3	0	0	100	100	100	100	100	100	84,76	0	0	0
3	27,39	11,4	0	0	0	0	0	0	0	69,5	48,63	63,84
4	0	0	0	0	0	0	0	0	15,24	29,37	50,55	35,73

Crangon crangon (Grijze garnaal)

Voor de Kokmeeuw (*Larus ridibundus*) is de Grijze garnaal (*Crangon crangon*) een belangrijke prooi. Uit een op deze soort toegespitste analyse van beschikbare gegevens kan nagegaan worden waar (grootschalig op Vlaams niveau en lokaal op strandspecifiek niveau) een belangrijke prooi soort zoals *Crangon crangon* aanwezig is, hoe de aantallen van deze soort fluctueren tijdens het jaar, wanneer de soort zich voortplant en wat het belang van stranden is in de biologie van deze soort.

1. Algemene ecologie

De grijze garnaal (*Crangon crangon*) is een zwemmende decapode crustaceeënsoort met een maximale lichaamslengte van 95 mm. Het is een typische bewoner van kustwateren en estuaria, met een voorkeur voor zand- en slibbodems. Hij komt voor van de oostelijke Middellandse Zee en de Atlantische kust van Marokko, tot Schotland en Noorwegen. De soort behoort met een jaarlijkse aanvoer van 25 tot 35.000 ton tot de top tien van de commercieel belangrijkste garnaalsoorten ter wereld. Exploiteerbaar is ze van Frans-Vlaanderen tot halverwege de Deense Noordzeekust en in een enkele estuaria langs de Franse, Engelse en Schotse kusten. Zoals duidelijk merkbaar in de garnaalvisserij, is de soort onderhevig aan sterke, schijnbaar erratische dichtheidsfluctuaties. Zo werd het rampjaar 1998 gevolgd door een normale vangst in 1999 (Redant, 2000). Garnalen worden het hele jaar door gevangen, met duidelijke pieken in april/mei en in de herfstmaanden.

Crangon crangon is een "resident" van het surfzone-epibenthos; de hele levenscyclus speelt zich in de surfzone af en de soort wordt er dan ook het hele jaar door aangetroffen.

Voeding

De grijze garnaal is een epibenthische omnivoor die zich voedt met meio-, macro- en epibenthos, hypoplankton and detritus (Redant, 1981; McLachlan, 1983; del Norte-Campos & Temming, 1994; Hartmann-Schröder, 1996; Stuer, 2001) en zelfs jonge platvissen (Oh et al., 2001). Hij voedt zich voornamelijk 's nachts. Overdag graaft hij zich oppervlakkig in het sediment in. Bovendien vertoont het forageergedrag een duidelijk tidaal ritme, onafhankelijk van de leeftijd (Beyst et al., 2002).

Van Lissa (1977) vond op een getijdenplaat in de Waddenzee dat de garnalen een omschakeling in dieet doormaken rond een lengte van ongeveer 30 mm. Kleinere garnalen aten dan vooral *Corophium volutator* (een abundante soort vlokreeftje) detritus, foraminiferen, copepoden en larven van mollusken, terwijl de grotere dieren zijn vooral voedden met borstelwormen, bivalven, vlokreeftjes en aasgarnalen, i.e. hyper- en macrobenthische organismen. Hieruit kan afgeleid worden dat op Vlaamse zandstranden onder meer in zwinen aanwezige *Bathyporeia*'s ook aan garnalen ten prooi vallen.

Groei

De groei wordt gekenmerkt door een reeks van vervellingscycli. Bij elke vervelling neemt de lichaamslengte 2 à 3 mm toe (Redant, 1981). De tijdsduur tussen twee vervelling en derhalve de groeisnelheid worden zijn afhankelijk van de temperatuur, het geslacht, de leeftijd en de fysieke en fysiologische toestand van de dieren. Mannetjes en vrouwtjes groeien vrijwel even snel gedurende de eerste postlarvale vervellingsfasen. De groeisnelheid neemt sterk af bij het bereiken van fertiliteit en dit voor mannetjes bij een lagere lichaamsgrootte dan bij wijfjes.

Reproductie

In de Noordzee worden mannetjes fertiel bij een lengte van ongeveer 20 mm, wijfjes bij 35-45 mm. De copulatie (die 4 à 5 seconden duurt) wordt gevolgd door eiafzet en een externe bevruchting van de eieren. De incubatieperiode duurt 15 à 90 dagen, afhankelijk van de omgevingstemperatuur. De wijfjes dragen de eieren onder het abdomen met zich mee tot het uitsluipen van de larven.

De eiafzet vindt plaats gedurende het hele jaar, zij het met een piek in de zomer. De vrijwel volledige afwezigheid van eierdragende wijfjes in augustus-september hangt samen met de transformatie van mannetjes tot secundaire wijfjes.

Ontwikkeling

De larven uit zowel zomer- als wintereieren zijn maar een speldenkop groot, en ontwikkelen gedurende de winter tot minigarnaaltjes met een lengte van 5 à 10 mm (Redant & Polet, 2002). Ze maken vijf zoe-stadia door als planktonische organismen. Hierna metamorfoserende ze in het eerste postlarvale stadium en nemen de vorm van hun benthische levenswijze aan. De grijze garnaal wordt niet ouder dan twee jaar (Redant, 2002).

Migratie

De migratie van de grijze garnaal kan grote fluctuaties in diens lokale abundantie veroorzaken. In de herfst verplaatsen de dieren zich zeewaarts, terwijl ze in de lente terug ondiepere, kustnabije wateren opzoeken. De duur van de migratie, de afgelegde afstand en het aantal migrerende dieren kan sterk variëren (Redant, 1981).

Predatie

Grijze garnalen worden gegeten door heel wat bentische vissen en andere demersale predatoren, waaronder jonge Kabeljauw, Wijting, Dwerf- en Steenbolk, Vijfdradige meun, Poon, Harnasmannetje, enz.

2. Ruimtelijke en temporele variabiliteit in abundantie

Langs de Belgische kust, vormt de grijze garnaal met overschot de meest abundante soort van het epibenthos. Vaak maakt de soort meer dan 80% uit van alle epibenthische organismen (Beyst *et al.*, 2001). Bovendien is de soort ook wijd verbreid langsheen onze kust. De variatie in densiteiten wordt hier besproken in de *long-shore* (variatie tussen verschillende strandzones) en de *cross-shore* (variatie langsheen de hoogtegradiënt op het strand) richting.

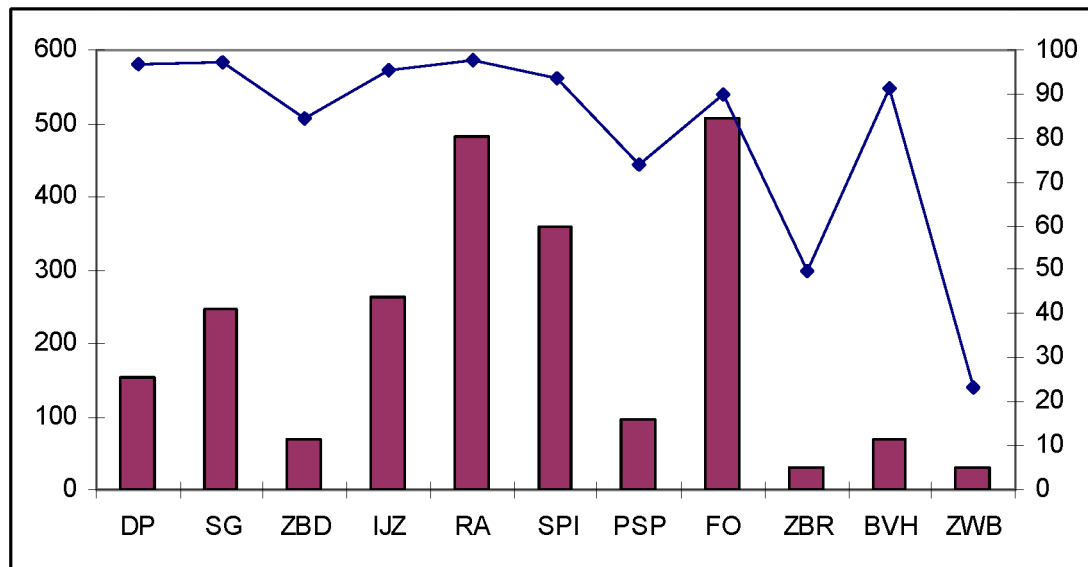
Long-shore variatie

In een studie van het epibenthos van de surfzone van 13 Belgische zandstranden, werden enkel de grijze garnaal en de schol (*Pleuronectes platessa*) op alle sites aangetroffen (Beyst *et al.*, 2002). Opnieuw werd een sterk uitgesproken dominantie van *Crangon crangon* waargenomen. De oost-west-verschillen tussen dieper gelegen zones (subtidaal) voor de Vlaamse kust werd niet terug gevonden. De ruimtelijke variatie staat voornamelijk in correlatie met lokale kenmerken zoals de turbiditeit van het water en de morfodynamische karakteristieken van zowel het strand als de subtidale vooroeverzone. De staalnamepunten met de hoogste turbiditeit hadden de hoogste densiteiten, aangezien turbiditeit bescherming biedt tegen predatoren. De negatieve invloed van het water van de Westerschelde wordt in verband gebracht met de armere fauna aan de oostkust. De causale keten 'reductie kweekgebieden => reductie volwassen stock => reductie vangstpotentieel' zou echter eerder aan de basis liggen van een algemene afname in densiteiten (Redant, 2000).

De hoogste densiteiten worden gevonden op intermediaire stranden (ts. reflectief en dissipatief). Vlakke brede stranden zoals dat van De Panne herbergen eveneens vrij hoge densiteiten. Steile stranden scoren laag qua densiteiten.

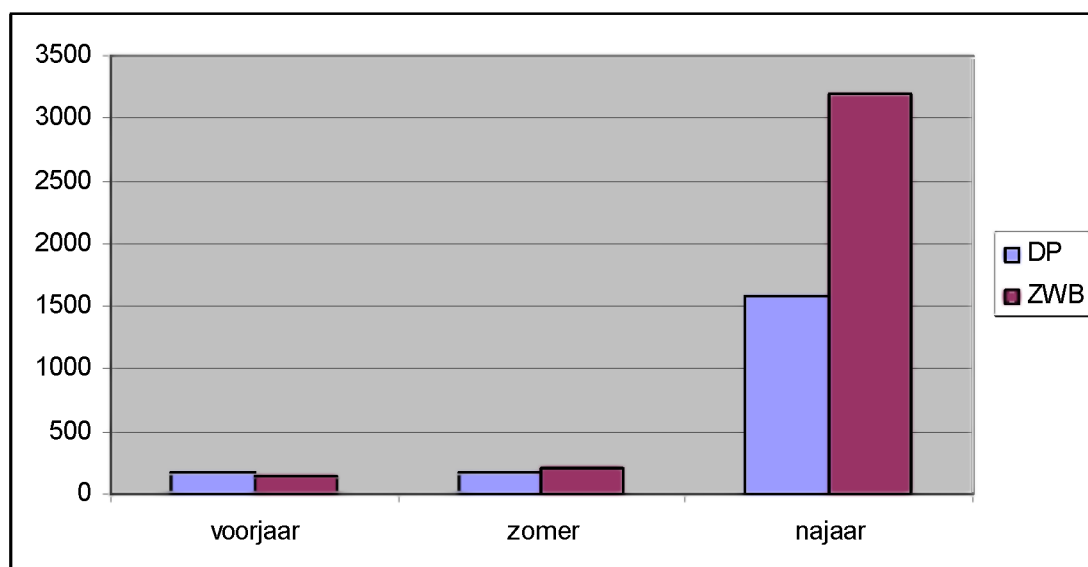
Heel wat stranden, voornamelijk langsheen de westelijke kust, vertonen een zwinnenmorfologie. Deze zwinnen herbergen (door langer onder water te blijven en door een hogere voedselrijkdom) een bentische fauna die in veel opzichten meer gelijkenissen vertoont met deze van infralitorale zones dan met de rest van de litorale zone (Boulez, 2002). Hiervan zijn hoge densiteiten aan *Spio* spp. een voorbeeld. Zowel qua densiteiten als qua diversiteit overtreffen zwinnen de naburige strandbanken. Ook grijze garnaal kunnen zich bij laagtij in deze zwinnen ophouden.

In het BEST-onderzoek (Speybroeck *et al.*, 2005) werden grotendeels de stalen van Beyst *et al.* gebruikt om de 11 BEST-stranden inzake epibenthos te typeren en te beoordelen, met enig aanvulling waar nodig (Fig. 2.1). Grijze garnalen werden zowel als adult als als hyperbenthische larvale stadia aangetroffen op alle BEST-stranden, zij het met grote verschillen in abundantie. De eenmalige en niet-gerepliceerde staalname kan bezwaarlijk een afdoend beeld opleveren. Toch valt de erratische variatie van de densiteiten langsheen een west-oostgradiënt op. De stranden ten oosten van Zeebrugge lijken gekenmerkt door lage densiteiten en een ietwat lager aandeel van de grijze garnaal in het totale epibenthos.



Figuur 2.1 Aantallen van grijze garnaal (individueen/100 m²; balkjes en linkse Y-as) en aandeel van grijze garnaal in het totale epibenthos (%; lijn en rechtse Y-as)

Epibenthosvariatie in de surfzone over de seizoenen werd onderzocht door Beyst *et al.* (2001b) in vier surfzones (Oostduinkerke, Lombardsijde, Wenduine, Knokke). De sterke dominantie van Grijze garnaal (*Crangon crangon*) is in dit onderzoek enorm. Golfhoogte en windsnelheid worden aangegeven als mogelijk bepalende factoren voor de waarde van deze "broedkamer". Gibson *et al.* (1996) vonden dat 's nachts hogere densiteiten in de surfzone aanwezig zijn dan overdag. In het kader van het BEST-onderzoek (Speybroeck *et al.*, 2005) werd het epibenthos van de stranden ter hoogte van De Panne en ter hoogte van de Zwinnebosjes op drie tijdstippen in het jaar bemonsterd. De densiteiten in voorjaar en zomer zijn voor beide stranden erg vergelijkbaar en liggen duidelijk lager dan deze die in het najaar worden bereikt (Figuur 2.2). Deze laatste wordt voor 98,3 % uitgemaakt door één soort, *Crangon crangon*. In het najaar maken de individuen van deze soort massaal de overgang van eerder hyperbenthische postlarven en juvenielen naar epibenthische adulten. Bovendien kan de migratie van deze soort, vanuit kustnabije naar meer zeewaartse gelegen zones, in het (vroeg) najaar voor aggregaties zorgen in de surfzone van onze zandstranden.



Figuur 2.2 Temporele evolutie van de epibenthosdensiteiten (BEST-studie)

Cross-shore variatie

Er is weinig gekend over het belang van zandstranden voor de grijze garnaal. Buyle (2002) bestudeerde epi- en hyperbenthos van de zwinnen op het strand van Koksijde en toonde aan dat zwinnen van belang zijn voor deze soort. Stalen werden genomen in augustus en oktober 2001. *Crangon crangon* nam ook hier het grootste aandeel van de epibenthosdensiteiten in (94 %). De aangetroffen densiteiten waren duidelijk hoger in een laag en een hoog zwin dan in de naburige surfzone. Bij eb bleven de dieren achter in het leeglopende zwin. Zowel in het zwin als in de surfzone werd een tidale trend aangetroffen waarbij de aantallen hoger zijn bij eb dan bij vloed. Bij eb verzamelen de dieren in de zwinnen. In augustus werden de hoogste densiteiten aangetroffen in het hoger gelegen zwin, terwijl in oktober de hoogste aantallen in het lager gelegen zwin werden aangetroffen. Dit stemt overeen met de verwachte zeewaartse migratie in het najaar. In augustus lagen de densiteiten hoger dan in oktober en dit vooral door de (sterkere) aanwezigheid van ongeveer 50 % juveniele dieren. De verschillen tussen augustus en oktober kunnen dus naast migratie-gebonden, ook te wijten zijn aan de afwijkende zonatie van juvenielen, die hoger op het strand mogelijk (nog) minder predatiedruk ondervinden.

Dat de grijze garnaal een "zwin-positieve" soort is, hangt voornamelijk samen met diens voorkeur voor plaatsen met hoge turbiditeit en grote hoeveelheden detritus (Hamerlynck *et al.*, 1993). De voedingsbehoeften van adulte dieren worden mogelijk beter beantwoord in een lager gelegen zwin, gezien de te verwachten hoger turbiditeit aldaar. Beyst *et al.* (2002) vonden bij een onderzoek naar de tidale ritmiek van het epibenthos echter geen verschil in de distributie van 2 cohortes van de grijze garnaal.

Predatiedruk is in strandzwinnen lager dan in subtidale vooroeverzones door de lagere densiteiten van allerhande vissoorten. Predatorvissen van het genus *Pomatoschistus* zijn weliswaar eveneens zwin-positieve soorten maar ze komen in dermate lage aantallen voor, zodat ze weinig of geen regulerend effect op de garnalendensiteiten hebben (del Norte-Campos & Temming, 1994). Min of meer analoog met de rol die zwinnen op zandstranden vervullen, kunnen ook getijdenpoelen op getijdeplaten beschouwd worden. Een onderzoek in de Waddenzee toonde een positieve rheotaxis aan, waarbij juvenielen bij eb tegen de stroming in zwommen (Berghahn, 1983). In de lente en vroege zomer metamorfoseerden de garnalen tot benthische postlarven en in de eerstvolgende weken blijven ze in de getijdenpoelen en afwateringsgeulen die bij laagwater blootgesteld werden. Opvallend is dat ze hier ook overdag duidelijk foerageerden, afhankelijk van de lichtintensiteit en de temperatuur. Wanneer de temperatuur in de poelen boven 27 °C steeg, veranderde het normale foerageergedrag in een zenuwachtige heen en weer kruipen of zwemmen, in een poging de poel te verlaten en via een geul naar lager gelegen wateren te verhuizen. Bij deze massale uittocht werden vaak kokmeeuwen (*Larus ridibundus*) en zilverbreeuwen (*Larus argentatus*) waargenomen die zich langs de afwateringsgeulen voedden met de hoge aantallen garnalen. Bij uitdrogen van de getijdenpoel, groeven de garnalen zich verschillende centimeters diep in.

Van Lissa (1977) vond dat garnalen kleiner dan 20 mm in het intergetijdengebied achterbleven, terwijl grotere dieren een tidale migratieritmiek vertonen.

3. Belang van Belgische stranden voor grijze garnalen en de impact van strandsuppleties

Er zijn geen studies voorhanden waarin de impact van suppleties op de grijze garnaal werd onderzocht. Het valt te vermoeden dat deze anthropogene invloed slechts één van de vele zou (kunnen) zijn om de onvoorspelbare densiteitsfluctuaties van deze soort te verklaren. Door zijn grotere mobiliteit, kan men vermoeden dat de grijze garnaal minder kwetsbaar is ten aanzien van suppleties, in vergelijking met de kleinere, meer sedentaire infauna (bv. macro- en meiobenthos).

Om de impact van zandsuppleties op de garnalenbestanden te kunnen voorspellen, willen we voornamelijk weten welke strandzones van het grootste belang zijn voor deze soort en in welk jaargetijde deze het kwetsbaarst zijn.

Waar ?

Stranden met een zwinmorfologie, zoals deze in België voornamelijk aan de westelijke kust worden aangetroffen, zijn van groter (potentieel) belang voor de grijze garnaal (en derhalve voor op garnalen foeragerende vogels zoals kokmeeuwen (*Larus ridibundus*)). Van de 11 BEST-stranden zijn zwinnen aanwezig op de volgende stranden: De Westhoek, Schipgatduinen, Zeebermduinen, Ijzermunding, Zeebrugge en Baai van Heist niet in Raversijde, Spinoladijk, Paelsteenpanne,

Fonteintjes en VNR “De Zwinduinen en –polders”. Aan het strand aan de IJzermonding is de omvang van de zwinnen erg variabel (Speybroeck, J.; ongepubliceerde gegevens). Zo waren zwinnen er aanwezig van oktober tot en met december 2003, afwezig in februari 2004 en opnieuw duidelijk aanwezig vanaf april 2004 tot (minstens) augustus 2004.

Bepaalde, meer oostwaarts gelegen kustzones (Raversijde, Fonteintjes, ...) herbergen in het najaar soms ook grote densiteiten van deze soort (Speybroeck *et al.*, 2005). Een gedetailleerd ruimtelijk beeld van de variatie in lokale densiteiten aan garnalen en de kennis van eventueel belangrijke migratieroutes, lijken echter te ontbreken. Daarom is het vooralsnog niet mogelijk met zekerheid de voor garnalen meest waardevolle strandzones aan te duiden.

Wanneer ?

Aangezien de grijze garnaal een vrijwel continue eiafzet en recrutering kent, is er geen periode waarin een suppletie als impactloos zou kunnen verwacht worden. Toch is er een duidelijke piek in de eiafzet in de zomer, gevolgd door een overgang naar epibenthische adulten in het najaar. Met sterk voorbehoud zou men hieruit kunnen afleiden dat suppleties voor wat betreft een minimale impact op de lokale populatie van grijze garnalen best vóór de zomer worden uitgevoerd.

Hoe ?

Enkele adviezen ten aanzien van de uitvoering van suppleties en in functie van impactvermindering kunnen gesuggereerd worden. Door het duidelijke belang van zwinnen voor de grijze garnaal, is het van groot belang de oorspronkelijke morfologie van stranden met zwinnen ongewijzigd te laten. Het ophogen van het strand zal de intergetijdenzone zeewaarts doen opschuiven en de voorheen aanwezige zwinnen zouden best mee verplaatsen.

Grijze garnalen houden van wateren met veel detritus en hoge turbiditeit. Deze preferentie is gezien de kieuwademhaling wellicht niet onbegrensd dus suppletiezand met te hoge concentraties aan fijn materiaal wordt best gemeden.

Verder is de lokale hydrodynamiek van groot belang voor tidale en seizoenale migratie van de garnalen en dient deze derhalve best minimaal veranderd te worden.

Tenslotte kan de suppletiestrategie (profiel-, vooroever- of droogstrandsuppletie) best afgestemd worden op de seizoenale *cross-shore* migraties van deze soort. Een droogstrandsuppletie in de winter zal zo minder schadelijk zijn dan een profielsuppletie, aangezien de garnalenpopulaties zich in dat jaargetijde lager op het strand bevinden.

Referenties

- Berghahn, R. (1983). Untersuchungen an Plattfischen und Nordseegarnelen (*Crangon crangon*) im Eulitoral des Wattenmeeres nach dem Übergang zum Bodemleben. Helgolander Meeresunters. 36: 163-181.
- Beyst, B.; Buysse, D.; Dewicke, A. & Mees, J. (2001). Surf zone hyperbenthos of Belgian sandy beaches: seasonal patterns. Estuarine, Coastal and Shelf Science 53: 877-895
- Beyst, B.; Hostens, K. & Mees, J. (2001). Factors influencing fish and macrocrustacean communities in the surf zone of sandy beaches in Belgium: temporal variation. J. Sea Res. 46: 281-294
- Beyst, B.; Hostens, K. & Mees, J. (2002). Factors influencing the spatial variation in fish and macrocrustacean communities in the surf zone of sandy beaches in Belgium. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 82: 181-187
- Boulez, S. (2002). Het macrobenthos van zwinnen op Vlaamse zandstranden: zonatie en tidale variatie. Licentiaatsthesis RUG, Gent.
- del Norte-Campos, A.G.C.; Temming, A. (1994). Daily activity, feeding and rations in gobies and brown shrimp in the northern Wadden Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 115: 41-53.
- Hamerlynck, O.; Hostens, K.; Arellano, R.V.; Mees, J.; Van Damme, P.A. (1993). The mobile epibenthic fauna of soft bottoms in the Dutch Delta (South-West Netherlands): spatial structure. Netherlands Journal of Aquatic Ecology 27: 343-358.
- Hartmann-Schröder, G. (1996). Annelida. Borstenwürmer, Polychaeta – Tierwelt Deutschlands Teil 58. Gustav Fischer Verlag Jena.
- McLachlan, A. (1983). Sandy beach ecology - a review. In: McLachlan, A. & Erasmus, T. (eds.). Sandy beaches as ecosystems. Dr W. Junk Publishers, The Hague, 757 P.; 321-80.
- Oh, C.W.; Hartnoll, R.G.; Nash, R.D.M. (2001). Feeding ecology of the common shrimp *Crangon crangon* in Port Erin Bay, Isle of Man, Irish Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 214: 211-223.
- Redant, F. (1981). Dynamique de la crevette grise le long du littoral belge. in: Jangoux, M.; Van de Vyver, G. (1981). BIOMAR: comptes rendus des séminaires de biologie marine. pp. 86-99.
- Redant, F. (2000). Garnaalvisserij: wat gaat er mis?. De Strandvlo 20(4): 162-166.
- Redant, F.; Polet, H. (2002). De garnaalvisserij: een kustgebruikersgroep met kopzorgen. De Grote Rede 5: 13-17.
- Speybroeck, J.; Bonte, D.; Dasseville, R.; Gheschiere, T.; Grootaert, P.; Lionard, M.; Maelfait, J.P.; Sabbe, K.; Stienen, E.W.M.; Van den Broeck, K.; Van De Walle, M.; Van Landuyt, W.; Vercruysse, E.; Vyverman, W.; Vincx, M.; Degraer, S. (2005). Biologische evaluatie van elf strandzones langs de Vlaamse Kust - B.E.ST. Eindrapport i.o.v. AMINAL – afdeling Natuur – cel Kustzonebeheer contractnummer AN.GKB/2002/nr.2; 181 p.
- Stuer, V. (2002) Trofische interacties in relatie tot zwinnen van de Belgische kust (Schipgatduinen Koksijde): epibenthos en avifauna. Licentiaatsthesis RUG, Gent.
- Van Lissa, J.H.L. (1977). Aantallen, voedselopname, groei en produktie van de garnaal (*Crangon crangon*, L.) in een getijdengebied, alsmede de voedselopname en groei onder laboratoriumomstandigheden. Interne verslagen, NIOZ; 101 p.

Fucellia maritima (strandvlieg)

In welke mate kan zandsuppletie de overleving en vestiging van *Fucellia maritima* (Diptera: Anthomyidae) beïnvloeden?

Inleiding

De strandvlieg *Fucellia maritima* is gebleken één van de talrijkste vliegensoorten te zijn langsheen onze zandstranden (Grootaert & Pollet, 2004; Speybroeck *et al.*, 2005). Volgens Grootaert & Pollet (2004) is ze bijzonder algemeen te vinden op aanspoelsel van allerhande afkomst waarin de larven ontwikkelen. Aangezien de soort potentieel een van de belangrijkste voedselbronnen is voor steltlopers (o.a. Bonte strandloper, Drieteenstrandloper, Steenloper; Cramp, 1998) kan ze verondersteld worden een sleutelsoort te zijn binnen het strandecosysteem (Simberloff, 1998). Ook andere studies wijzen erop dat een gewijzigd landgebruik en/of beheer hogere trofische niveaus negatief kan beïnvloeden doordat abundanties van prooien aangetast worden (o.a. Schmidt *et al.*, 2005). Omwille van haar potentiële sleutelfunctie werd aan de hand van zowel beschrijvend als experimenteel onderzoek nagegaan in welke mate zandsuppleties de aanwezigheid van *F. maritima* op onze stranden kunnen beïnvloeden. Voor (semi-) terrestrische arthropoden van het hoogstrand is het van groot belang of er al dan niet een aanspoelzone aanwezig is. Als er in de uitgangssituatie geen aanwezig is zal het alleen zaak zijn de kolonisatie van het nieuw ontstane supralittoraal te onderzoeken. Indien er vóór de suppletie wel aanspoelsel aanwezig is, verdwijnt dit zo goed als zeker onherroepelijk. Suppletie kan bijgevolg de aanwezigheid van terrestrische arthropoda beïnvloeden door enerzijds een vernietiging van de habitat (hoogstrand met aanspoelsel) en anderzijds een bemoeilijkt herkolonisatie na defaunisie.

Om een beter zicht te krijgen op de mogelijke effecten van zandsuppletie op onze modelsoort werden de volgende facetten onderzocht:

1. temporele aanwezigheid en ontwikkeling van larven op zandstranden
2. dispersiefunctie van volwassen vliegen en kolonisatievermogen
3. ontwikkeling van larven op wieren die begraven zijn onder zand van respectievelijk natuurlijke (190 µm) en kunstmatige korrelgrootte (cf. suppleties; 360 µm). Hierbij werd tevens nagegaan of compactie de ontwikkeling beïnvloedt
4. duur van de levenscyclus bij verschillende temperaturen
5. vertikaal migratiegedrag van larven bij begraving (waar vindt de verpopping plaats?)

Deze aspecten laten ons toe effecten van zandsuppletie in te schatten met betrekking tot (i) timing, (ii) omvang en (iii) hoogte van suppletie.

1. Temporele aanwezigheid van *F. maritima*: is de timing van suppletie van belang?

Zowel voor broedvogels als voor epibenthische organismen is gebleken dat suppleties het best uitgevoerd worden tijdens de wintermaanden om nadelige ecologische effecten tot een minimum te beperken (Speybroeck *et al.*, 2006). Voor terrestrische arthropoden kan verwacht worden dat het tijdstip van suppletie vooral de herkolonisatie zal beïnvloeden, aangezien eventuele nadelige effecten van begraving niet zullen afhangen van het tijdstip van de ingreep.

Aangezien de volwassen fase van *F. maritima* de mobiele fase is, werd op basis van gestandaardiseerde bemonsteringen op Vlaamse stranden nagegaan wanneer imago's aanwezig zijn. Daartoe werden maandelijks witte bodemvallen uitgezet. Volwassen vliegen worden door de witte kleur aangetrokken en vervolgens gedood in een oplossing van zeewater en detergent (om de oppervlaktespanning te verminderen). Om de vangsten op een gestandaardiseerde wijze te vergelijken in de tijd worden de gemiddelde aantallen per bodemval en per dag berekend.

Zoals kan afgeleid worden uit figuur 1 is *F. maritima* van maart tot oktober aanwezig op de zandstranden. De hoogste dichtheden worden waargenomen tijdens de nazomer. Indien we rekening houden met het feit dat (i) de kolonisatiemogelijkheden het hoogst zijn als de bronpopulaties het

grootst zijn en (ii) dat larven en vliegen een mogelijke belangrijke voedselbron zijn van overwinterende steltlopers, lijkt een kolonisatie van gesuppleerde stranden ecologisch het meest gunstig tijdens de nazomer, dus na een suppletie in de zomer (lage dichtheden door schaarste aan voedsel). Dit is tevens de periode waarna de meeste wierpakketten aanspoelen, en bijgevolg de habitatkwaliteit van opgehoogde stranden verhoogt door een toename van hulpbronnen. Indien, omwille van de intertidale fauna, de suppletie toch in de winter dient te gebeuren dan is er pas een goede hervestiging van *Fucellia* te verwachten in de daarop volgende nazomer.

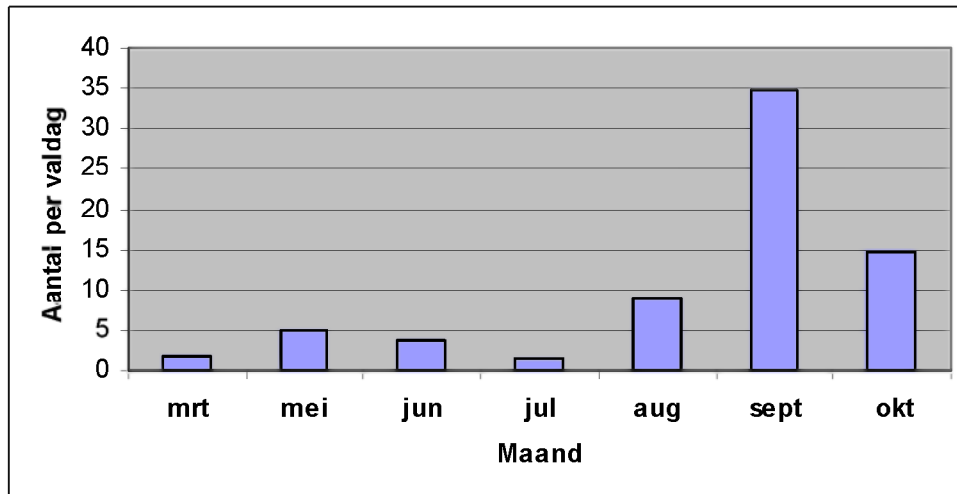


Fig. 1. Temporele voorkomen van volwassen *Fucellia maritima* langsheen de stranden van de Vlaamse kust.

2. Horizontale dispersie van adulte vliegen: hoe snel kan geschikt habitat gekoloniseerd worden?

De snelheid waarmee organismen geschikt habitat kunnen koloniseren hangt niet enkel af van de grootte van de bronpopulatie (zie hoger), maar tevens van de individuele dispersiemogelijkheden. Het bestuderen van de dispersiefunctie (kernel) laat ons toe om in te schatten hoe snel en hoe ver organismen kunnen disperseren. Het ontwikkelen van deze dispersiefuncties gebeurt voor arthropoda veelal op basis van vangst-hervangst gegevens (Clobert *et al.*, 2001; Bullock *et al.*, 2002). Voor kleine organismen die in hoge dichtheden voorkomen lijkt een dergelijke methodiek moeilijker omwille van praktische redenen bij het merken lage kansen op hervangsten.

Een alternatieve methode bestaat erin om de dichtheden van organismen in efemere habitats te karteren in relatie tot de maximale kolonisatietijd (dit is de tijd waarin het habitat beschikbaar is). In dat opzicht vormen stranden een goed studiegebied omdat de aanwezigheid van vliegen langsheen dwarse transecten opgevolgd kan worden bij laagtij. De helling van de curve laat ons vervolgens toe om dispersiemogelijkheden in te schatten.

Dit onderzoek gebeurde langsheen het strand van De Panne, tijdens een periode met relatief hoge dichtheden van vliegen. Zoals afgeleid kan worden uit figuur 2, vertoont de dispersiefunctie een typische exponentieel verloop. Hierbij valt direct op dat een sterke daling in dichtheden optreedt dicht bij de vloedlijn (bronhabitat: aanwezigheid van wierpakketten). Anderzijds worden na een periode van 6 uur (tijdspanne tussen hoog en laag water) lage, maar toch behoorlijke dichtheden waargenomen op een afstand van 75 en 220 meter (dikke staart van de curve). Dit betekent dat ongeveer 5% van de populatie erin slaagt om zich meer dan 200 meter tijdens een periode van 6u te verplaatsen (vanaf het hoog strand (waarvan we kunnen veronderstellen dat het als refugium fungeert tijdens vloed). Een dergelijke mobiliteit komt overeen patronen waargenomen bij heel mobiele vlinders (Schneider, 2003), alsook diptera (Holloway *et al.*, 2003). Voor insecten met een vergelijkbare mobiliteit is vestiging over enkele kilometers mogelijk (tot meer dan 20 km), zeker indien de het te overbruggen tussenliggend gebied (de matrix) een lage weerstand vertoont. We kunnen dus besluiten dat *F. maritima* over een goed ontwikkeld dispersievermogen beschikt, waarbij ze in staat is om verafgelegen geschikt habitat in een snel tempo te koloniseren. Waarnemingen van de soort op het sterneneiland te Zeebrugge (Maelfait, Vandomme & Bonte, ongepubl. gegevens) wijzen er daarenboven op dat de soort ook zeer ongeschikt habitat kan overbruggen.

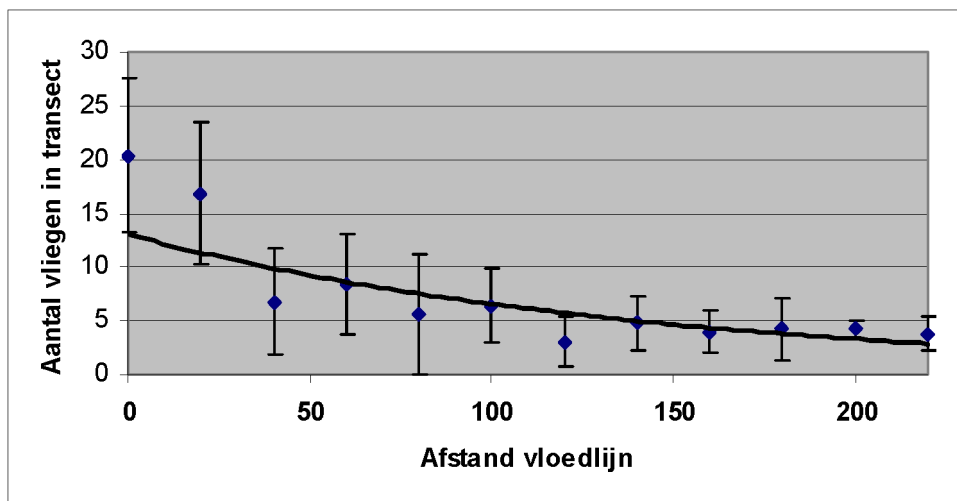


Fig. 2. Dispersiefunctie van *F. maritima* langsheen een dwarstransect van het strand van De Panne tijdens een periode tussen hoog- en laagwater

3. Effecten van begravingsdiepte en korrelgrootte op ontwikkeling van larven

Een direct effect van zandsuppletie op het hoogstrand is de begraving van wierpakketten met de geassocieerde fauna langsheen het vloedmerk (Speybroeck *et al.*, 2006). Aangezien een diepe begraving (suppletie van 1,5-5 meter) eerder regel is, kan verwacht worden dat de mortaliteit van de aan wierpakketten gebonden fauna zeer hoog zal zijn. Anderzijds wordt de korrelgrootte van het strand bij suppletie sterk gewijzigd, waarbij vooral gebruik gemaakt wordt van een grove korrel. Deze grovere korrelgrootte kan verwacht worden een negatief effect te hebben op habitatkwaliteit. Voor *F. maritima* in het bijzonder, kan een dergelijke korrelgrootte de overleving van de larven in de wierpakketten sterk beïnvloeden doordat na overstuiving de verticale migratie vanuit het wierpakket naar het oppervlak belemmerd zou kunnen worden.

In welke mate *F. maritima* bestand is tegen begraving werd onder gestandaardiseerde laboratoriumcondities getest voor 2 types zandsubstraat: enerzijds natuurlijk zand (Lombardsijde; 190 μ m) en grof zand dat gebruikt wordt voor suppletie in Knokke (360 μ m). Hiertoe werden steriele (na een week diepvriezen -28°C) wierpakketten in cilinders van 20 cm diameter gebracht. Deze werden vervolgens geïnnoculeerd door 20 verzamelde of in het laboratorium gekweekte *F. maritima*. Na 10 dagen werden de wierpakketten (met larven) begraven onder verschillende diktes van zand. Per combinatie zandtype/dikte begraving werden minstens 3 replica's uitgezet. Na een eerste trial-and-error fase, waarbij de kweek en experimentele opzet geoptimaliseerd werd, werden de experimenten vijf maal uitgevoerd in de periode mei 05-april 06.

Uit de resultaten blijkt dat het aantal ontwikkelde vliegen na begraving heel veel variatie vertoont¹. Zoals kan afgeleid worden uit Fig. 3 is het ontwikkelingssucces het laagst bij geringe begraving en hoog bij een begraving vanaf 20 cm. Omwille van sterke variatie binnen behandelingen blijkt echter dat diepte op zich geen significante veranderingen in ontwikkelde vliegen veroorzaakt (Kruskal-Wallis ANOVA: $H(38, N=49) = 33,23$; $P=0,2274$). Nog duidelijker is daarenboven dat korrelgrootte geen veranderingen induceert (Mann-Whitney U-test; $Z=-0,50$; $P=0,62$). Interacties kunnen niet getest worden, maar een visuele inspectie van Fig. 3 leert ons dat de verschillen tussen de twee types zandkorrels per begravingsdiepte steeds verwaarloosbaar en dus vergelijkbaar zijn. Enkel bij een begraving van 50 cm. lijkt het succes bij grovere (dus gesuppleerde) korrel groter (dit is echter ook hier niet significant; MWU-test; $Z=0,56$; $P=0,32$).

¹ Dit heeft consequenties naar statistische verwerking: data kunnen niet teruggebracht worden naar een normale verdeling, waardoor niet-parametrische statistiek gebruikt dient te worden.

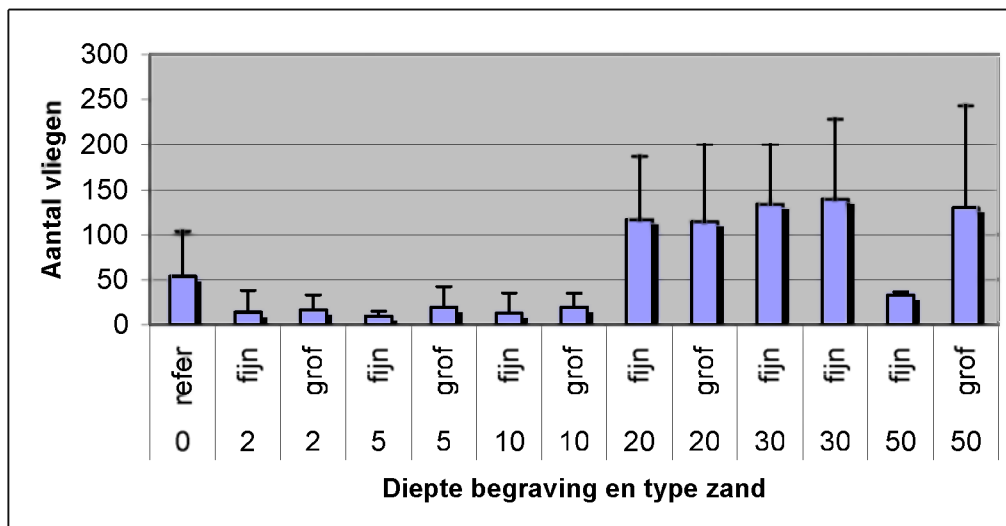


Fig. 3. Ontwikkelingssucces (aantal uitgesloten vliegen) van *F. maritima* in wierpakketten die 10 dagen na inoculatie begraven werden met zandlagen van verschillende dikte (onderste getal) en van verschillende korrelgrootte (grof: 360 μ m; fijn: 190 μ m)

Het ontwikkelingssucces van *F. maritima* wordt daarenboven mogelijks beïnvloed door betreding en bijgevolg een toenemende zandcompactie. Daarom werd het experiment bij begraving van 30cm herhaald, waarbij de helft van de replica's aan een realistische aandrukking van 60 kg onderworpen werd. Hieruit bleek dat compactie (MWU-test; $Z=-1,28$; $P=0,20$) en substraattipe (MWU-test; $Z=0,32$; $P=0,20$) de ontwikkeling van vliegen niet beïnvloeden (Fig. 4).

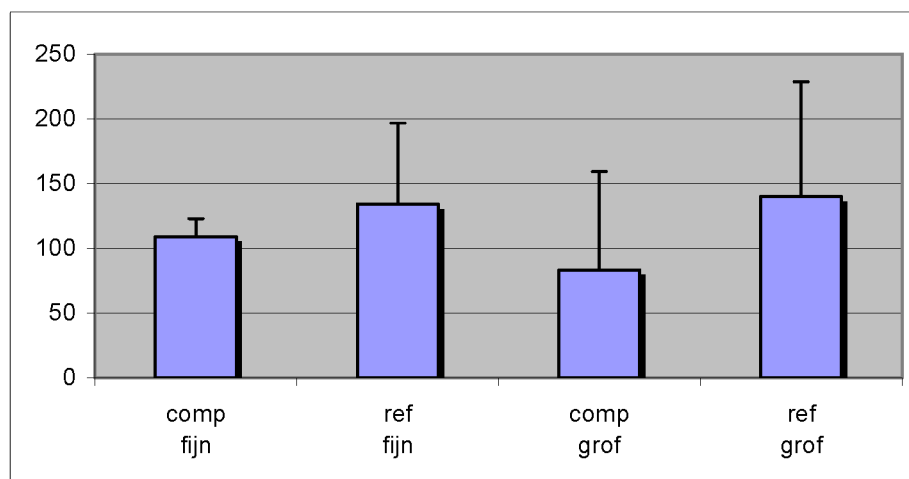


Fig. 4. Ontwikkelingssucces van *F. maritima* onder een zandlaag van 30 cm van verschillende korrelgrootte (grof: 360 μ m; fijn: 190 μ m) en al (comp) dan niet (ref) onder invloed van compactie.

4. Levenscyclusreconstructie bij verschillende temperaturen

Door een nauwkeurige opvolging van de verschillende fasen van de levensgeschiedenis onder labo-omstandigheden, kan de levenscyclus gereconstrueerd worden bij verschillende temperaturen, die vergelijkbaar zijn met temperaturen onder het zand in de zomer (15 en 20°C) en winter (10°C). Zoals blijkt uit Fig. 5., doorloopt *F. maritima* haar levenscyclus binnen een maand onder zomertemperaturen. Naarmate de temperatuur verlaagt, vertraagt de ontwikkeling. Bij 10°C is de duur van de levenscyclus verdubbelt. Uit kweekexperimenten (zie boven) bleek daarenboven dat één wijfje een gerealiseerde reproductie kent van gemiddeld 20-25 nakomelingen. Omwille van de hoge reproductiecapaciteit en de snelle generatietijd is *F. maritima* bijgevolg in staat om snel grote populatie op te bouwen in nieuw gekoloniseerde habitats.

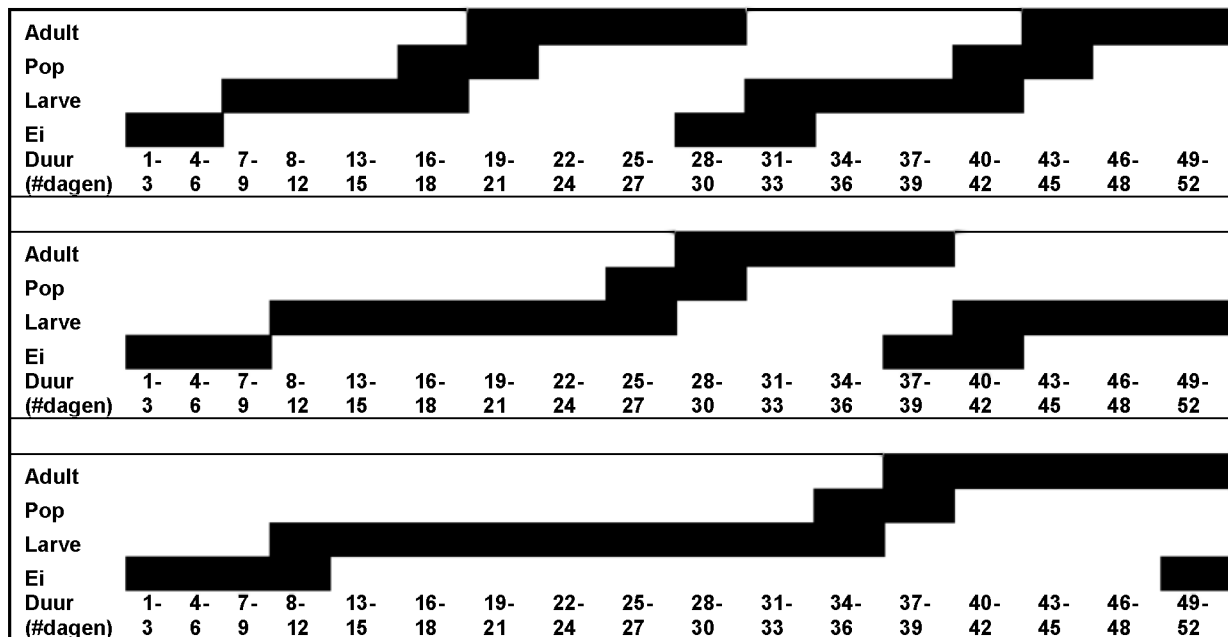


Fig 5. Reconstructie van de levenscyclus van *F. maritima* bij verschillende omgevingstemperaturen.
 Boven: 20±2 °C; Midden: 15±2°C; Onder: 10±2°C.

5. Migratiegedrag van larven: directe of uitgestelde respons tegenover begraving?

Onder laboratoriumomstandigheden werd waargenomen dat larven na begraving een sterke mobiliteit vertonen in het zand (zie Fig. 6), waarbij binnen de 8 uur een diepte van 30 cm gemakkelijk overbrugd wordt. Aangezien na suppletie echter geen voedselbronnen (wierpakketten) aanwezig zijn in het gesuppleerde zand, kan men zich afvragen in welke mate deze migrerende larven zullen overleven. Dit werd experimenteel nagegaan door de distributie van exuvia (vervelinghuidjes) te bepalen langsheen de begravingsgradient. Indien deze verspreid te vinden zijn over de testbuizen betekent dit dat een directe migratie na begraving de overleving begunstigt. Indien deze echter enkel teruggevonden worden in of nabij de begraven wierpakketten, kan afgeleid worden dat larven dienen te verpoppen in de begraven wierpakketten en dat volwassen vliegen vervolgens hun weg naar het oppervlak zoeken.



Fig. 6. Mobiliteit van larven, binnen 8 uur na begraving

Uit de resultaten (Fig. 7) blijkt dat deze laatste hypothese bevestigd wordt: vervellinghuidjes (dus succesvolle verpopingen) worden bijna uitsluitend teruggevonden in de onderste 10 cm van de testbuizen, dus in of net boven de begraven wierpakketten ($R^2=0.85$). Larven die bijgevolg direct migreren binnen de zandkolom (een directe migratierespons) overleven niet, vermoedelijk door het gebrek aan voedsel. Aangezien verpopingen gebeuren in de begraven wierpakketten, beschikken de

imago's over een sterk ontwikkeld graafvermogen waarbij ze snel het oppervlak bereiken. Een uitgestelde verticale migratierespons door adulten is met andere woorden de enige succesvolle overlevingstactiek na begraving.

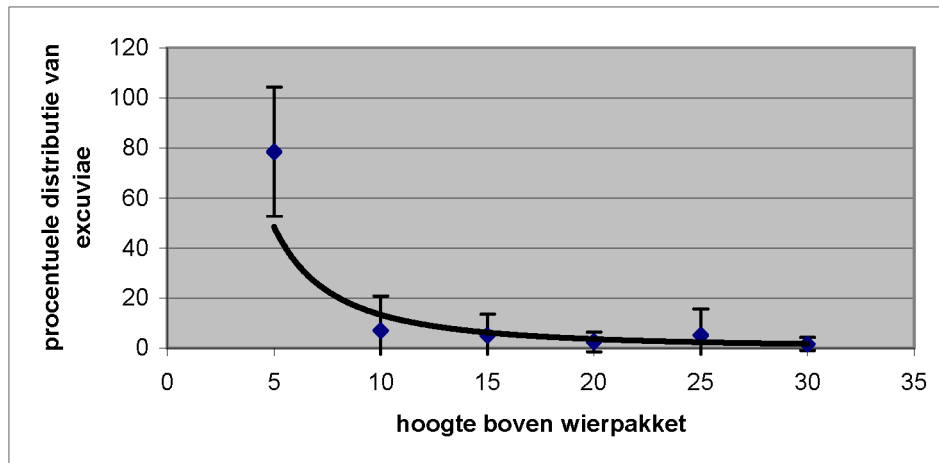


Fig. 7. Verdeling van vervellingshuidjes in het zand in functie tot hoogte boven het wierpakket

6. Conclusie

Uit de hierboven beschreven labo- en veldexperimenten kunnen we afleiden dat

1. *F. maritima* in de adulte fase over een goed tot zeer goed dispersievermogen beschikt, waardoor we kunnen veronderstellen dat verafgelegen wierpakketten snel gekoloniseerd worden. Door de snelle levenscyclus tijdens de zomermaanden, bouwen populaties zich snel op.
2. *F. maritima* als volwassen imago afwezig is tijdens de wintermaanden. Dit is de periode van de larvale ontwikkeling in aangespoelde wierpakketten en tevens de belangrijkste pleisterperiode van steltlopers en de periode waarbij kolonisatie van nieuwe verafgelegen wierpakketten op gesuppleerde stranden onmogelijk is. Daarom lijkt een suppletie tijdens de wintermaanden niet gunstig aangezien herstel trager zal verlopen dan tijdens de zomermaanden (periode van adulte activiteit).
3. een geringe begraving (0-50 cm) geen effect heeft op de ontwikkeling van de vliegen. Diepe begravingen (grote suppleties) worden echter verondersteld nefast te zijn voor de overleving. Hier werd echter geen onderzoek naar verricht aangezien dit op het terrein dient te gebeuren d.m.v. uitsluitvallen.
4. Korrelgrootte en compactie bij begraving lijken weinig tot geen effect te hebben op de larvale ontwikkeling.
5. Na begraving vertoont een proportie van de larven een verticale migratie naar het oppervlak. Deze leidt echter niet (of in zeer geringe mate) tot een succesvolle verpopping. Een uitgestelde migratierespons waarbij verpopping in of nabij de begraven wierpakketten gebeurt is succesvol aangezien vliegen erin slagen om zich een weg naar boven te graven (tot 50 cm).

Samenvattend kunnen we stellen dat *F. maritima* over een goed dispersievermogen beschikt en bijgevolg op een snelle manier gesuppleerde stranden zal koloniseren indien voedselbronnen aanwezig zijn. Begravingen door suppletiezand hebben geen nadelige gevolgen voor de ontwikkeling. Enkel suppleties tijdens de wintermaanden kunnen ecologische schade veroorzaken doordat nieuwe wierpakketten niet gekoloniseerd raken en oude begraven worden. Hierdoor zijn larven, als een belangrijke voedselbron voor steltlopers, niet beschikbaar.

Referenties

Bullock, J.M., Moy, I.L., Pywell, R.F., Coulson, S.J., Nolan, A.M. & Caswell, H. (2002). Plant dispersal and colonization processes at local and landscape scales. In: Bullock, J.M., Kenward, R.E. & Hails, R.S. (eds.) *Dispersal Ecology*. British Ecological Society, Blackwell publishing: 257-268.

Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A.A. & Nichols, J.D. (eds.) (2001). *Dispersal*. Oxford University Press, Oxford.

Cramp, S. (1998). *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa: The Birds of the Western Palearctic*. CD-rom

Grootaert, P. & Pollet, M. (2004). Vliegen als onontbeerlijke elementen in de ecologie van strand en duin. In: Provoost, S. & Bonte, D. (red.). *Levende duinen. Een overzicht van de biodiversiteit in de Vlaamse kuststreek*. Mededelingen van het Instituut voor Natuurbehoud, Brussel: 208-218.

Holloway, G.H., Dickson, J. D., Harris, P. W., & Smith, J. (2003). Dynamics and foraging behaviour of adult hornet robberflies, *Asilus crabroniformis*: implications for conservation management. *J. Insect Conservation* : 127-135

Schmidt, M.H., Lefebvre, G., Poulin, B., & Tschardtke, T. (2005). Reed cutting affects arthropod communities, potentially reducing food for passerine birds. *Biological Conservation* 121: 157-166

Schneider, C. (2003). The influence of spatial scale on quantifying insect dispersal: an analysis of butterfly data. *Ecological Entomology* 28: 252-256

Simberloff, D. (1998). Flagships, umbrellas, and keystones: a single-species management passé in the landscape era? *Biol. Conserv.* 83:. 247-257

Speybroeck, J.; Bonte, D.; Dasseville, R.; Gheschiere, T.; Grootaert, P.; Lionard, M.; Maelfait, J.P.; Sabbe, K.; Stienen, E.W.M.; Van den Broeck, K.; Van De Walle, M.; Van Landuyt, W.; Vercruysse, E.; Vyverman, W.; Vincx, M.; Degraer, S. (2005). *Biologische evaluatie van elf strandzones langs de Vlaamse Kust - B.E.ST. Eindrapport i.o.v. AMINAL – afdeling Natuur – cel Kustzonebeheer contractnummer AN.GKB/2002/nr.2; 181 p.*

Speybroeck, J., Bonte, D., Courtens, W., Gheschiere, T., Grootaert, P., Maelfait, J.-P., Mathys, M., Provoost, S., Sabbe, K., Stienen, E., Van Lancker, V., Vincx, M. and Degraer, S. (2006). Beach nourishment: An ecologically sound coastal defence alternative? A review. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 16(4): 419-435.

Calidris alba (Drieteenstrandloper),
Larus ridibundus (Kokmeeuw) en
Arenaria interpres (Steenloper)

VOEDSELECOLOGIE VAN DRIE SOORTEN STRANDVOGELS

1 INLEIDING

Naast verstoring tijdens de aanleg is het voornaamste suppletie-effect op de avifauna een eventuele daling in de voedselbeschikbaarheid voor vogels doordat hun voedsel wordt begraven of minder zichtbaar wordt (vertroebeling van het water). Vooral Drieteenstrandlopers lijken negatieve effecten te ondervinden van strandsuppleties (Dankers *et al.*, 1983; Meininger *et al.*, 1996 in Harte *et al.*, 2002; Peterson *et al.*, 2000). Onderzoek naar deze effecten wordt gecompliceerd doordat allerlei omgevingsvariabelen eveneens (vaak grote) invloed hebben op vogels. Om de effecten van strandsuppletie op een betrouwbare manier te kunnen kwantificeren, moet voorafgaand aan een monitoringonderzoek eerst volgende deelstudie worden uitgevoerd. Er moet worden onderzocht welke effecten natuurlijke omgevingsfactoren (getijde, weersomstandigheden etc.) hebben op het foerageer- en rustgedrag van strandvogels. Daarbij moet rekening worden gehouden met de verschillende foerageerstrategieën die strandvogels erop na kunnen houden.

Om een volledig beeld te krijgen van de effecten van strandsuppletie zou deze basale voedsel ecologische kennis onderzocht moeten worden bij volgende doelsoorten:

- (1) Drieteenstrandloper *Calidris alba* (wormeneter, beperkt tot de swashzone bij hoog tij);
- (2) Steenloper *Arenaria interpres* (strandvlooien, vliegen, ... in het vloedmerk);
- (3) Kokmeeuw *Larus ridibundus* (garnaleneter in zwinnen).

Het onderzoek zal bestaan enerzijds uit tellingen in functie van genoemde omgevingsvariabelen en anderzijds zal een gedragsecologische component een belangrijk deelaspect van de studie vormen. Van elke vogelsoort wordt het foergeergedrag bestudeerd op enkele kenmerkende stranden (i.e. stranden met een hoge abundantie van de betreffende soort en die gekend zijn als belangrijke foerageergebieden). Daarbij zal uitvoerig aandacht worden besteed aan voedselkeuze, foerageeractiviteit (pikfrequentie, zoekduur, rustperiodes etc.) en habitatgebruik. De dieetsamenstelling en vooral de diversiteit daarvan bepaalt in belangrijke mate de flexibiliteit van een vogelsoort ten aanzien van suppleties en is een uitermate belangrijk gegeven om tot een juiste voorspelling van de impact te komen.

Met de kennis die voortkomt uit deze deelstudie en de deelstudie rond effecten van verstoring op de avifauna kan tijdens een latere toetsingsfase worden gecorrigeerd voor de invloed van de anders zeer complicerende invloed van omgevingsvariabelen zodat de effecten van de suppletie (zowel wat betreft verstoring als voedselbeschikbaarheid) duidelijk zichtbaar worden.

De voedselbeschikbaarheid wordt bepaald door de abundanties van de verschillende prooi-soorten. Daarom is onderzoek nodig naar de prooi van elk van de drie voorgestelde vogelsoorten. De resultaten van dit onderzoek worden behandeld in een parallelstudie.

2 MATERIAAL EN METHODEN

2.1 Strandscans en voedselprotocols

Om de voedsel ecologie van de drie soorten strandvogels te onderzoeken werd uitgegaan van twee afzonderlijke methodes. Enerzijds werd om het uur een scan verricht, waarbij alle vogels worden geteld die zich op een afgebakend strandtraject bevinden. Voor alle soorten werd genoteerd hoeveel procent van de aanwezige vogels bezig was met voedsel zoeken. 'Voedsel zoeken' beslaat hier zowel het effectief zoeken naar voedsel als het vergaren en behandelen van prooi. Bovendien werd voor de doelsoorten genoteerd waar de vogels zich op het strand bevinden. Hiertoe werd het strand, indien mogelijk, ingedeeld in 'zwinnen' en 'ruggen'. Op stranden zonder deze geomorfologische structuur werd genoteerd of de vogels zich nabij de waterlijn, dan wel hoger op het strand, op het vloedmerk of op het supralittoraal bevonden. Steeds werd onderscheid gemaakt tussen zacht en hard intertidaal (strandhoofden, strandpalen, boeien).

Tussen de strandscans door werden voedselprotocols uitgevoerd. Hierbij werd het gedrag van individuele vogels gedurende maximaal vijf minuten opgevolgd en ingesproken in een recorder. In de mate van het mogelijke werd steeds bepaald waar de vogel zich op het strand bevond (waterlijn/intertidaal, rug/zwin). Voor de opvolging van het gedrag werd onderscheid gemaakt een 'status' en een 'event'. Ter bepaling van de status van een vogel werd onderscheid gemaakt tussen slapen (S), rusten (R), poetsen (P), alert zijn (A), foerageren (F), eten (inclusief behandelingsstijd, E) en vliegen (V). Bij Drieteenstrandloper en Steenloper werd nog de status 'lopen' (L) gebruikt, wanneer de vogels zich al lopend snel verplaatsten zonder oog voor eventueel aanwezig voedsel. Het foerageren kon bij Kokmeeuw verder onderverdeeld worden: al stappend (Fs), zwemmend (Fz), vliegend/biddend (Fv+b) en woelend (Fw).

Drie types 'events' werden onderscheiden, enerzijds de overgang van de ene status naar de andere, bijvoorbeeld, als een vogel stopt met foerageren en begint te rusten. Een ander type event vindt plaats als een vogel zich van de ene zone op het strand naar de andere begeeft. En als belangrijkste event van al werd ook elke snavelbeweging naar het substraat toe (een zogenaamde "foerageereenheid") ingesproken. Er werd hierbij verder onderscheid gemaakt tussen verschillende foerageertechnieken, aangezien de toegepaste techniek mogelijk iets zegt over de benutte voedselbron.

Drieteenstrandlopers kenden de grootste variatie in foerageertechnieken, met name:

1. Pikken
2. Boren
3. Lepelen
4. Hameren

Een 'pik' duidt op een duidelijke beweging met de snavel naar het substraat toe, waarbij het substraat niet of net wordt aangeraakt. Bij een 'boor' wordt de snavel duidelijk in het substraat geboord, en de vogel blijft hierbij op dezelfde plaats. Een 'boor' kan variëren van een heel kortstondige en oppervlakkige penetratie van het substraat, tot diep en herhaaldelijk boren van de volledige snavel, beide worden als één foerageereenheid beschouwd zolang de snavel in het substraat blijft. Tijdens het 'lepen' dringt de snavel ook in het substraat, maar dit gebeurt bij een voorwaartse beweging van de vogel, terwijl de snavel lateraal heen en weer wordt bewogen. Bij het 'hameren' maakt de vogel een soort van roffelende beweging, en meestal worden al hamerend al dan niet lege schelpen 'gecheckt'. Mogelijk ging 'hameren' ook steeds samen met de aanwezigheid van kleine resten voedsel in deze schelpen. Bij Steenlopers werd meestal enkel 'pikken' of 'hameren' waargenomen, en bij Kokmeeuw in de regel enkel 'pikken'.

Op basis van slikbewegingen of eventuele zichtbare prooien werd bij elke foerageereenheid bepaald of die succesvol was of niet. Indien de prooi zichtbaar was, werd de grootte gespecificeerd (relatief ten opzichte van de snavellengte), en indien mogelijk op naam gebracht. Heel vaak bleven de prooien echter onbenoemd en werd succes vastgesteld enkel op basis van 'slikkende' snavelbewegingen.

Deze waarnemingen werden ingevoerd in een excell-file waarbij elke rij staat voor een event met bijhorende tijd en status waarin de vogel zich bevindt.

2.2 Maag- en faecesonderzoek

Dit luik moet beschouwd worden als een klein bijkomend onderzoek, en werd slechts beperkt uitgewerkt. De magen van 9 Kokmeeuwen werden onderzocht. Deze vogels waren het slachtoffer van een parathionvergiftiging op het strand in Raverszijde in december 2004. Aansluitend werd een faeces-onderzoek verricht. Hiertoe werd faeces van 17 Drieteenstrandlopers verzameld op de hoogwatervluchtplaats op de strandhoofden van Bredene.

Groot nadeel van dit luikje is dat ongekend is waar de vogels de uren voordien hebben gefoerageerd.

2.3 Strandtrajecten

De strandtellingen en voedselprotocols werden uitgevoerd op vijf zandstranden langs onze Belgische kust. Op elk van deze stranden werden recentelijk geen strandsuppleties uitgevoerd.

2.3.1 Schipgat

(51°08'NB 2°39'OL)

Dit strand is gesitueerd tussen de bewoonde kernen van Oostduinkerke en Koksijde. Het wordt gekenmerkt door de aanwezigheid van vijf zwinnen, alternerend met even zoveel zandruggen, en wordt geklassificeerd als een low tide bar/rip-strand (LTBR). Het strandprofiel gekenmerkt door een 'knik' in de hellingsgraad waarbij het hoog intertidaal plots steil oploopt (0,7° -> 5,2°) (Degraer *et al.*, 2003). Het beschouwde strandtraject werd begrensd door 2 strandpalen en was 400 meter lang.

2.3.2 Vosseslag

(51°16'NB 3°00'OL)

Het strand in Vosseslag deelt meerdere kenmerken met dat in Schipgat. Het wordt ook geklassificeerd als een LTBR-strand, en wordt eveneens gekenmerkt door een plots steil oplopend hoog intertidaal (0,8° -> 6,9°) (Degraer *et al.*, 2003). Te Vosseslag waren bij laagtij maximaal drie zwinnen (en ruggen) aanwezig.

2.3.3 Raverszijde

(51°12'NB 2°51'OL)

Het strand in Raverszijde, ten westen van Oostende, wordt getypeerd door de aanwezigheid van strandhoofden en een actief zeewerende dijk. Het strand loopt heel gelijkmatig op met een vrij steile helling van 1,0° (Degraer *et al.*, 2003), bij laagtij blijft dus nergens water achter op het intertidaal. Het beschouwde traject omvatte één strandhoofd en de twee aangrenzende stranden, in totaal 630 meter lengte.

2.3.4 Nieuwpoort

(51°09'30" NB 2°43'30" OL)

Het beschouwde strandtraject was gelegen tussen de eerste twee strandpalen ten oosten van het oosterstaketsel van Nieuwpoort en meette 345 meter in lengte. Op dit strand waren geen zwinnen aanwezig, doch wel kleine depressies waar bij laagtij water in achterbleef. Het wordt geklassificeerd als een LTBR-strand (Beyst *et al.*, 2001).

2.3.5 Baai van Heist

(51°21' NB 3°14' OL)

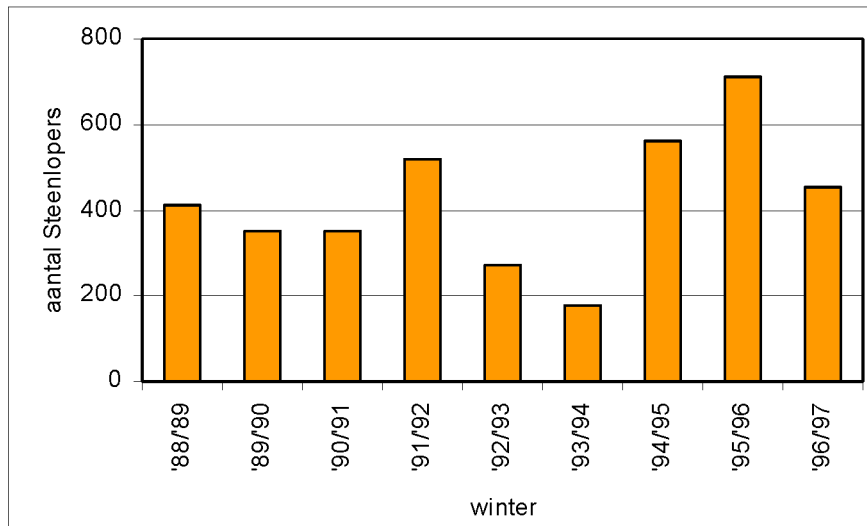
De Baai van Heist is een strand zonder zwinnenstructuur, met een vrij steil hellingsprofiel van 1,2°. Het wordt geklassificeerd als een ultra-dissipatief strand (Degraer *et al.*, 2003). Er werd geteld tussen de palenrij dicht tegen de oostdam van de Zeebrugse haven en de boeien die de Baai scheiden van het publieke strand (700 meter breed).

3 LITERATUURSTUDIE

3.1 Drieteenstrandloper

3.1.1 Voorkomen

De aantallen overwinteraars langs de Belgische kust pieken in de periode december-februari. Verder is er doortrek van juli tot november, en van maart tot in april. Vogels die hier overwinteren zijn hoofdzakelijk afkomstig uit Canada, Groenland en Spitsbergen. Figuur 1 toont de resultaten van totaaltellingen langs onze kust.



Figuur 1. Totale aantallen overwinterende Drieteenstrandlopers langs de Belgische kust.

De 1% norm van de West-Europese winterpopulatie van Drieteenstrandloper bedraagt 1200 vogels (Wetlands International, 2002), en deze norm is dus sinds het begin van de tellingen nooit gehaald (zie Figuur 1).

De verspreiding van Drieteenstrandlopers langs onze kust is niet homogeen en bovendien aan het getij gerelateerd. Grofweg komt het hier op neer dat de vogels zich bij hoog water concentreren langsheen de middenkust (Westende-De Haan), alwaar de aanwezige strandhoofden fungeren als hoogwatervluchtplaatsen. HVP-tellingen aan de westkust en oostkust leverden nooit meer dan enkele tientallen exemplaren op. Bij laagwater verspreiden de Drieteenstrandlopers zich over een veel groter gebied en wordt de westkust belangrijk als foerageergebied. Langs de oostkust, en dan vooral langs het traject Blankenberge-Zwin, worden maar zelden belangrijke aantallen geteld (De Putter *et al.*, 1989; 1993; Devos *et al.*, 1994; 1996; 1997; 1998).

3.1.2 Voedseleecologie

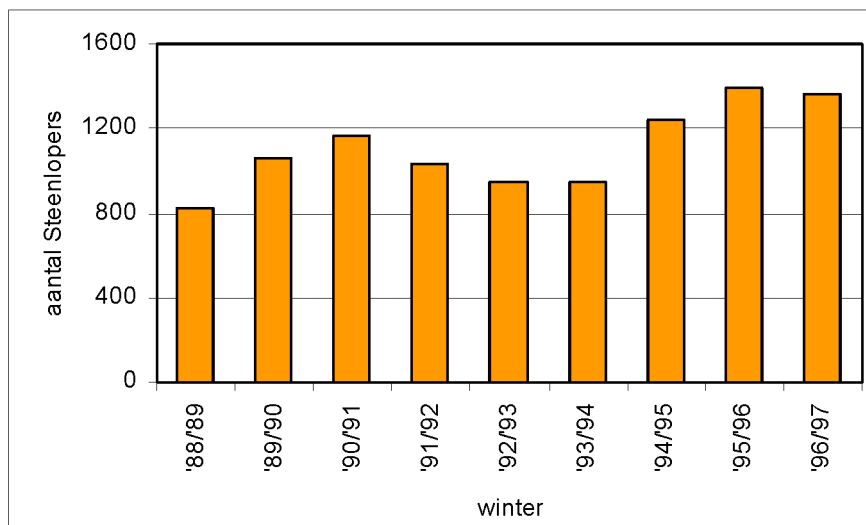
Drieteenstrandlopers zijn in de overwinteringsgebieden heel sterk kustgebonden. Buiten het broedseizoen hebben ze bovendien een sterke voorkeur voor zandige bodems, slibbige substraten worden in het algemeen gemeden (van de Kam *et al.*, 1999; van Turnhout *et al.*, 2005). Leopold *et al.* (2004) voerden een literatuurstudie uit naar het dieet van verschillende soorten wadvogels waaronder Drieteenstrandloper. Op basis hiervan, in combinatie met 'expert judgement' werden alle wadvogels gepositioneerd in een driehoeksdiagram, met onderscheid tussen drie hoofdprooigroepen: tweekleppige schelpdieren, wormen en overigen (oa. kreeftachtigen, insecten, niet-tweekleppige schelpdieren, vissen, plantaardig voedsel,...). Het dieet van Drieteenstrandloper werd ingeschat op 60% bestaande uit wormen, en 40% uit overigen. Langs de Noordzeestranden is de Gemshoornworm (*Scolecopsis squamata*) hierbij de talrijkste potentiële prooi (Dankers *et al.*, 1983; De Gee, 1984; Degraer *et al.*, 2003). Ook volgens Glutz Von Blotzheim *et al.* (1984) vormt *S. squamata* langs de Nederlandse kust het hoofdvoedsel.

Maagonderzoek op doortrekkende Drieteenstrandlopers in Nederland en Duitsland toonde aan dat regelmatig ook insecten (Diptera en Coleoptera) worden gegeten. Er werden ook resten gevonden van borstelwormen (*Scolecopsis squamata*, *Nerine cirrulatus*), bivalves (*Mytilus edulis*, *Spisula subtruncata*, *Macra corallina*), crustaceën (*Carcinus maenas*, *Crangon crangon*, *Talitrus saltator*, *Bathyporeia pilosa*, *Eurydice* sp.,...) en zelfs plantenmateriaal (Glutz Von Blotzheim *et al.*, 1984). In faeces van overwinterende Drieteenstrandlopers in Argentinië werden voornamelijk resten van kevers (Coleoptera) gevonden, daarnaast waren er belangrijke aantallen vliegen (Diptera), weekdieren (*Brachydontes rodriguezi*, *Corbula* sp.) en amphipoden (*Corophium* sp.). Hoewel bij directe observaties werd gezien hoe de vogels op borstelwormen foerageerden werden resten van borstelwormen slechts in één 'dropping' teruggevonden (Petracci, 2002). Bij directe observaties in Cadiz, Zuidwest-Spanje, werden Kokkel *Cerastoderma edule*, Wadpier *Hediste diversicolor* en de gastropod *Hydrobia* spp. als prooien herkend (Perez-Hurtado *et al.*, 1997).

3.2 Steenloper

3.2.1 Voorkomen

De Steenloper is na de Scholekster en Bonte Strandloper de talrijkste steltloper langs onze kust. Het zwaartepunt van de verspreiding ligt traditioneel aan de middenkust (Westende-De Haan) vanwege de vele strandhoofden aldaar (De Putter *et al.*, 1989; 1993; Devos *et al.*, 1994; 1996; 1997; 1998). De 1%-norm van de in West-Europa en Noordwest-Afrika overwinterende populatie is vastgesteld op 1000 vogels, en die norm wordt in België gedurende de meeste winters gehaald (zie Figuur 2). Vogels die bij ons overwinteren zijn voornamelijk afkomstig uit Groenland en Canada (Wetlands International, 2002). Scandinavische en West-Siberische populaties trekken hier in groot aantal door richting Noordwest-Afrika (Engledow *et al.*, 2001).



Figuur 2. Totale aantallen overwinterende Steenlopers langs de Belgische kust.

3.2.2 Voedseleecologie

Steenlopers zijn opportunisten met een gevarieerd dieet. Bovendien maken ze gebruik van een foerageertechniek uniek in de steltloperwereld: het omdraaien van stenen, schelpen, zeewierpakketjes enzovoort op zoek naar verborgen prooien. Hun stevige snavel stelt ze ook in staat schelpen stuk te pikken. Steenlopers zijn vaak geassocieerd met andere soorten om te profiteren van door deze soorten achtergelaten voedsel (resten van Kokkels). Ze voeden zich ook met aas, of met voedsel aangeboden door mensen. Steenlopers kunnen ook met de snavel in het substraat boren (Cramp & Simmons, 1983; van de Kam *et al.*, 1999).

Op mosselbedden in de UK (Morecambe Bay) concentreren Steenlopers zich op Strandkrabben (*Carcinus maenas*), Mossels (*Mytilus edulis*) en de amphipode *Gammarus* sp. Op het steenstort gaan

ze op zoek naar zeepokken (*Balanus* sp.), Strandkrabben (*Carcinus maenas*) en *Littorina* sp. en in de slibrijke zones tussen het steenstort wordt naar kleine invertebraten (amphipoden) gezocht.

Terwijl overwinterende Steenlopers volgens Whitfield (1990) op harde substraten over verschillende foerageertechnieken beschikken, passen ze op zandig substraat slechts één van die technieken toe, met name 'surface pecking', dit is het vangen van prooien op of juist onder het substraat. Op zacht substraat gaan ze onder andere op zoek naar kleine invertebraten langs de terugtrekkende waterlijn (Fleischer *et al.*, 1983). Harris (1979) stelde vast dat Steenlopers bij laag water langs de waterlijn op amphipoden foerageerden, om zich bij opkomend tij over het intertidaal te verspreiden om op zeewierbedden te foerageren. Bij hoogwater tenslotte foerageren Steenlopers vaak langs het vloedmerk, op zoek naar diptera en amphipodes (Evans *et al.*, 1976).

Langs onze kust zijn Steenlopers naar voedsel toe sterk afhankelijk van strandhoofden. Bij laag tij blijken gemiddeld 80% van de Steenlopers langs onze kust te foerageren op strandhoofden. Veel van de vogels 'op het strand' bleken bovendien op het aanspoelsel langsheen deze strandhoofden te foerageren. Bij hoogwater verzamelen ze zich op hoogwatervluchtplaatsen om te rusten, maar ook daar wordt regelmatig verder gevoerageerd (Engledow *et al.*, 2001). Belangrijke HVP's langsheen onze kust zijn de strandhoofden te Raverszijde, de oosterstaketsels te Nieuwpoort en Oostende, en het jachthaventje van Blankenberge (Devos *et al.*, 1998).

3.3 Kokmeeuw

3.3.1 Voorkomen

Bij ons overwinterende vogels zijn afkomstig uit noordelijker gelegen landen van Nederland tot de voormalige Sowjet-Unie. Een totaaltelling langs onze Vlaamse kust in december 1989 leverde 10.255 exemplaren op (Devos & Debruyne, 1990). Vijf totaaltellingen in de winter 1998-1999 leverden echter maximaal 4220 Kokmeeuwen op in december (Spanoghe, 1999). De enige totaaltelling in de winter 2000-2001 resulteerde in 2715 exemplaren op 28 januari ((Devos & Debruyne, 1990; Spanoghe, 1999; Devos & Spanoghe, 2002). De winteraantallen in het binnenland liggen een pak hoger dan aan de kust, getuige de hele grote aantallen die worden geteld op meeuwenlaapplaatsen. In drie opeenvolgende winters werden simultane slaaplaattellingen georganiseerd. Het aantal Kokmeeuwen verspreid over belangrijke slaapplaatsen in Vlaanderen varieerde in de periode 2000-2002 tussen 99.058 en 126.513 (Devos & Spanoghe, 2002).

3.3.2 Voedseleecologie

Foerageermethodes van Kokmeeuwen variëren sterk met de plaats, het seizoen, de voedselbeschikbaarheid en het individu. Oorspronkelijk waren Kokmeeuwen typische binnenlandsoorten, behendig genoeg om al vliegend insecten te vangen. Creutz (1963) onderzocht het voedsel in een in het binnenland gelegen kolonie en vond in de magen van de onderzochte exemplaren gemiddeld 80% insecten, 15% regenwormen (*Lumbricus* sp.) en voor het overige hoofdzakelijk vis en knaagdieren. In zuidoost-Noorwegen vond Hanssen (1982) in uitgebraakt voedsel in 44% van de gevallen insecten, in 31% planten en in 22% regenwormen. In 18% van de gevallen werd afval (brood) gevonden en in 10% vis. In de loop van vorige eeuw is echter ook het kustgebied een geliefd foerageergebied geworden. Daar gaan ze in het intergetijdengebied op zoek naar wormen, schelpen, krabben, en in ondiepe plasjes jagen ze op kleine vissen en garnalen. De technieken zijn ook in het kustgebied velerlei. Al trappelend bijvoorbeeld worden prooien uit het slik gespoeld. Kokmeeuwen zijn ook echte rovers en stelen prooien van foeragerende steltlopers. Ze foerageren al wandelend of zwemmend in de zwinnen en plasjes op zoek naar garnalen. Foerageren op garnalen gebeurt regelmatig ook al plonsduikend, waarbij de vogels zich vanaf lage hoogte in het water duiken, niet zelden voorafgegaan door bidden (Cramp & Simmons, 1983; van de Kam *et al.*, 1999).

Een Nederlandse studie (Ysebaert & Meire, 1989) onderzocht onder andere het foerageergedrag van Kokmeeuwen in drie kolonies langs de Westerschelde. Deze studie beschrijft dus enkel de voedseleecologie tijdens het broedseizoen. Hieruit bleek dat Kokmeeuwen uit verschillende kolonies verschillende foerageerhabitats verkozen. In het Zwin zochten Kokmeeuwen hun voedsel hoofdzakelijk binnendijs, in Paulinaschor zowel binnen- als buitendijs, en in Saeftinghe voornamelijk

buitendijks. Binnendijks foeragerende Kokmeeuwen gaan in de eerste plaats op zoek naar insecten in graslanden, en soms werden ook regenwormen gegeten. Buitendijks werd meestal op het slik gefoerageerd, hoofdzakelijk op *Nereis* sp., maar vooral in Saefthinghe werd soms massaal op aasgarnalen (Mysidaceae) gefoerageerd.

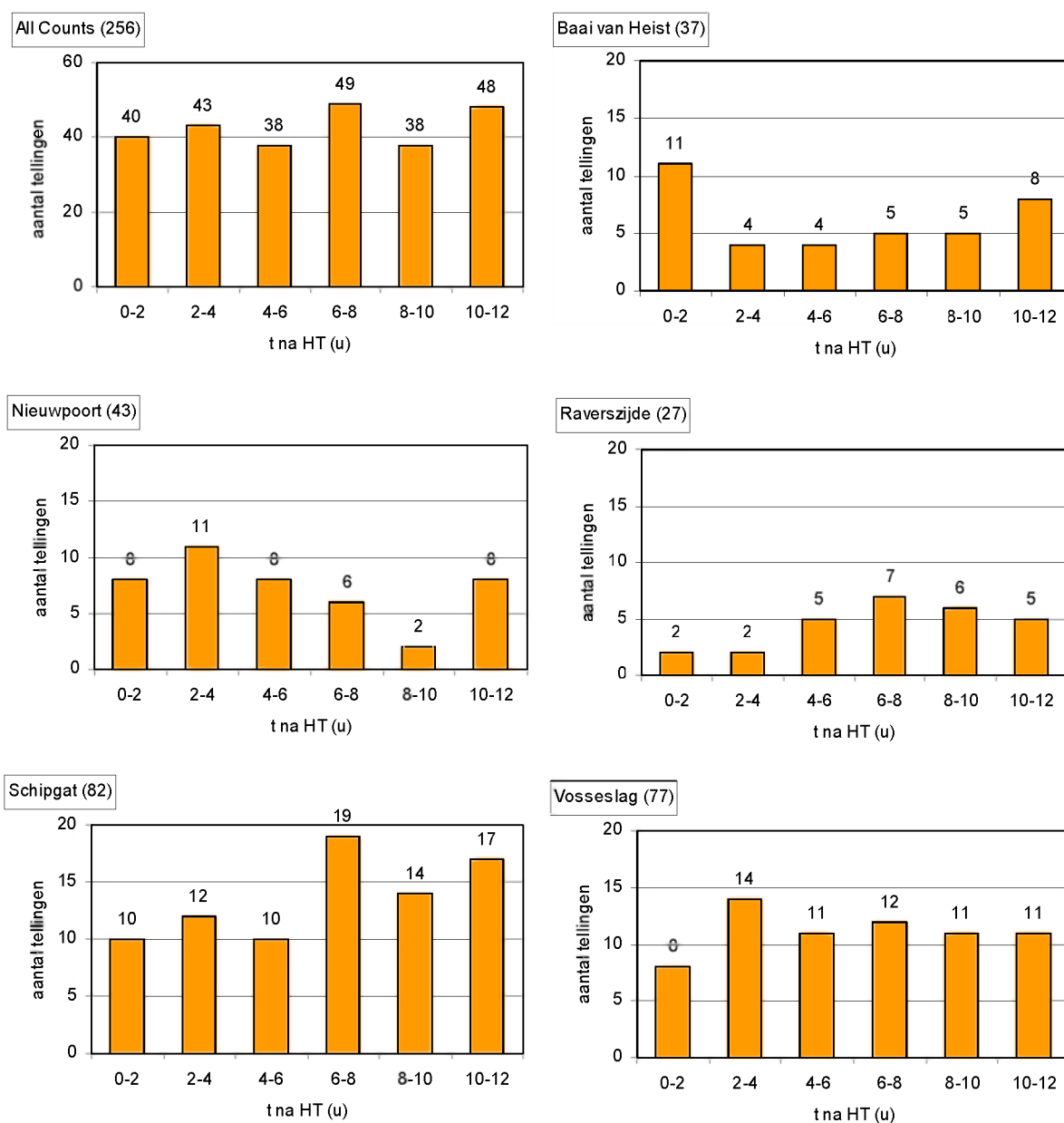
4 RESULTATEN EN DISCUSSIE

4.1 STRANDSCANS

4.1.1 Aantal tellingen

In totaal werden 256 strandscans uitgevoerd verdeeld over vijf stranden. De tellingen in Nieuwpoort, Raverszijde, Schipgat en Vosseslag vonden alle plaats van eind september tot eind december 2005. De tellingen in de Baai van Heist geschieden daarentegen eerder dat jaar tussen 23 februari en 8 maart. Hier dient in de verwerking rekening mee worden gehouden.

Het aantal tellingen per strand wordt grafisch voorgesteld in functie van het getij (zie Figuur 3). Er werd gepoogd het aantal tellingen goed te spreiden over een volledige getijdencyclus. Uit de figuren blijkt dat dit goed gelukt is op de stranden Vosseslag en Schipgat, en slechts in mindere mate op de andere drie stranden.



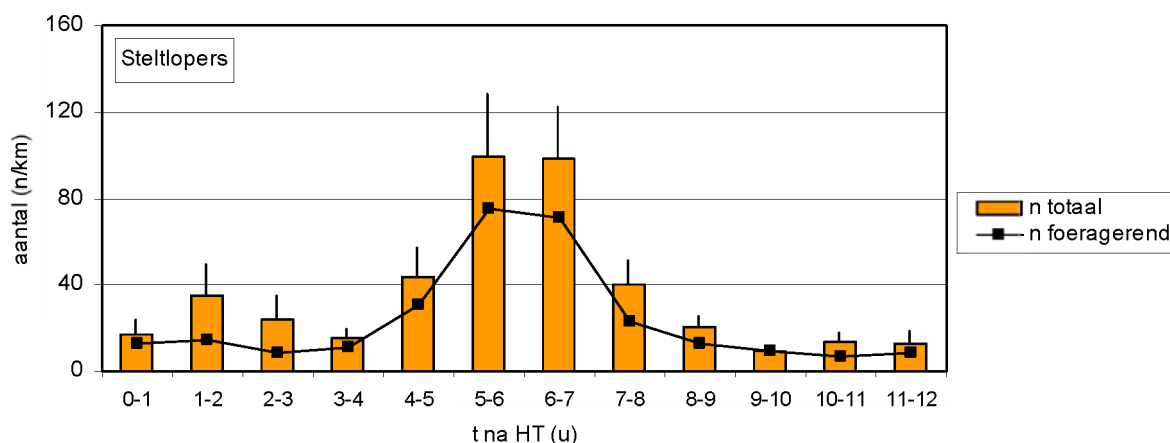
Figuur 3. Aantal uitgevoerde strandscans in relatie tot het getij op de verschillende stranden.

Merk op dat laag tij gemiddeld 6,5 uur na hoogtij valt. Bovendien duurt een volledige getijdencyclus gemiddeld ongeveer 12,5 uur. In de figuren wordt dit vereenvoudigd afgebeeld, doch in werkelijkheid is er per balk een verschuiving van vijf minuten.

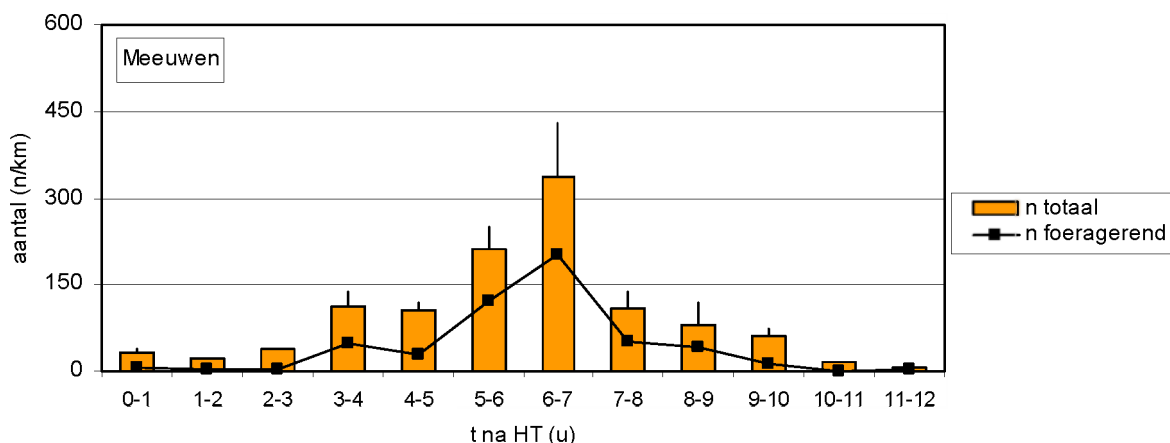
4.1.2 Aantallen vogels in relatie tot het getij

4.1.2.1 Algemeen

Uit Figuur 4 en Figuur 5 blijkt een sterke relatie tussen het getij en de aantallen vogels aanwezig op het strand (Kruskal-Wallis, $p=0,000$ resp. $p=0,000 < 0,050$). Steltlopers vertonen een sterk verhoogde aanwezigheid op de stranden van een urenhalf voor tot een half uur na laagwater. Voor de aantallen meeuwen geldt min of meer hetzelfde, al pieken de aantallen pas echt rond laagwater.

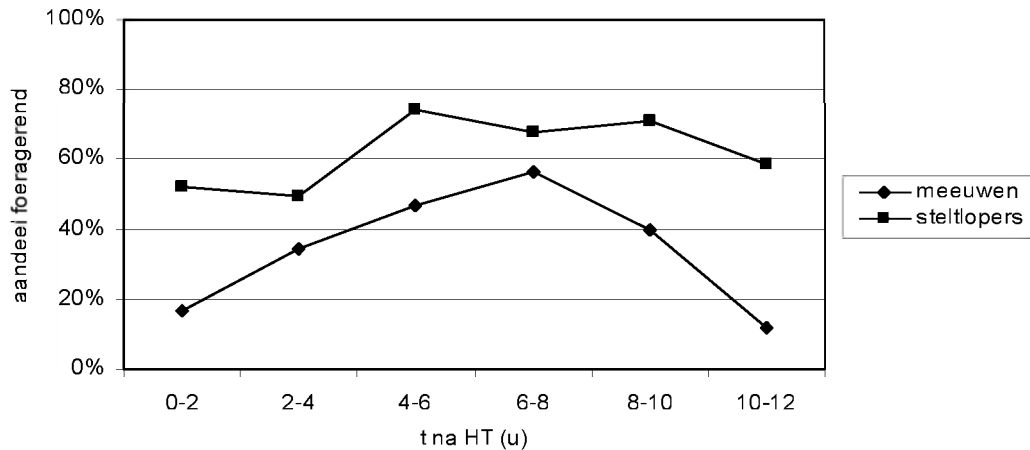


Figuur 4. Totale aantallen (+ standaarderror) en foeragerende aantallen steltlopers (Drieteenstrandloper, Bonte Strandloper, Scholekster, Zilverplevier) in relatie tot het getij.



Figuur 5. Totale aantallen (+ standaarderror) en foeragerende aantallen meeuwen (Kokmeeuw, Stormmeeuw, Zilvermeeuw) op de Belgische stranden in relatie tot het getij.

Terwijl de aantallen meeuwen en steltlopers een gelijkaardig getijafhankelijk verloop kennen, met een piek rond laagwater, verloopt het aandeel foeragerende meeuwen volgens een heel ander patroon dan het aandeel foeragerende steltlopers (Figuur 6). In vergelijking met de meeuwen is doorheen gans de getijdencyclus een groter aandeel steltlopers op zoek naar voedsel. Gemiddeld zoekt steeds 50 tot 75 procent van de steltlopers naar voedsel, dit tegenover 15 tot 60% van de meeuwen. Relatief gezien foerageren de meeste steltlopers tussen 2 uur voor tot vier uur na laagtij. Het aandeel foeragerende meeuwen vertoont een meer uitgesproken getijafhankelijk verloop, geleidelijk stijgend bij afgaand tij en snel afnemend bij opkomend water.

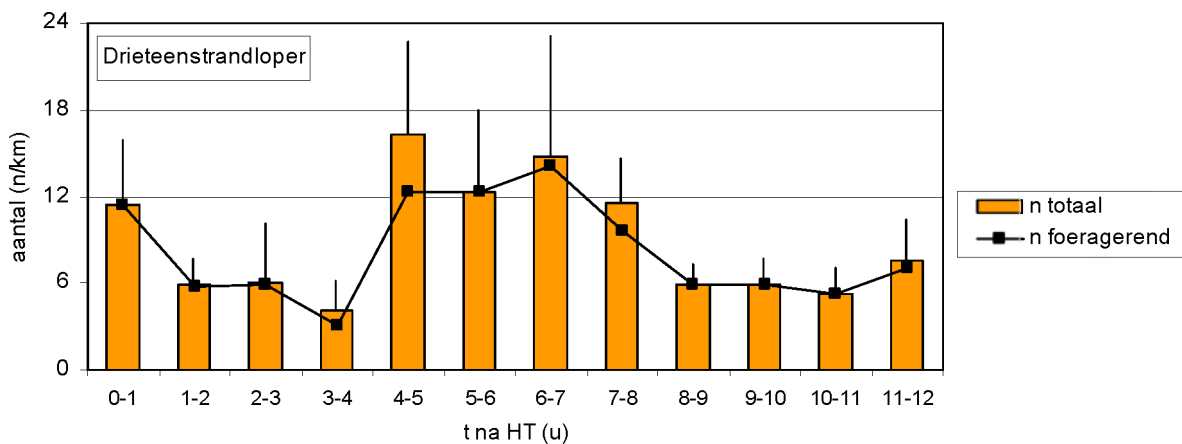


Figuur 6. Verloop van het aandeel foeragerende steltlopers en meeuwen in functie van het getij.

Naarmate het water terugtrekt bij eb komt een grotere oppervlakte foerageergebied vrij voor vogels, en dit uit zich dus in de sterk getijafhankelijke aantallen vogels. Bovendien is bij laagwater ook een groter aandeel van de aanwezige vogels aan het foerageren. Dit resultaat komt goed overeen met de telresultaten in Schipgat gepresenteerd in Stuer (2002), die stelt dat de aantallen foeragerende vogels stijgt vanaf 2 uur voor laagtij, om een maximum te bereiken rond laagtij en dan weer af te nemen.

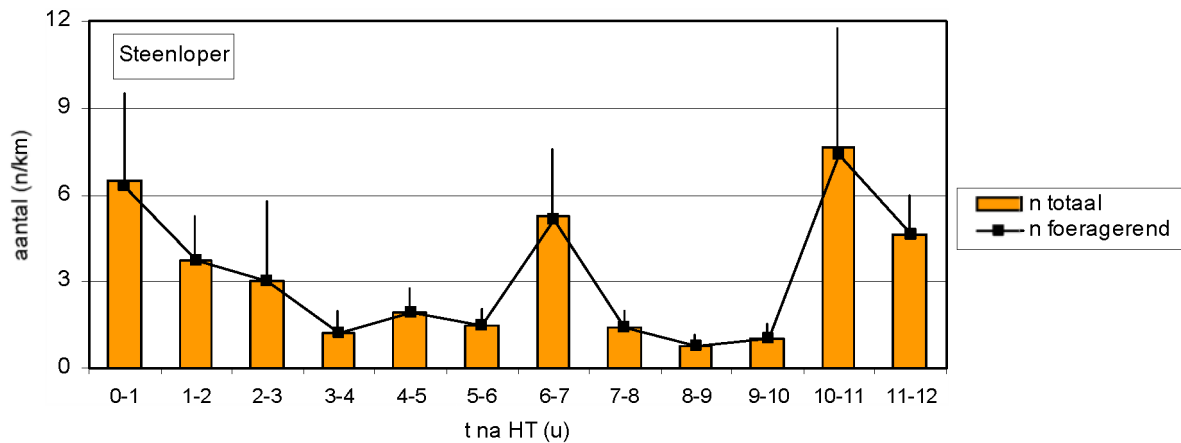
4.1.2.2 Doelsoorten: aantallen in functie van het getij

Ook bij drie doelsoorten is een duidelijk getijafhankelijk verloop zichtbaar. Drieteenstrandloper blijkt vooral van 2,5 uur voor tot 1,5 uur na laagtij in verhoogde aantallen aanwezig op het strand. Ook net na hoogtij blijken verhoogde aantallen aanwezig (Figuur 7). Deze verschillen zijn echter niet significant volgens een Kruskal-Wallis test ($p=0,228 > 0,050$).



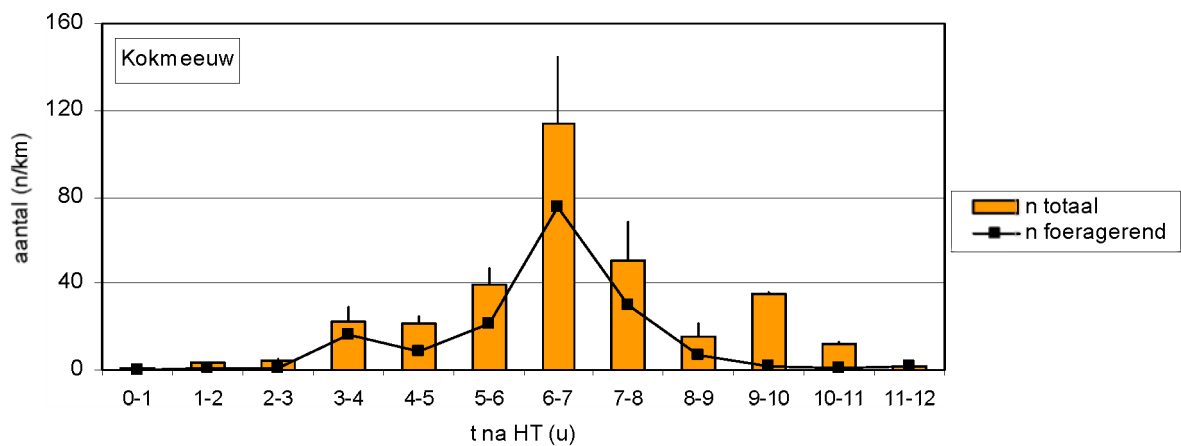
Figuur 7. Totale aantallen (+standaarderror) en foeragerende aantallen Drieteenstrandloper in relatie tot het getij.

Steenlopers komen in twee afzonderlijke aantalspieken op de Belgische stranden voor, met name één net rond laagwater (tussen 6 en 7 uur na hoogtij), en één rond hoogwater (van 2,5 uur voor tot 1 uur na hoogwater) (Figuur 8). Net als bij Drieteenstrandloper zijn deze verschillen echter niet significant (Kruskal-Wallis, $p=0,149 > 0,050$).



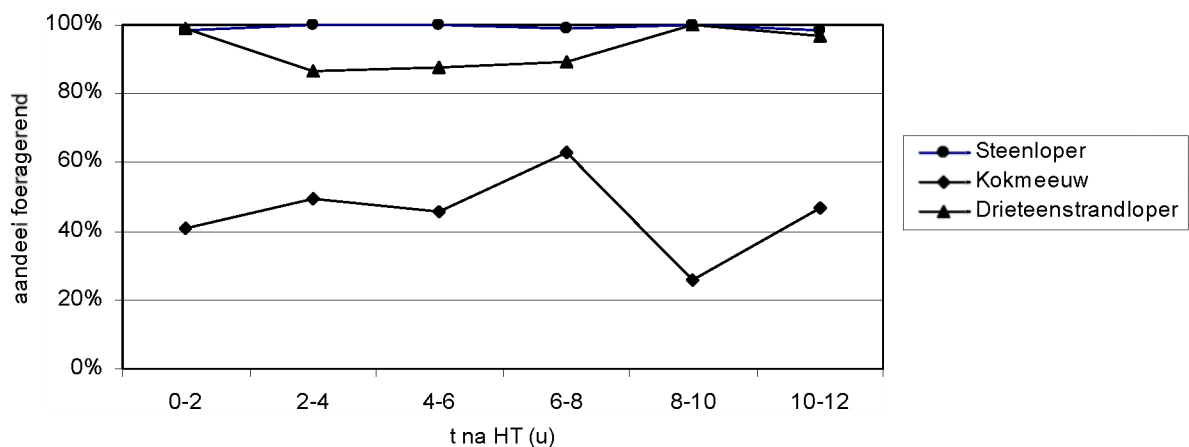
Figuur 8. Totale aantallen (+standaarderror) en foeragerende aantallen Steenloper in relatie tot het getij.

Het getijafhankelijk aantalsverloop van deze beide steltlopersoorten strookt dus niet met het typische beeld voor steltlopers zoals verkregen in Figuur 5. Dit is wel zo voor Kokmeeuw met een zeer uitgesproken aantalspiek rond laagwater (significant, Kruskal-Wallis, $p=0,000<0,050$) (Figuur 9).



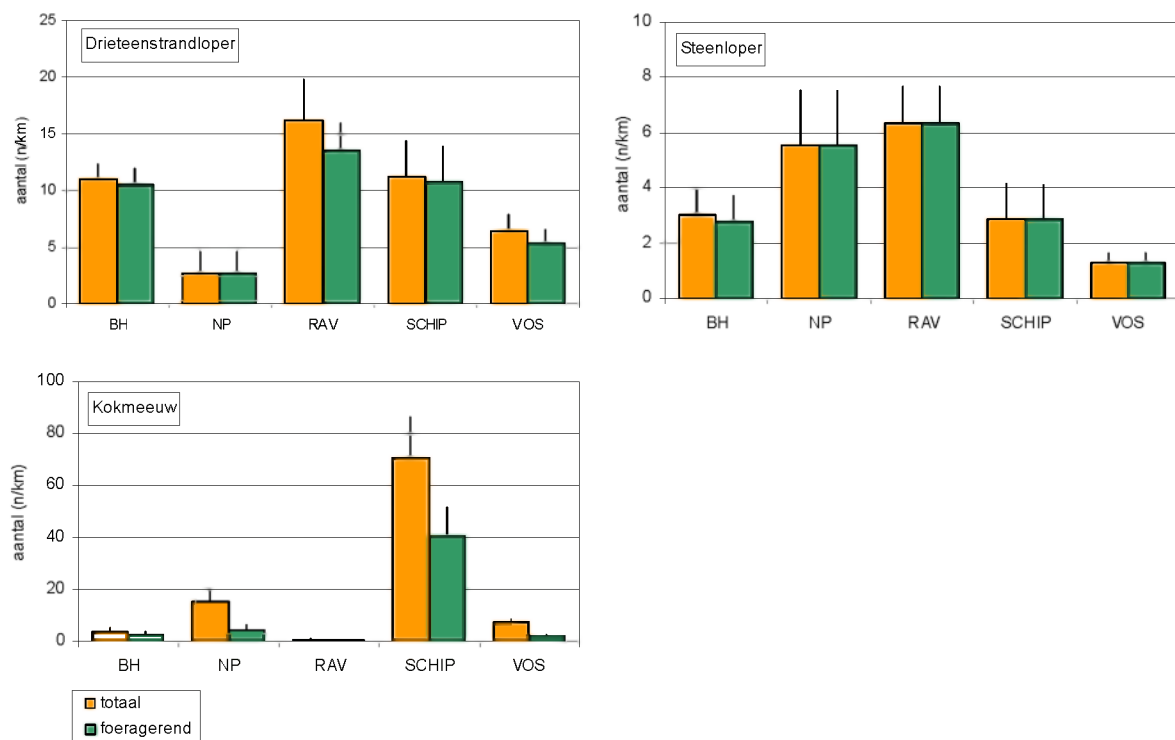
Figuur 9. Totale aantallen (+standaarderror) en foeragerende aantallen Kokmeeuw in relatie tot het getij.

Uit Figuur 10 blijkt dat zowel Drieteenstrandloper als Steenloper het grootste deel van de tijd foerageren, hoewel Drieteenstrandlopers ook af en toe rustend werden waargenomen. Het aandeel foeragerende Kokmeeuwen ligt een pak lager met waarden die variëren tussen 25 en 60%. Relatief gezien foerageren de meeste Kokmeeuwen rond laagwater.



Figuur 10. Verloop van het aandeel foeragerende Drieteenstrandlopers, Steenlopers en Kokmeeuwen in functie van het getij.

4.1.2.3 Doelsoorten: aantallen per strand



Figuur 11. Gemiddelde aantallen Drieteenstrandloper, Steenloper en Kokmeeuw per strand (+standaarderror).

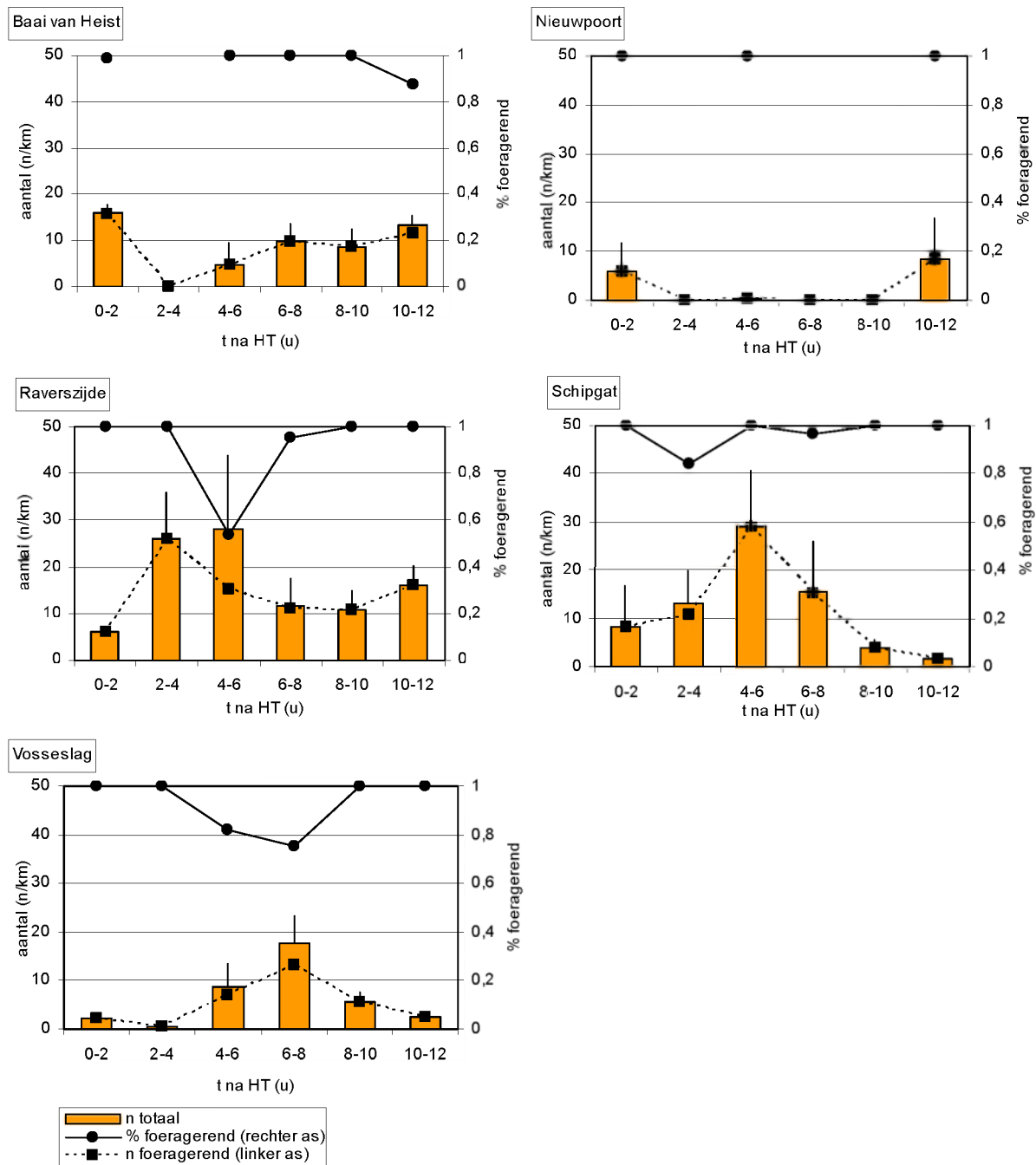
Uit Figuur 11 blijkt dat de getelde aantallen sterk verschillen van strand tot strand. De grootste aantallen Drieteenstrandlopers werden geteld te Raverszijde, Schipgat en de Baai van Heist, met gemiddeld meer dan tien vogels per strekkende kilometer. Het minste Drieteenstrandlopers zaten in Nieuwpoort, met nog geen drie exemplaren per kilometer.

De meeste Steenlopers werden gezien in Raverszijde en Nieuwpoort, alwaar gemiddeld ongeveer zes foeragerende vogels per kilometer strand werden geteld. In de Baai van Heist en Schipgat zaten gemiddeld 3 Steenlopers per kilometer, en in Vosseslag gemiddeld ruim één exemplaar.

Tenslotte werden in vergelijking met de andere stranden extreem veel Kokmeeuwen geteld in Schipgat. Gemiddeld zaten daar per telling ongeveer 70 Kokmeeuwen per kilometer, waarvan ruim de helft foerageerde. In Raverszijde werden heel lage aantallen gezien.

4.2 DRIETEENSTRANDLOPER

4.2.1 Resultaten strandscans

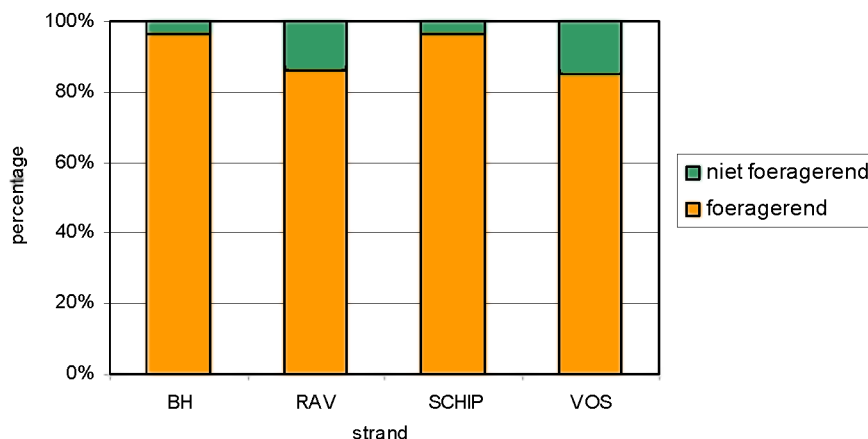


Figuur 12. Gemiddelde aantallen Drieteenstrandloper per strekkende kilometer (+standaarderror) op de onderzochte stranden in relatie tot het getij.

Enkel voor de stranden Baai van Heist en Vosseslag blijkt het getijafhankelijk aantalsverloop significant (Kruskal-Wallis, $p < 0,050$). Desalniettemin vertonen de aantallen te Raverszijde, Schipgat en Vosseslag een uitgesproken verloop met het hoogste aantal vogels vlak voor of rond laagwater. In de Baai van Heist daarentegen blijven de aantallen doorheen de getijdecyclus vrij constant, met een minimum tussen 2 en 4 uur na hoogtij. Dit minimum berust wellicht op toeval, want het cijfer is gebaseerd op 4 tellingen. Opvallend is dat in Nieuwpoort enkel van twee uur voor tot twee uur na hoogwater Drieteenstrandlopers werden waargenomen, en wellicht is het strand dus van gering belang als foerageergebied.

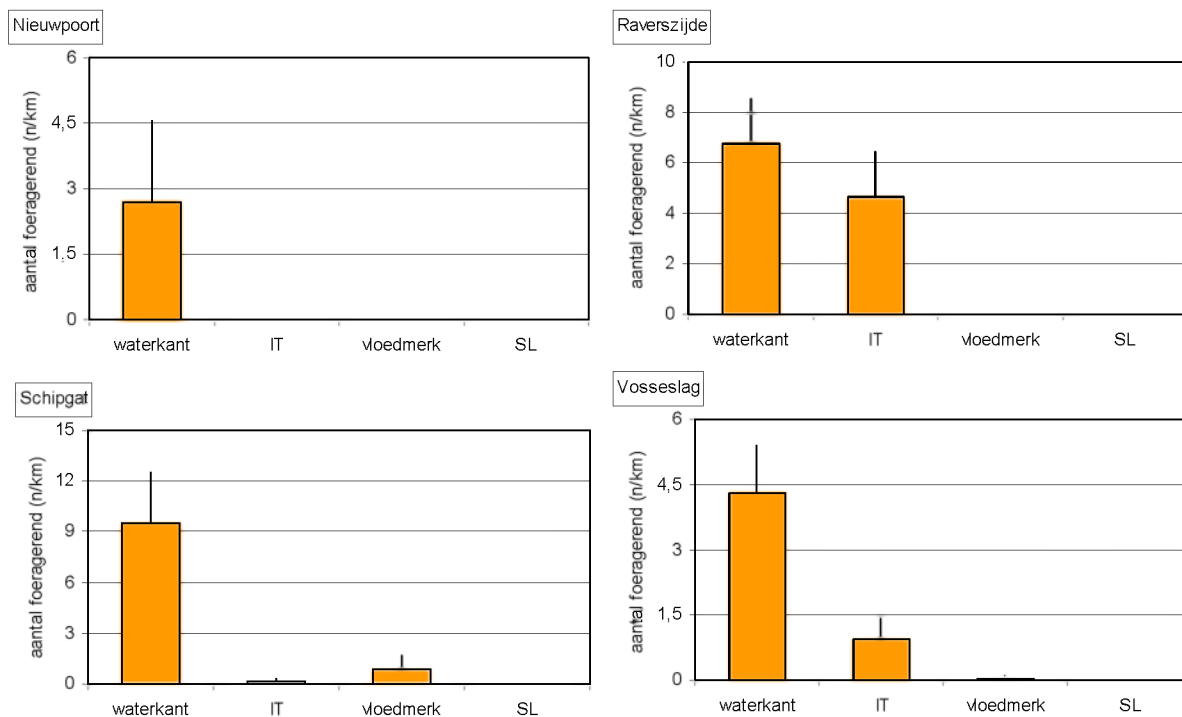
Het percentage foeragerende Drieteenstrandlopers blijft op de meeste stranden vrijwel steeds hoog en constant. In Raverszijde en Vosseslag werd bij afgaand tij wel een duidelijke daling in het percentage foeragerende vogels waargenomen.

De verhouding foeragerende/niet-foeragerende vogels verschilt licht van strand tot strand. Zo foerageerde zowel in Schipgat als in de Baai van Heist ruim 96% van de getelde Drieteenstrandlopers, terwijl in Raverszijde en Vosseslag respectievelijk 86 en 85% foerageerde. Deze verhouding werd bekomen door twee keer te middelen, eerst per getijfase en vervolgens over de hele getijcyclus. Alle stranden samen beschouwd bleek 94 procent van de getelde Drieteenstrandlopers te foerageren.

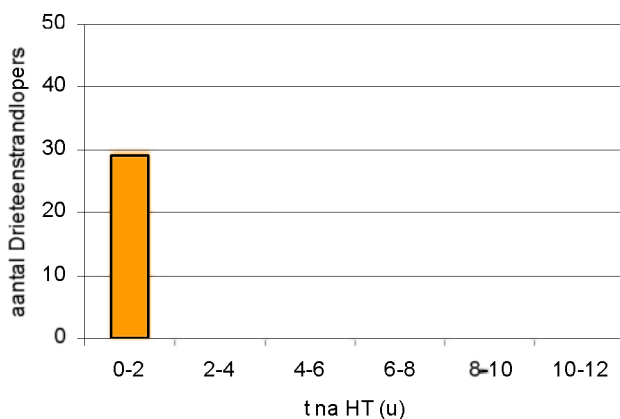


Figuur 13. Verhouding foeragerende versus niet foeragerende Drieteenstrandlopers vastgesteld tijdens de strandscans.

Tijdens de strandscans werd ook genoteerd waar de foeragerende vogels zich op het strand bevonden. Deze methodiek werd ten tijde van de tellingen in de Baai van Heist echter nog niet toegepast, vandaar dat voor dit strand geen resultaten worden besproken. Na analyse van de gegevens voor de vier stranden samen bleek dat het overgrote deel van de waargenomen foeragerende Drieteenstrandlopers geassocieerd is met de waterkant (80%). Slechts 15% van de getelde vogels foerageerde op het intertidaal, en nog eens 5 % was geassocieerd met het vloedmerk. Een heel sterke associatie met de waterkant werd waargenomen in Vosseslag en vooral te Schipgat en Nieuwpoort. Te Raverszijde bleek de voorkeur voor de waterkant echter minder uitgesproken. Een Mann-Whitney U-test ter vergelijking van de aantallen in de waterkant en op het intertidaal toonde dat de verschillen in Nieuwpoort, Schipgat en Vosseslag significant zijn ($p=0,000 < 0,050$), dit in tegenstelling tot Raverszijde ($p=0,146 > 0,050$). Drieteenstrandlopers bleken enkel te foerageren op de vloedlijn tijdens hoogwater, met andere woorden wanneer geen andere voedselbronnen beschikbaar zijn (Figuur 15).



Figuur 14. Localisatie van foeragerende Drieteenstrandlopers op vier verschillende stranden (IT: intertidaal, SL: supralittoraal).



Figuur 15. Aantal waargenomen foeragerende Drieteenstrandlopers op het loedmerk en op het supralittoraal in functie van het getij.

4.2.2 Resultaten voedselprotocols

Bij Drieteenstrandloper werden verschillende foerageerstrategieën waargenomen. Enerzijds kon de soort op zoek gaan naar macrobenthos door met de snavel het substraat af te zoeken ('borend' of 'lepelend'). Anderzijds struinden Drieteenstrandlopers de swash of het intertidaal af op zoek naar eetbaar organisch materiaal, en vaak gingen individuen hierbij erg opportunistisch te werk. Drieteenstrandlopers leken handig te profiteren van het tijdelijk door afgaand water vrijkomen van bepaalde voedselbronnen, zoals bijvoorbeeld 'aanspoelzones'. Dit zijn zones op het intertidaal waar voedsel in grote concentraties is samengespoeld door, bijvoorbeeld, een onregelmatigheid in het strandreliëf. Als zo'n aanspoelzone bij terugtrekkend tij bloot komt te liggen werden deze vrijwel meteen gekoloniseerd door foeragerende steltlopers, waaronder Drieteenstrandlopers en Steenlopers.

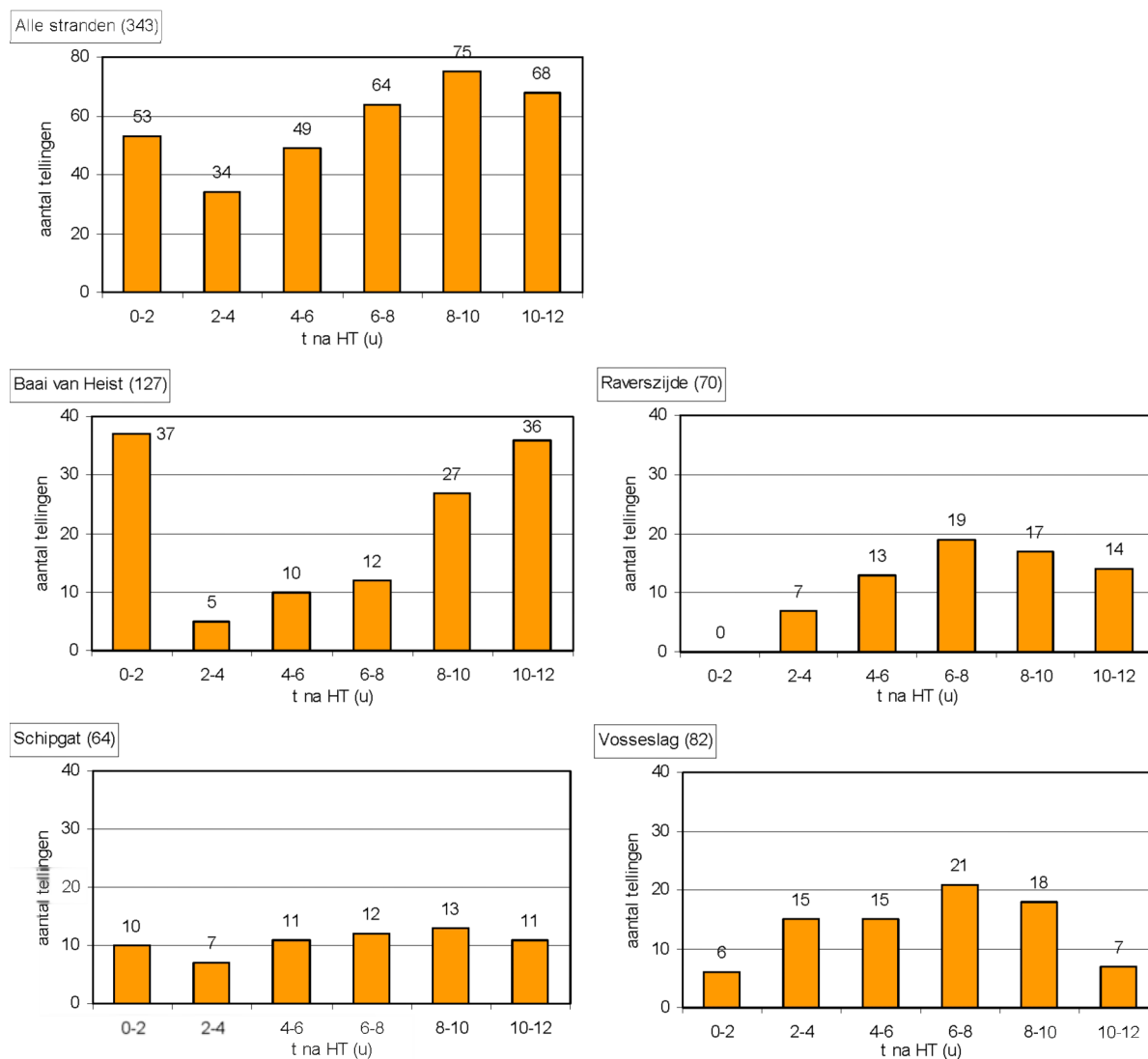
4.2.2.1 Aantal protocols

Er werden in totaal 343 voedselprotocols uitgevoerd van Drieteenstrandloper. Hiervan werden er 127 verricht in de Baai van Heist in de periode februari-maart 2005, en 216 verdeeld over de stranden van Raverszijde, Schipgat en Vosseslag in de periode oktober-december 2005. Gemiddeld duurde een protocol drie minuten (Tabel 1).

Tabel 1. Overzicht van het aantal voedselprotocols per strand en gemiddelde duur.

Strand	N protocols	Gem. duur	Std. Deviatie
Baai van Heist	127	3'26"	1'44"
Raverszijde	70	2'48"	1'18"
Schipgat	64	2'34"	1'26"
Vosseslag	82	2'56"	1'27"
Totaal	343	3'02"	1'33"

Figuur 16 toont per strand het aantal uitgevoerde protocols in relatie tot het getij. In Schipgat en Vosseslag blijkt het aantal voedselprotocols vrij gelijkmatig verdeeld over de getijdecyclus. In de Baai van Heist werd in verhouding te weinig geprotocolleerd bij afgaand tij, en in Raverszijde werd geen enkel voedselprotocol uitgevoerd tussen 0 en 2 uur na hoogwater.



Figuur 16. Aantal uitgevoerde voedselprotocols van Drieteenstrandloper in relatie tot het getij.

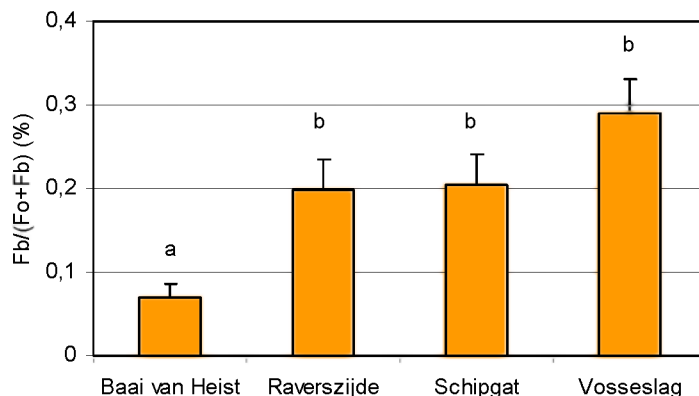
4.2.2.2 Tijdsbesteding

Tijdens de voedselprotocols werd steeds veel aandacht geschonken aan de tijdsbesteding van individuele vogels. De gevolgde Drieteenstrandlopers waren gemiddeld 85% van de tijd gericht voedsel aan het zoeken. Drie procent van de tijd werd gespendeerd aan het behandelen van prooi (eten), en nog eens zes procent van de tijd werd 'gelopen'. Samengeteld (94 procent, rekening houdend met het feit dat tijdens de strandscans ook etende en lopende vogels worden genoteerd als zijnde 'foeragerend') komt dit opvallend goed overeen met het resultaat van de strandscan, waaruit bleek dat 91% van de getelde individuen aan het foerageren was. Er werd slechts 4 tot 7% van de tijd gespendeerd aan poetsen, rusten of slapen. Op de vier beschouwde stranden werd een opvallend gelijkaardige tijdsbesteding opgemeten (zie Tabel 2).

Tabel 2. Tijdsbesteding van Drieteenstrandlopers gedurende de voedselprotocols.

Strand		Foerageren	Eten	Lopen	Vliegen	Poetsen	Rusten/ Slapen
Raverszijde (n=70)	Mean	0,81	0,04	0,10	0,02	0,03	0,01
	Std. Dev.	0,23	0,11	0,15	0,06	0,11	0,02
Schipgat (n=64)	Mean	0,84	0,05	0,05	0,02	0,02	0,02
	Std. Dev.	0,19	0,09	0,09	0,05	0,08	0,13
Vosseslag (n=82)	Mean	0,84	0,03	0,06	0,01	0,04	0,03
	Std. Dev.	0,25	0,08	0,13	0,02	0,17	0,16
Baai van Heist (n=127)	Mean	0,89	0,01	0,04	0,01	0,00	0,04
	Std. Dev.	0,19	0,04	0,10	0,03	0,01	0,15
Total (n=343)	Mean	0,85	0,03	0,06	0,01	0,02	0,03
	Std. Dev.	0,21	0,08	0,12	0,04	0,10	0,13

Bij de verwerking werd de status "foerageren" (F) verder opgedeeld op basis van het type foerageergedrag. Als de snavel het substraat niet of net aanraakte werd dit aangeduid als 'pikken' en waren de vogels op zoek naar voedsel op het oppervlak van het strand (F(o)). Indien de snavel echter duidelijk doorheen het substraat werd bewogen (aangeduid als 'boren' of 'lepelen') werd ervan uitgegaan dat de vogels op zoek waren naar macrobenthos (F(b)).



Figuur 17. Aandeel van Fb (foerageren op benthos) in totale foerageertijd met aanduiding van standaarderror en significantieniveaus.

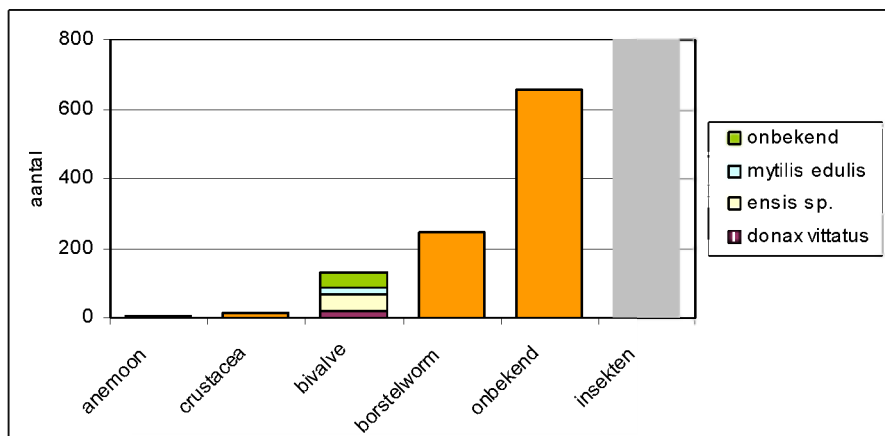
Gemiddeld werd ruim driekwart van de foerageertijd al pikkend gefoerageerd, en amper een kwart al borend of lepelend. Dit is een opvallend resultaat aangezien dit betekent dat nog geen vierde van de foerageertijd op benthos wordt gefoerageerd, en het dieet van Drieteenstrandlopers zich voor de rest beperkt tot hetgeen door de zee op het strand wordt aangebracht en achtergelaten. Te Raverszijde en Schipgat werd een heel gelijkaardige verhouding F(o)/F(b) vastgesteld. In Vosseslag werd duidelijk meer op benthos gefoerageerd, en in de Baai van Heist verhoudingsgewijs een pak minder. Het verschil tussen de Baai van Heist en de andere drie stranden is significant (Mann Whitney U-test, $p=0,000<0,050$).

4.2.2.3 Foerageergedrag

- Prooikeuze

1056 maal werd waargenomen dat Drieteenstrandlopers aan het eten waren aan de hand van duidelijke slikbewegingen en/of zichtbare prooien. In 62% van de gevallen kon de opgenomen prooi echter niet op naam worden gebracht. Van de op naam gebrachte prooien bleken borstelwormen (voor overgrote deel wellicht *Scolelepis squamata*, zie ook resultaten faecesonderzoek) en bivalven het meest geget. In het geval van bivalven betrof het meestal (resten van) vlees in aangespoelde open schelpen (vnl. *Ensis* sp., *Donax vittatus*, *Mytilus edulis*), zelden werd waargenomen dat kleine (en levende) bivalven in hun geheel werden ingeslikt (*Macoma balthica*, *Abra* sp.). Ook werd waargenomen hoe Drieteenstrandlopers zich te goed deden aan resten achtergelaten door Scholeksters foeragerend op *Mytilus edulis* of *Cerastoderma edule*. Een klein aantal prooien betrof crustaceën zoals aangespoelde krabben (vnl. *Carcinus Maenas*, *Cancer pagurus*), of garnalen (*Crangon crangon*) gevangen in wierpakketten achtergelaten door kruiers. Tijdens rustig weer te Raverszijde, en bijgevolg een rustige swash, werd enkele malen waargenomen hoe Drieteenstrandlopers met de poten in het water bewegende prooien achterna zaten. Nadere inspectie van de swash toonde regelmatig rondzwemmende *Bathyporeia* sp. en *Euridice* sp. Vangsten van dit soort (kleine) prooien werden echter nooit rechtstreeks tijdens de protocols waargenomen, en kon bijgevolg niet worden gekwantificeerd. Hetzelfde gold ook voor volgend foerageergedrag. Bij langs de waterlijn foeragerende Drieteenstrandlopers werden soms heel hoge foerageerfrequenties opgemeten, schijnbaar zonder dat gegeten werd. Bij nader onderzoek werden deze erg hoge foerageerfrequenties steeds bereikt op de grens tussen verzadigd en onverzadigd strand bij opkomend tij, en bleken op deze lijn grote concentraties aanspoelende insecten aanwezig. Op deze grens werd ook regelmatig nog ander eetbaar organisch materiaal aangetroffen zoals afgestorven amphipodes (*Bathyporeia* sp.), juveniele mosseltjes (*Mytilus edulis*), Pissebedden,... Indien de vogels heel dicht te benaderen waren kon worden gezien hoe deze insecten van het substraat opgepikt werden, evenwel nog steeds zonder dat slikkende of etende snavelbewegingen merkbaar waren. De opname van insecten werd in het veld dus duidelijk vastgesteld maar kon in de praktijk onmogelijk betrouwbaar worden gekwantificeerd. Dit is in Figuur 18 opgenomen als een gearceerde balk. Wellicht zijn deze omstandigheden vrij uitzonderlijk, en mogelijk een gevolg van heersende windrichting (zeewaartse zuidoostenwind?), en ook van het seizoen. Het valt te verwachten dat men in de mid-winter dergelijke hoge concentraties kleine insecten niet zal aantreffen.

In een volgende alinea wordt gepoogd een inschatting te maken van de energie die gehaald wordt uit de opname van borstelwormen, als aandeel in de totale energiebehoefte.



Figuur 18. Overzicht van de gevangen prooien van Drieteenstrandloper (opname van insecten kon niet worden gekwantificeerd).

- Foerageerfrequenties, succes-rate en feeding rate: vergelijking stranden

De foerageerfrequentie (aantal foerageereenheden per minuut actief foerageren, ook wel aangeduid als pikfrequentie, maar deze term kan in dit geval verwarrend overkomen) van de gevolgde Drieteenstrandlopers bedroeg gemiddeld over de vier stranden 20,6 per minuut. Ze was het hoogst in Raverszijde (27,3 per minuut), en bedroeg in Vosseslag 23,0 en in Schipgat 22,6 per minuut. Deze

foerageerfrequenties verschillen significant (drie maal Mann-Whitney U test, $p=0,000<0,050$) van de foerageerfrequentie vastgesteld in de Baai van Heist (14,4 per minuut). Silliman *et al.* (1977) maten een foerageerfrequentie bij Drieteenstrandlopers van ongeveer 40 per minuut, wat dus beduidend hoger is dan de hier vastgestelde waarden.

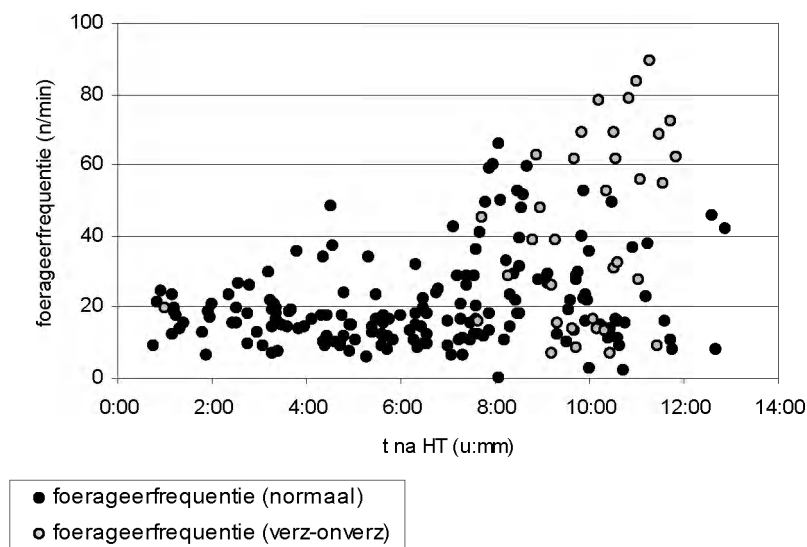
Voor de vangstefficiëntie geldt dat die in de Baai van Heist significant hoger ligt dan op de drie andere stranden (drie maal Mann whitney U-test, $p=0,000<0,050$). De vangstefficiëntie in Raverszijde is bovendien significant lager dan die in Vosseslag (Mann-Wwhitney U-test, $p=0,027<0,050$).

De lage foerageerfrequentie in de Baai van Heist wordt volledig gecompenseerd door de hoge vangstefficiëntie aldaar, en de gemiddelde feeding rate (aantal gevangen prooien per vijf minuten foerageertijd) blijkt er zelfs het hoogst (significant, drie maal Mann-Whitney U test, $p=0,000<0,050$). Ook voor de feeding rate geldt dat die in Raverszijde significant lager is dan die in Vosseslag (Mann-Whitney U test, $p=0,013<0,050$).

Tabel 3. Vangstefficiëntie, foerageerfrequentie en feeding rate van Drieteenstrandlopers op de verschillende stranden.

Strand		vangstefficiëntie (%)	foerageerfrequentie (n/minuut)	feeding rate (n prooien/5 min.)
Baai van Heist N=125	Mean	10,9	14,4	7,2
	Std. Deviation	9,8	5,5	6,1
Raverszijde N=69	Mean	3,4	27,3	2,5
	Std. Deviation	5,6	21,9	3,8
Vosseslag N=77	Mean	5,3	22,6	4,1
	Std. Deviation	6,9	14,4	4,8
Schipgat N=63	Mean	5,2	23,0	4,2
	Std. Deviation	7,1	14,8	5,4
Totaal N=334	Mean	7,0	20,6	4,9
	Std. Deviation	8,5	15,0	5,6

Uit Figuur 19 blijkt dat bij opkomend tij de maximale foerageerfrequenties duidelijk hoger zijn dan bij afgaand tij. Dit is voor een groot deel echter het gevolg van de soms grote concentraties insecten op de rand onverzadigd-verzadigd substraat. Gezien deze omstandigheden zich slechts enkele malen voordeden, en wellicht niet als representatief kunnen worden beschouwd voor een typisch winterse situatie werden de vogels die dit foerageergedrag vertoonden bij wijze van test uit de dataset weggelaten, en werden de parameters uit Tabel 3 opnieuw berekend. Bovendien was het bij dit foerageergedrag heel moeilijk om vangstefficiënties te bepalen, wat bijgevolg zou leiden tot onbetrouwbare resultaten voor de gemiddelde feeding rates.



Figuur 19. Vastgestelde foerageerfrequenties in relatie tot het getij met onderscheid tussen vogels foeragerend op insecten (grijs) en andere (zwart).

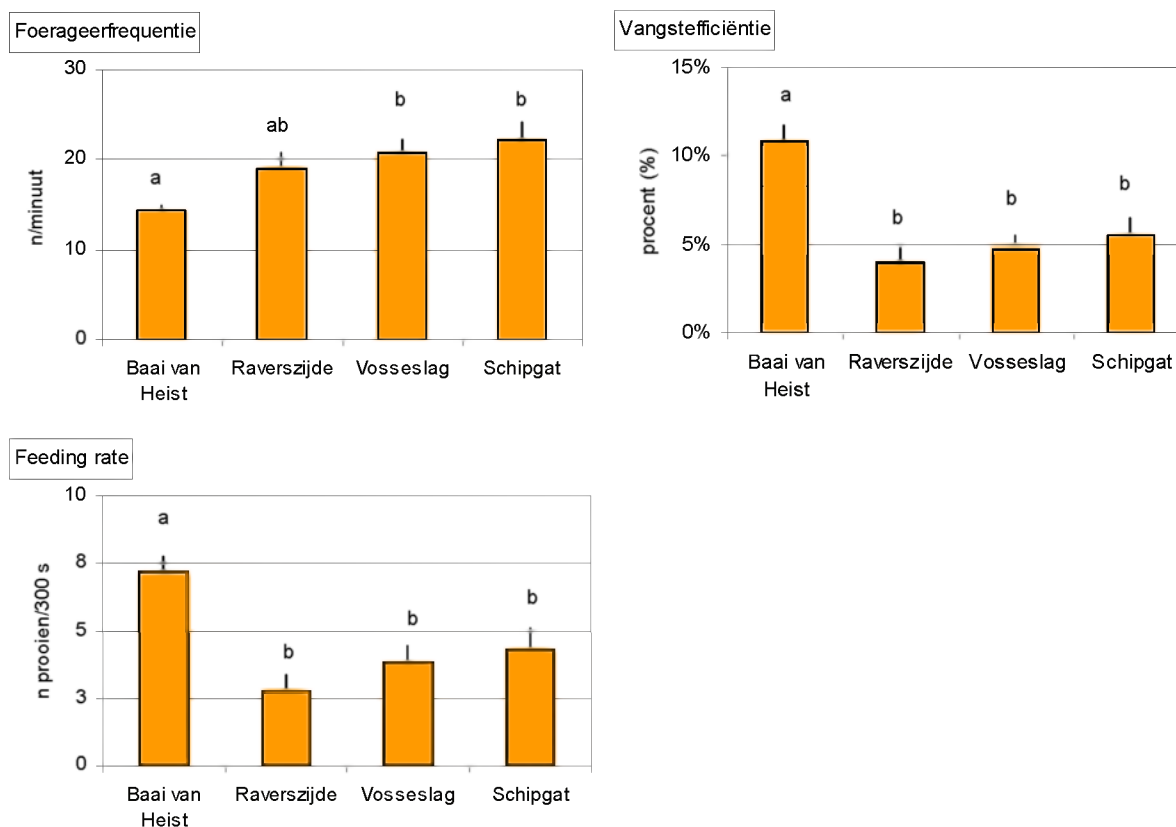
Uit Tabel 4 blijkt dat de vangstefficiënties na deze selectie ongeveer gelijk blijven, maar dat de gemiddelde foerageerfrequenties dalen, vooral dan in Raverszijde.

Tabel 4. Gemiddelde vangstefficiëntie en foerageerfrequentie van Drieteenstrandloper op de verschillende stranden na weglaten 'grijze waarden' (zie Figuur 19).

strand		vangstefficiëntie (%)	foerageerfrequentie (n/minuut)	feeding rate (n prooien/5 min.)
Baai van Heist	Mean	10,9	14,4	7,2
N=125	Std. Deviation	9,8	5,5	6,1
Raverszijde	Mean	4,0	19,0	2,8
N=55	Std. Deviation	5,9	12,4	4,1
Vosseslag	Mean	4,7	20,8	3,9
N=62	Std. Deviation	6,3	10,7	4,6
Schipgat	Mean	5,5	22,1	4,3
N=56	Std. Deviation	7,4	14,7	5,6
Totaal	Mean	7,3	18,0	5,2
N=334	Std. Deviation	8,6	10,7	5,6

Uiteindelijk is enkel het verschil tussen de foerageerfrequentie in de Baai van Heist enerzijds en de foerageerfrequenties te Vosseslag en Schipgat anderzijds significant (Mann-Whitney U-test, $p=0,000<0,005$). De foerageerfrequenties opgemeten in Raverszijde, Schipgat en Vosseslag liggen nu wel opvallend dicht bij elkaar rond de 20 per minuut.

De vangstefficiëntie blijkt terug het hoogst daar waar de foerageerfrequentie het laagst is, met name in de Baai van Heist, en dit verschil is telkens significant (drie maal Mann whitney U-test, $p=0,000<0,050$). Tot slot blijkt ook de feeding rate op de stranden Raverszijde, Schipgat en Vosseslag telkens significant te verschillen van de hogere feeding rate in de Baai van Heist (drie maal Mann whitney U-test, $p<0,050$).



Figuur 20. Vergelijking van de gemiddelde foerageerfrequentie, vangstefficiëntie en feeding rate vastgesteld op de verschillende stranden na aanpassing van de dataset, met aanduiding van standaarderrors en significantieniveau's.

- Foerageerfrequentie, succesrate en feeding rate: vergelijking foerageerwijze

Zoals reeds aangehaald blijken Drieteenstrandlopers slechts een vierde van hun foerageertijd op benthos te foerageren. Interessant is echter dat de vangstefficiëntie bij 'boren' (dit is zonder 'lepelen', 16%) bijna drie maal hoger lag dan bij pikken (6%). Vreemd is dat bij het zogenaamde 'lepelen' vrijwel nooit succes werd vastgesteld. Ofwel is dit omdat er effectief niets werd gevonden, ofwel omdat de gevonden prooien te klein waren om in het veld waar te nemen.

Indien we de parameters foerageerfrequentie, succes-rate en feeding rate herberekenen per strand en per foerageermethode bekomen we volgende Tabel 5.

Tabel 5. Overzicht foerageerparameters per strand en per foerageerwijze (F.R.=feeding rate).

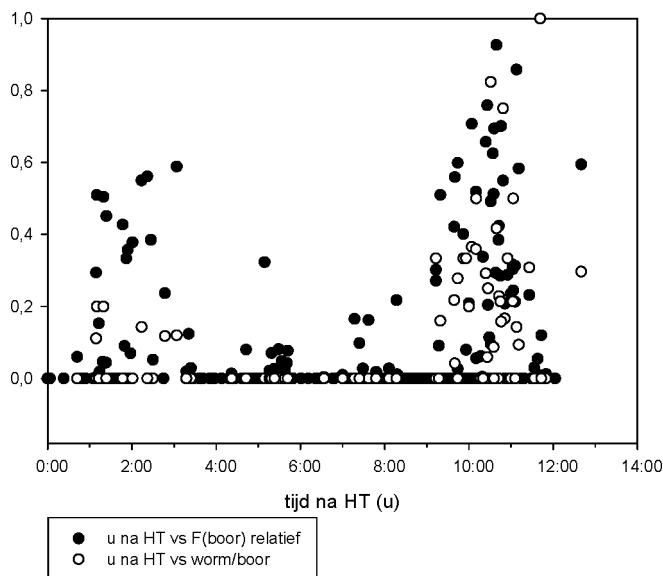
Strand	Foerageer-frequentie (F) (n/minuut)	Foerageer-frequentie (Fb) (n/minuut)	Vangst-efficiëntie (F)	Vangst-efficiëntie (Fb)	F.R. (F) (n prooi/5 min.)	F.R. (Fb) (n prooi/5 min.)
Baai van Heist	14,2	13,3	9%	38%	6,6	25,2
Raverszijde	20,0	23,2	3%	5%	2,9	6,1
Schipgat	21,9	19,2	5%	5%	5,2	5,1
Vosseslag	19,6	19,4	3%	10%	3,3	9,5
Totaal	17,1	18,9	6%	12%	5,3	11,1

Er bleek vrijwel geen verschil in foerageerfrequentie tussen pikken enerzijds en boren/lepelen anderzijds. Zoals reeds aangehaald blijkt dat de vangstefficiëntie bij foerageren op benthos (12%) dubbel zo hoog ligt dan bij pikken (6%), en als enkel het 'boren' wordt beschouwd (zonder 'lepelen') is het succes zelfs bijna drie keer zo hoog.

Uit een vorige paragraaf (zie ook Figuur 17) bleken Drieteenstrandlopers in de Baai van Heist relatief gezien slechts korte tijd op benthos te foerageren. Uit de resultaten hier blijken zowel de vangstefficiëntie (38%) als de feeding rate (25 wormen op vijf minuten) daar bij het foerageren op *S. squamata* echter bijzonder hoog te liggen in vergelijking met de andere stranden. Hieruit blijkt meteen ook dat de significant hogere feeding rate die werd vastgesteld in de Baai (Figuur 20) mede het gevolg is van het zeer succesvol foerageren op benthos.

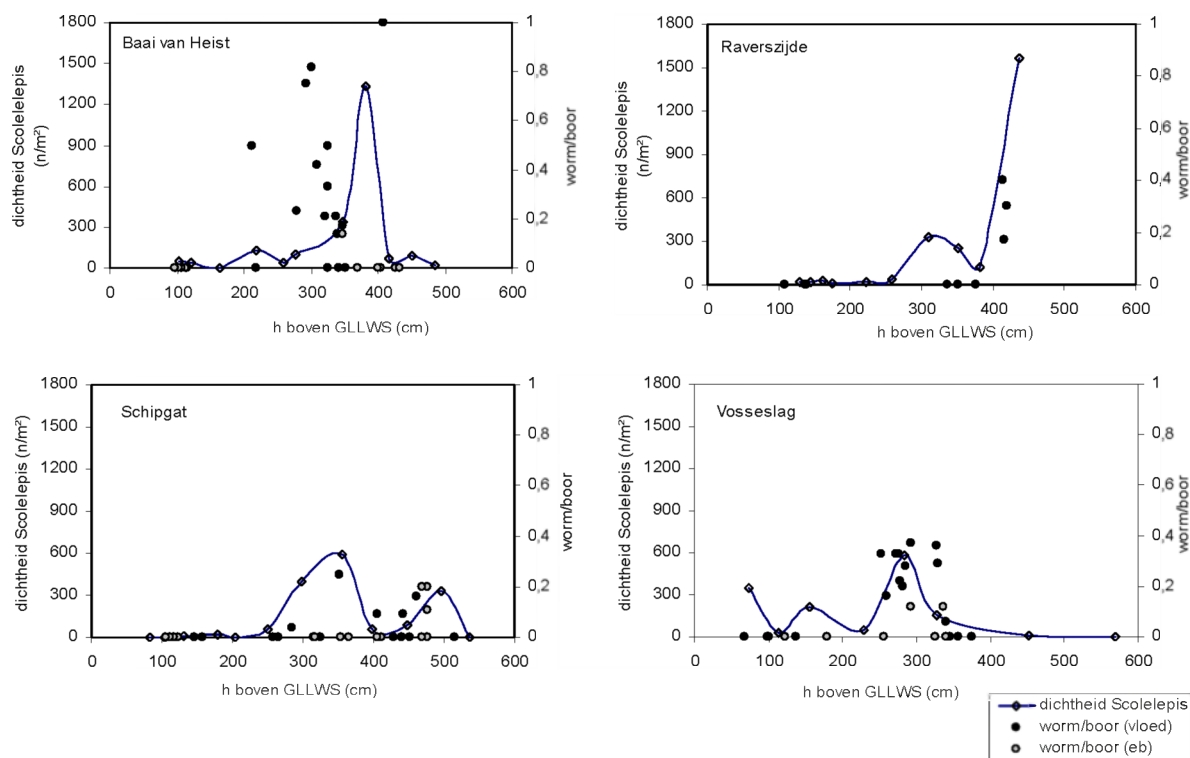
- Foerageergedrag in relatie tot het getij

Uit Figuur 21 blijkt dat Drieteenstrandlopers voornamelijk gedurende bepaalde stadia van het getij op borstelwormen foerageerden, met name kort voor hoogtij, en een tweede keer kort na hoogtij. Hierbij wordt voor hoogtij duidelijk intensiever op *S. squamata* gefoerageerd dan na hoogtij, hoewel de vogels zich ongeveer op dezelfde zone van het strand bevinden. Bovendien is ook het succes hoger, en blijktbaar is de beschikbaarheid van *S. squamata* groter bij opkomend tij dan bij afgaand tij.



Figuur 21. Verband tussen tijd na hoogtij en aandeel van de tijd foeragerend op borstelwormen en vangstefficiëntie bij foerageren op borstelwormen.

Gezien het gros van de Drieteenstrandlopers foeragerend op benthos geassocieerd is met de waterkant, was het mogelijk om te berekenen waar de Drieteenstrandlopers zich op het strand bevonden op het moment dat de vogels werden gevolgd. Hiertoe werden de tijdstippen waarop de protocols werden uitgevoerd omgezet in effectieve waterstanden (gegevens VLIZ). Vervolgens werden enkel vogels die langs de waterkant foerageerden weerhouden en werd de dataset opgesplitst per strand. Het verloop van de vangstefficiëntie in relatie tot de hoogte boven GLLWS (gemiddelde laagwaterlijn bij springtij) is te zien in Figuur 22. In deze grafieken wordt ook de dichtheidsverdeling van *Scolelepis squamata* getoond zoals opgemeten op dezelfde stranden in september 1997 (Degraer *et al.*, 2003). Hieruit blijkt de vangstefficiëntie duidelijk toe te nemen bij verhoogde dichtheden borstelwormen. In de Baai van Heist valt de piek in vangstefficiëntie op lagere hoogte boven de GLLWS dan de piek in *Scolelepis*-dichtheid. De Baai van Heist is geomorfologisch gezien echter sterk geëvolueerd sinds 1997 en wellicht ligt daar de verklaring voor het afwijkend patroon in Figuur 22. Het valt aan te raden nieuwe stalen te nemen aldaar.



Figuur 22. Verband tussen hoogte boven GLLWS en dichtheid *S. squamata* (naar Degraer *et al.*, 2003) en vangstefficiëntie bij Drieteenstrandlopers op verschillende stranden.

• Energiebudget

Indien het dieet van Drieteenstrandloper enkel uit *S. squamata* zou bestaan dan zouden per etmaal 1560 wormen moeten gevangen worden. Eén enkele *Scolopendrella* weegt namelijk gemiddeld 4,5 mg (AFDW) (Speybroeck, ongepubliceerde gegevens UGent). Castro (1987) vond voor de BMR (basal metabolic rate) van Drieteenstrandloper een waarde van 48,4 kJ/dag. Kersten & Piersma (1987) vonden een gemiddelde verhouding NEI/BMR van 3,3, en zo komen we aan een waarde voor Net Energy Intake van 161 kJ/dag. Bodemdieren hebben een calorisch gehalte van 23 kJ per g AFDW, en dus dient dagelijks 7,03 g AFDW aan bodemdieren gegeten te worden. Op basis van de waarnemingen verricht tijdens de voedselprotocols kan men berekenen hoeveel wormen gemiddeld per getijdencyclus werden gevangen (zie Tabel 6). Let wel dat dit een grove benadering is, desalniettemin is het een eerste aanduiding van het belang van *S. squamata* in het dieet van Drieteenstrandloper.

Tabel 6. Overzicht van het gemiddeld aantal gevangen borstelwormen per getijfase per strand, en berekening van het aandeel in de totale energiebehoefte.

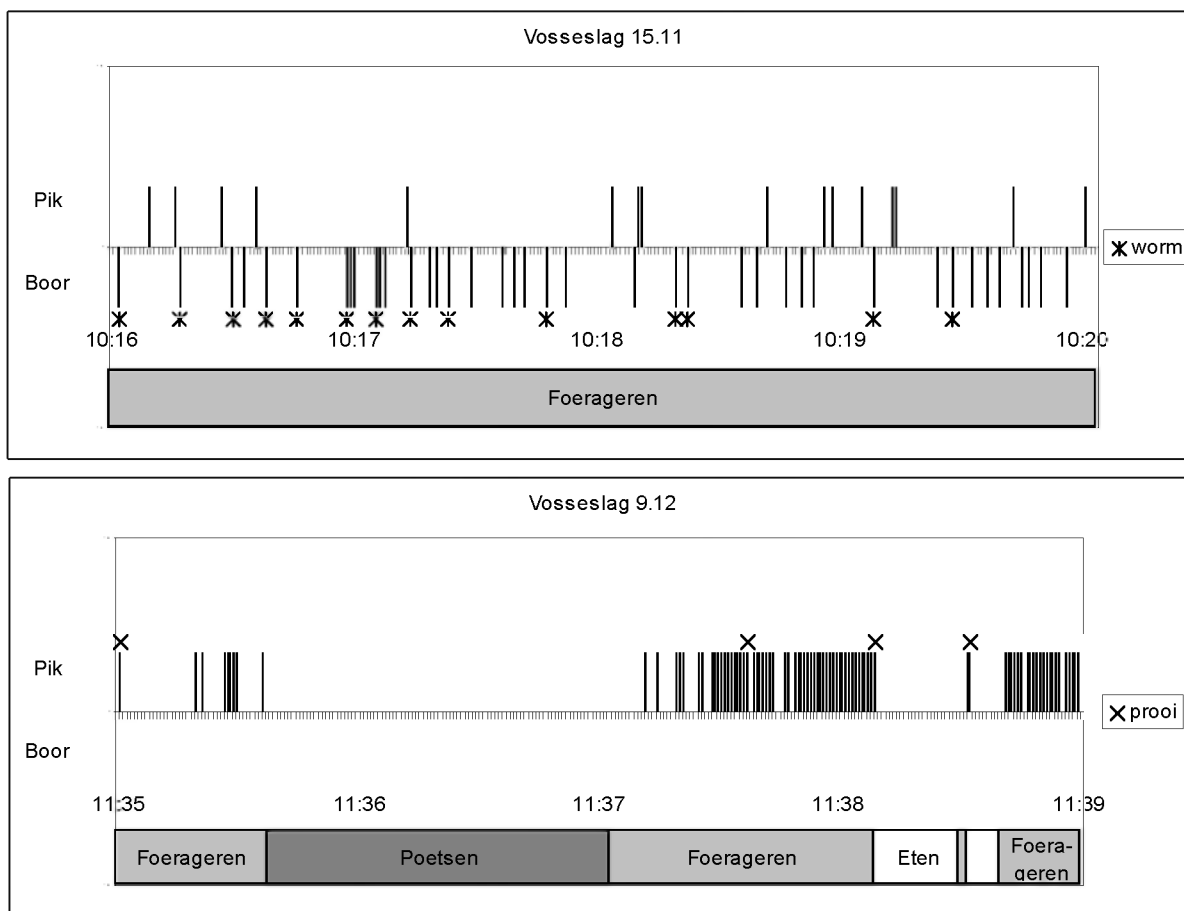
strand	t na HT (u)	n wormen/ getijfase	n wormen/ getijdencyclus	mg AFDW/ getijdencyclus	% van totale E-behoefte
Baai van Heist	0-2	0	50,8	228,6	3,3%
	2-4	9,9			
	4-6	0			
	6-8	0			
	8-10	1,1			
	10-12	39,8			
Raverszijde	0-2	0	25,4	114,3	1,6%
	2-4	9,8			
	4-6	3,6			
	6-8	0			
	8-10	0			

	10-12	12,0			
	0-2	19,1			
	2-4	0			
	4-6	0			
Schipgat	6-8	0	41,9	188,6	2,7%
	8-10	1,3			
	10-12	21,5			
	0-2	0			
	2-4	5,4			
	4-6	0			
Vosseslag	6-8	2,2	80,4	361,8	5,1%
	8-10	70,0			
	10-12	2,9			

Op basis van de verrichte waarnemingen blijken borstelwormen op geen enkel strand een substantieel deel van het dieet uit te maken. Het minst wormen werden gegeten te Raverszijde (1,6% van de totale E-behoefte), het meest in Vosseslag (5,1% van totale E-behoefte).

- Voorbeeld voedselprotocols

Onderstaande Figuur 23 toont bij wijze van illustratie twee typevoorbeelden van voedselprotocols. Het eerste voorbeeld betreft een vogel die op het hoog intertidaal kort voor hoogtij op borstelwormen foerageert. De foerageerfrequentie ligt vrij laag, maar het succes erg hoog. Het tweede voorbeeld toont het gedrag van een vogel bij afgaand tij. De vogel foerageerde niet de hele tijd, maar haalde wel soms heel hoge pikfrequenties, evenwel zonder veel succes.



Figuur 23. Twee typevoorbeelden van voedselprotocols van Drieteenstrandloper. Boven de as is boren/lepelen, onder de as pikken.

Tabel 7. Overzicht data Drieteenstrandlopers (V.Eff: vangsefficiëntie, F.Fr.: Foerageerfrequentie)

birdkey	datum	start	tijd na HT	F(rel)	F(b)(rel)	P(rel)	E(rel)	V.Eff. (%)	F.Fr. (n/min)
91	15.11.05	10u16	10u10	0,32	0,68	0	0	0,25	12,92
159	09.12.05	11u35	4u22	0,53	0	0,35	0,12	0,05	34,22

4.2.3 Resultaten faecesonderzoek

In 12 van de 17 onderzochte uitwerpselen van Drieteenstrandloper werden setae van *Scolecopsis squamata* teruggevonden. In 5 van deze 12 was een hoge dichtheid aanwezig, in 7 werden slechts zeer weinig setae teruggevonden. In 4 van 17 uitwerpselen werden resten van athropoden teruggevonden. Deze waren echter te fragmentarisch om correcte determinatie mogelijk te maken. Eén fragment kon toegewezen worden aan *Urothoe* sp. Verder werden nog resten van een copepode en een crustacee teruggevonden.

4.2.4 Discussie Drieteenstrandloper

4.2.4.1 Aantallen

Gemiddeld over de vijf stranden waren ongeveer zes Drieteenstrandlopers per kilometer aanwezig, waarvan het overgrote deel (91%) bleek te foerageren. De aanwezige aantallen vertonen een duidelijk getijafhankelijk verloop met verhoogde aantallen rond laagtij. Het percentage foeragerende vogels vertoont geen duidelijke relatie met het getij, hoewel er vooral bij afgaand en laagtij af en toe rustende vogels op de stranden aanwezig waren.

De verschillende stranden afzonderlijk beschouwd volgt het aantalsverloop te Raverszijde, Schipgat en Vosseslag een te verwachten patroon met verhoogde aantallen net voor of rond laagwater. In de Baai van Heist was geen duidelijk patroon aanwezig en lagen de aantallen vrij constant rond 10 exemplaren per kilometer, maar tussen 2 en 4 uur na hoogtij bleken heel weinig Drieteenstrandlopers aanwezig op het strandtraject. Aangezien dit gemiddelde gebaseerd is op 4 tellingen berust deze lage waarde wellicht op toeval. De tellingen in de Baai van Heist geschieden tussen 23 april en 8 maart. In deze korte periode was een honkvast overwinterend groepje Drieteenstrandlopers aanwezig, dat zich ofwel binnen, ofwel net buiten maar steeds in de buurt van het beschouwde traject bevond.

Opvallend is dat in Nieuwpoort enkel van twee uur voor tot twee uur na hoogwater Drieteenstrandlopers werden waargenomen. Uit de resultaten van de nagekomen protocolgegevens gepresenteerd in De Meulenaere (2006) blijkt dat de gevolgde Drieteenstrandlopers er slechts 50% van de tijd gericht voedsel zochten. Het getijafhankelijk aantalsverloop in combinatie met het waargenomen gedrag lijkt erop te wijzen dat Drieteenstrandlopers enkel te Nieuwpoort worden waargenomen op weg van en naar hun hoogwatervluchtplaats (HVP). Dit valt ook in de lijn van de getijafhankelijke verspreiding langs onze Belgische kust. Vanwege de aldaar aanwezige HVP's concentreren Drieteenstrandlopers zich bij hoogwater langs de middenkust. Bij laagwater komen echter ook belangrijke aantallen foerageren langs de westkust (De Putter *et al.*, 1989; 1993; Devos *et al.*, 1994; 1996; 1997; 1998). Dit verklaart nog niet het geringe belang van het strand te Nieuwpoort als foerageergebied. Ook andere soorten zoals Kokmeeuw en Scholekster blijken er in verlaagde aantallen te vertoeven. De benthossamenstelling van het nabijgelegen strand in Sint-Laureins wijkt weinig af van die op andere stranden, en normaliter is het strand te Nieuwpoort het minst verstoorde. Door de nabijheid van de IJzermonding is vlakbij het strandtraject een ander goed foerageergebied voor steltlopers beschikbaar, maar Drieteenstrandlopers foerageren niet graag op slijkgig substraat en worden slechts in heel kleine aantallen binnendijks waargenomen. De reden voor de afwijkende patronen op het strand te Nieuwpoort moet dus elders worden gezocht. Evans (1976) stelt dat steltlopers in de loop van de winter gedwongen kunnen worden verdere foerageervluchten te ondernemen nadat de foerageergebieden dichtbij de rustplaatsen zijn leeggegeten. Dat de biomassa benthos effectief daalt onder invloed van predatie door steltlopers werd aangetoond door Schneider & Harrington (1981), en wordt ook aangehaald door Maron & Myers (1985). Gezien het belang van de vlakbijgelegen IJzermonding als overtij- en overnachtingsplaats van veel soorten kustvogels ligt hierin misschien de oorzaak van de lage aantallen foeragerende vogels worden gezocht.

4.2.4.2 Foerageergedrag

Bij Drieteenstrandloper werden verschillende foerageerstrategieën waargenomen. Enerzijds kon de soort op zoek gaan naar macrobenthos door met de snavel het substraat af te zoeken ('borend' of 'lepelend'). Anderzijds struinden Drieteenstrandlopers de waterlijn of het intertidaal af op zoek naar eetbaar organisch materiaal.

Een analyse van de gegeten prooien resulteerde in twee belangrijke prooigroepen, met name borstelwormen en bivalves. De borstelwormen betreffen waarschijnlijk voor het overgrote deel *Scolecopsis squamata*, gezien de hoge densiteiten van deze soort op onze stranden, en gezien het feit dat er borstels van *S. squamata* werden teruggevonden in 70% van de onderzochte faeces-monsters. Borstelwormen werden uitsluitend gevangen bij 'boren'. Het heel typische en opvallende 'lepelend' resulteerde slechts heel zelden in het zichtbaar grijpen of eten van een prooi, hoewel dit gedrag wel vrij regelmatig werd waargenomen. In het geval van bivalven betrof het vaak (resten van) vlees in aangespoelde open schelpen, zelden werd waargenomen dat kleine (en levende) bivalven in hun geheel werden ingeslikt (*Macoma balthica*, *Abra* sp.). Ook werd waargenomen hoe Drieteenstrandlopers zich te goed deden aan resten achtergelaten door Scholeksters foeragerend op *Mytilus edulis* of *Cerastoderma edule*. Daarnaast werd een ruim assortiment aan prooien gegeten afhankelijk van het aanbod van het moment, wat illustratief is voor het opportunistische foerageergedrag van de soort. Bij opkomend water werden soms heel hoge pikfrequenties bereikt op de grens onverzadigd-verzadigd substraat, langswaar hoge aantallen insecten en andere invertebraten werden samengespoeld. Nadeel van die bewuste protocols was dat de vangstefficiëntie gezien de erg geringe grootte van de gegeten prooien niet kon worden ingeschat. Gezien de grote aantallen insecten langs deze lijn zijn deze omstandigheden wellicht vrij uitzonderlijk (enkel waargenomen in oktober-november bij zeewaartse zuidoostenwind), en niet representatief voor een normale wintersituatie. Wel geeft het inzicht in het idee achter het afschuimen van de waterkant:

opkomend tij concentreert aanspoelend materiaal langs één enkele lijn, terwijl terugtrekkend water hetzelfde materiaal over het ganse intertidaal verspreid achterlaat. Dit verklaart mogelijk ook waarom meer Drieteenstrandlopers foerageerden bij opkomend tij.

Door het weglaten van de vogels die deze (soms extreem) hoge pikfrequenties vertoonden wordt een betrouwbaardere dataset verkregen (vooral naar vangstefficiëntie en feeding rate toe, aangezien succes niet kon worden ingeschat). Te Raverszijde, Vosseslag en Schipgat wordt een foerageerfrequentie van ongeveer 20 per minuut bekomen. Silliman *et al.* (1977) maten een foerageerfrequentie van ongeveer 40 per minuut, ongeveer het dubbele dus. De vangstefficiëntie bedraagt op deze stranden 3 à 5%. Een significant lagere foerageerfrequentie (14/minuut), gecombineerd met een significant hogere vangstefficiëntie (11%) werd vastgesteld in de Baai van Heist. Een verschil in pikfrequentie zou een gevolg kunnen zijn van een verschil in voedselbeschikbaarheid. Anderzijds wordt een hongerige vogel mogelijk minder veeleisend, waardoor de pikfrequentie stijgt. De foerageerfrequentie kan bovendien ook variëren naargelang de voedselbron die wordt benut (Fleischer *et al.*, 1983).

Opvallend is dat de lage foerageerfrequentie in de Baai van Heist volledig gecompenseerd wordt door een hoge vangstefficiëntie, en dat de gemiddelde feeding rate aldaar significant hoger ligt dan die op de andere drie stranden. Opnieuw is er geen significant verschil in feeding rate tussen de stranden Raverszijde, Vosseslag en Schipgat onderling. De feeding rate is niet het enige verschil dat de Baai van Heist vertoont ten opzicht van de andere stranden. Er werd ook een significant kleiner aandeel van de tijd op benthos gefoerageerd. Dit is des te opvallender gezien het feit dat er veel meer protocols werden afgenomen rond hoogwater (piekmoment voor *S. squamata*) dan rond laagtij.

Het een en ander wordt verklaard als dezelfde parameters worden berekend per foerageermethode (benthos versus niet-benthos). Hieruit blijkt dat voor de foerageerfrequenties bij beide methodes steeds een gelijkaardige waarde wordt verkregen. De feeding rate en vangstefficiëntie zijn echter steeds hoger bij foerageren op benthos, behalve te Schipgat. Dit verschil wordt nog groter als enkel het 'boren' in rekening gebracht (en het weinig succesvolle 'lepelen' wordt genegeerd). Vooral in de Baai van Heist wordt een heel grote vangstefficiëntie (38%) en feeding rate (25 wormen/5 min.) bekomen bij foerageren op benthos. Het dichtheidsverloop van *S. squamata* in de Baai van Heist wordt getypeerd door een heel hoge maar smalle piek, en dit valt in dezelfde lijn als de erg hoge vangstefficiëntie in combinatie met de relatief korte periode dat effectief op borstelwormen wordt gejaagd.

De significant hogere vangstefficiëntie en feeding rate in de Baai van Heist worden dus reeds deels verklaard door het hoge succes bij foerageren op benthos. Deels, want in de Baai wordt nog geen 10% van de tijd op benthos gefoerageerd, en dus kunnen deze parameters geen bepalende rol spelen in de uitkomst van de gemiddelde resultaten. Inderdaad verkrijgt men ook bij foerageren op niet-benthos duidelijk hogere vangstefficiënties en feeding rates (2 tot 3x hoger). Een hogere feeding rate vertaalt zich echter niet zomaar in een hogere voedselopname, voor de berekening van de opname dient het type voedselbron gekend te zijn. Zo werd in de Baai maar liefst 75% van de prooien ingesproken als 'onbekend' tegenover 41% op de andere stranden. Onzichtbare prooien betreffen meer dan waarschijnlijk erg kleine prooien.

Bijkomende protocols verricht in januari, februari en maart 2006 te Schipgat en Vosseslag suggereren een verminderd foerageren op benthos vanaf januari (De Meulenaere, 2006), doch deze resultaten zijn vooralsnog gebaseerd op een gering aantal protocols na december. Een mogelijke verklaring voor dit fenomeen is de geleidelijke uitputting van de biomassa aan macrobenthos gedurende de winter (Evans, 1976; Schneider & Harrington, 1981). Dit uitputtende effect zou zich ook voornamelijk voelen op het meer blootgestelde hoger intertidaal, net daar waar zich de belangrijkste concentraties *Scolecipis squamata* bevinden (van de Kam *et al.*, 1999; Degraer *et al.*, 1999).

4.2.4.3 Belang van *Scolecipis squamata*

Het foerageren op borstelwormen verloopt volgens een heel stereotiep patroon: de vogels rennen mee met de swash, wachten even tot het water terugtrekt, en lopen vervolgens heel even terug tot op het verzadigd substraat alwaar ze beginnen boren. Het verzadigd substraat lijkt hierbij heel bewust te worden opgezocht. Te Raverszijde werd daarentegen meermaals waargenomen hoe Drieteenstrandlopers bij laagwater het intertidaal in groep opliepen, tot op enkele tientallen meter van

de hoogwaterlijn, alwaar dan massaal in onverzadigd zand werd geboord. Er werd echter nooit diep geboord, maximaal één centimeter, en het succes lag in vergelijking met het boren langs de waterlijn erg laag. Op andere stranden werd dit gedrag nooit waargenomen. Wat ook opvalt, en mogelijk niet onbelangrijk, Drieteenstrandlopers lijken de borstelwormen op zicht te lokaliseren, en foerageren dan zelfs op plevierachtige wijze, met een typische sequentie 'pauzeren - doelgericht stappen – boren'.

Tijdens afgaand water migreert *S. squamata* in de bodem (maximaal 15cm, Merckx, 2005), en omgekeerd, bij vloed migreren ze richting bodemoppervlak. *S. squamata* is dus enkel beschikbaar voor Drieteenstrandloper op het moment dat de waterlijn zich net daar bevindt waar de borstelwormen zitten. Bovendien is boren energetisch veel voordeliger in verzadigd substraat dan in onverzadigd substraat (Stuer, 2002). Dit resulteert in een duidelijk verband tussen de plaats waar de waterlijn zich bevindt en het moment waarop Drieteenstrandlopers op *S. squamata* jagen (zie Figuur 22).

Als enkel macrobenthos wordt beschouwd lijkt uit onze waarnemingen naar voor te komen dat op de Belgische stranden enkel *Scolecopsis squamata* van belang kan zijn. Gezien deze soort met zekerheid een negatieve invloed ondervindt van strandsuppletie (afhankelijk van het type suppletie, Dankers *et al.* (1983)) stellen we hier de vraag hoe belangrijk deze soort is voor Drieteenstrandloper.

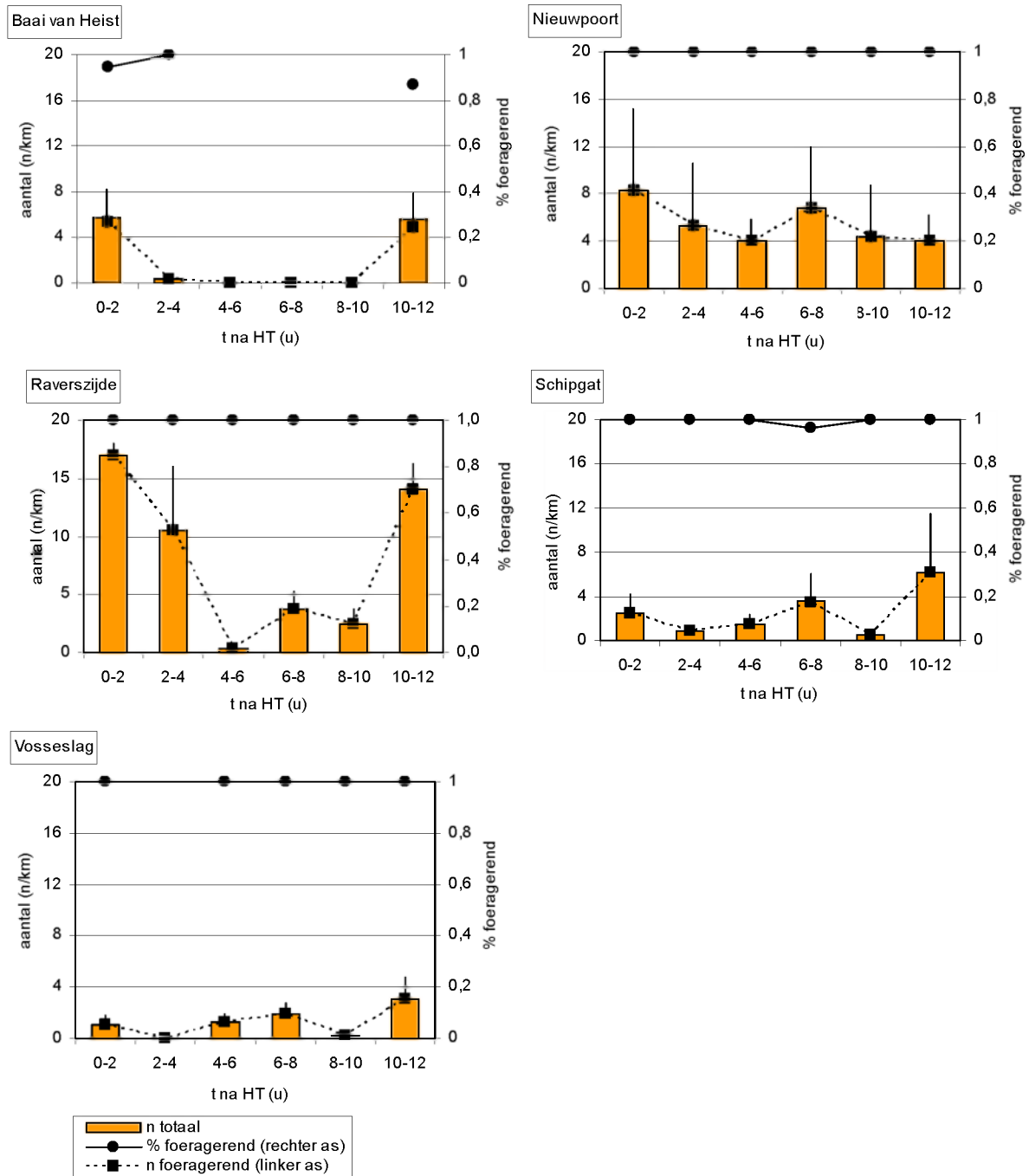
Gebaseerd op onze waarnemingen blijkt dat het vangen van *S. squamata* gedurende één getijcyclus resulteert in slechts enkele procenten van de totale energiebehoefte van Drieteenstrandlopers. Gemiddeld werden het minst wormen gegeten te Raverszijde (1,7% per getijcyclus) en het meeste te Vosseslag (5,4% per getijcyclus). Desondanks werden de grootste aantallen Drieteenstrandlopers vastgesteld te Raverszijde en in Schipgat, en waren relatief gezien weinig Drieteenstrandlopers aanwezig te Vosseslag (zie Figuur 11). Bovendien blijkt uit Figuur 12 dat de hoogste aantallen Drieteenstrandlopers in Schipgat, Raverszijde en Vosseslag rond laagwater werden vastgesteld, net wanneer *S. squamata* niet beschikbaar is.

Het feit dat *S. squamata* slechts gedurende beperkte fasen van het getij beschikbaar is vormt dus een heel beperkende factor, en vertaalt zich ook in het geringe belang van deze borstelwormen in het dieet van Drieteenstrandloper. Let wel dat hier enkel één getijcyclus in rekening werd gebracht. Als Drieteenstrandlopers twee maal per dag tijdens hoogwater zouden kunnen foerageren (door bijvoorbeeld ook 's nachts te foerageren) zou het belang van *S. squamata* wel nog verdubbelen. Nachtelijk foerageren is niet ongewoon, zeker niet in de winter, wanneer de energiebehoefte door de lage temperaturen groter is en de dagen korter zijn (Burger *et al.*, 1991). Onderzoek naar nachtelijk foerageergedrag toonde wel een verminderde pikfrequentie aan bij Zilverplevier, bovendien bleken minder steltlopers in het intergetijdegebied aanwezig en werd minder lang gefoerageerd dan overdag. In die zin werd aangetoond dat steltlopers (Scholeksters en Wulpen) bij voorkeur foerageren in de perioden dat de opnamesnelheid maximaal is, en dat ze enkel 's nachts zullen foerageren als ze meer voedsel nodig hebben dan ze overdag kunnen vergaren (Evans *et al.*, 1976; van de Kam *et al.*, 1999).

Wellicht zijn Drieteenstrandlopers op onze stranden voor hun voedselvoorziening voor een heel groot deel afhankelijk van wat de zee op het strand aanbrengt en achterlaat. Drieteenstrandlopers bleken in het veld inderdaad ware opportunisten te zijn die elke, al dan niet tijdelijk beschikbare voedselbron te baat namen.

4.3 STEENLOPER

4.3.1 Resultaten strandscans

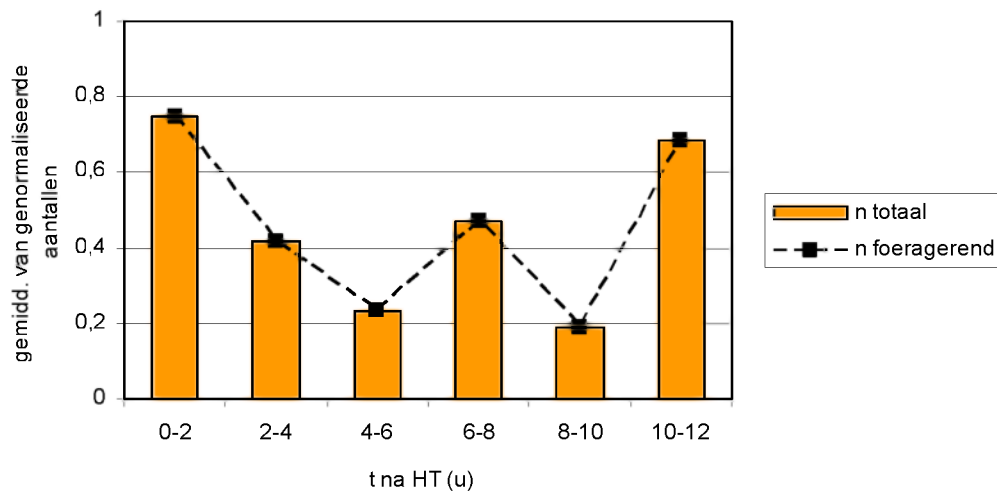


Figuur 24. Gemiddelde aantallen Steenlopers per strekkende kilometer (+standaarderror) op de onderzochte stranden in relatie tot het getij.

Het getijafhankelijk verloop is enkel te Raverszijde significant (Kruskal-Wallis, $p=0,006 < 0,050$) (Figuur 24). Opvallend is dat op alle stranden rond hoogwater verhoogde aantallen Steenlopers voorkomen. Gedurende die tijd zijn de strandhoofden onder het water verdwenen, en Steenlopers die nog niet genoeg hebben gegeten worden daardoor wellicht gedwongen verder te foerageren op het zacht intertidaal. Ook rond laagwater (grotere beschikbare oppervlakte foerageergebied) werden licht verhoogde aantallen foeragerende Steenlopers gezien op het zacht intertidaal, doch dit is duidelijk

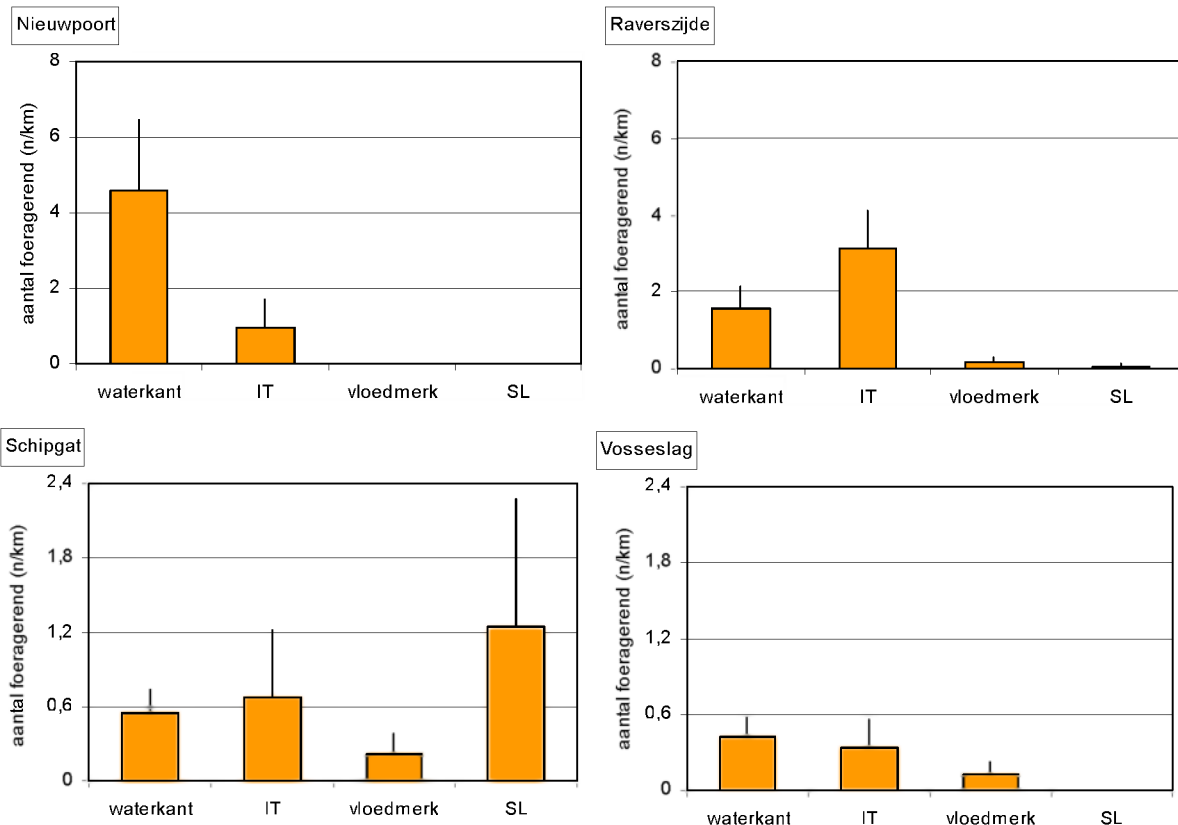
minder uitgesproken dan bij hoogwater. Gedurende de hele getijdecyclus bleken vrijwel alle getelde Steenlopers te foerageren.

Als de aantallen per strand worden genormaliseerd, en vervolgens per getijfase het gemiddelde wordt berekend van de genormaliseerde waarden wordt een gelijkaardig verloop verkregen, met verhoogde aantallen rond hoogwater en rond laagwater (Figuur 25).

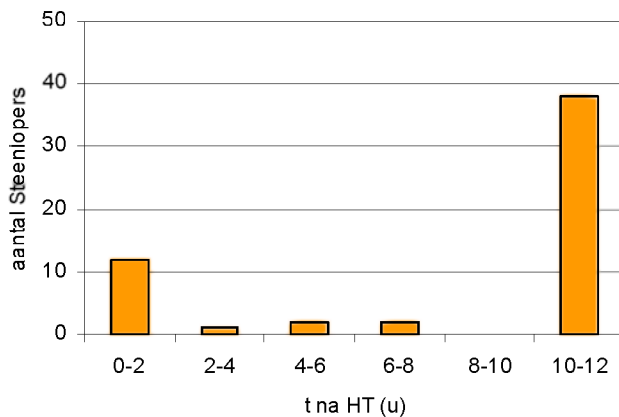


Figuur 25. Gemiddelde van de genormaliseerde aantallen Steenlopers in relatie tot het getij.

Uit Figuur 26 blijkt dat Steenlopers in Nieuwpoort het liefst langs de waterkant foerageren (83%). Op de andere stranden blijken foeragerende Steenlopers beter verdeeld over het strand. In Raverszijde, Schipgat en Vosseslag werden foeragerende Steenlopers zowel langs de waterkant, op het intertidaal als op het vloedmerk aangetroffen. Het vloedmerk kreeg steeds de minste voorkeur. Net als Drieteenstrandlopers foerageren Steenlopers vrijwel uitsluitend op het vloedmerk bij hoogwater (zie Figuur 27). De vogels op het supralittoraal in Schipgat waren vogels die kwamen foerageren op broodresten. Ten tijde van de tellingen in de Baai van Heist stond de methodiek nog niet op punt, en dit maakt het niet mogelijk dit strand in deze analyse op te nemen.

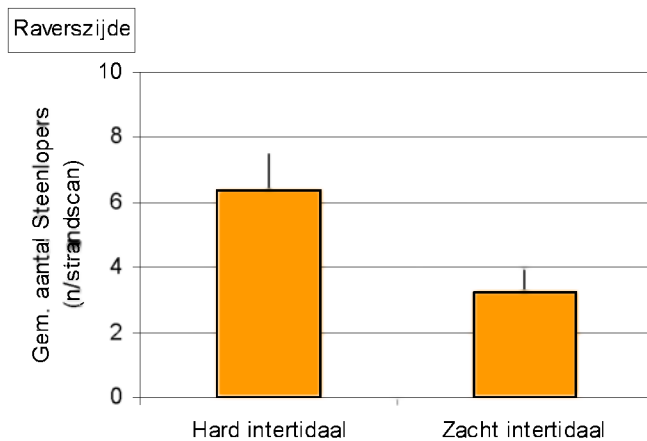


Figuur 26. Localisatie van foeragerende Steenlopers (IT: intertidaal, SL: supralittoraal).

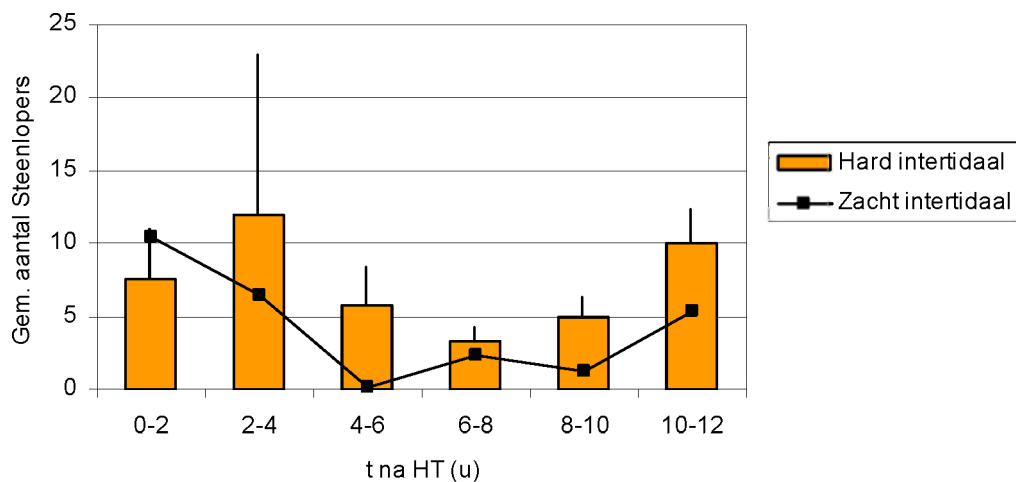


Figuur 27. Aantal waargenomen foeragerende Steenlopers in het vloedmerk en op het supralittoraal in functie van het getij.

In Raverszijde werd 615 meter strand geteld, en er werd onderscheid gemaakt tussen Steenlopers die zich op het strandhoofd middenin het traject bevonden en vogels die op het zacht intertidaal zaten. Ondanks de geringe breedte van het strandhoofd (ongeveer 15 tegenover 615 meter) foerageerden gemiddeld per strandscan toch meer Steenlopers op het strandhoofd dan op het strand (Figuur 28), bovendien is dit verschil significant (Mann-Whitney, $p=0,015 < 0,050$). Dit bevestigt de sterke voorkeur van Steenlopers voor harde substraten. Rond laagtij werden de laagste aantallen geteld op het strandhoofd (Figuur 29), terwijl er zou worden verwacht dat de aantallen op strandhoofden rond laagtij zouden pieken. Mogelijk zijn deze resultaten echter vertekend door de moeilijkheden die het tellen van tussen het steenstort foeragerende Steenlopers met zich meebrengt.



Figuur 28. Gemiddeld aantal Steenlopers op strandhoofd en op strand (zacht intertidaal) te Raverszijde met aanduiding van standaardfout.



Figuur 29. Gemiddeld aantal Steenlopers op strandhoofd en op strand (zacht intertidaal) te Raverszijde in functie van het getij, met aanduiding van standaardfout.

4.3.2 Resultaten voedselprotocols

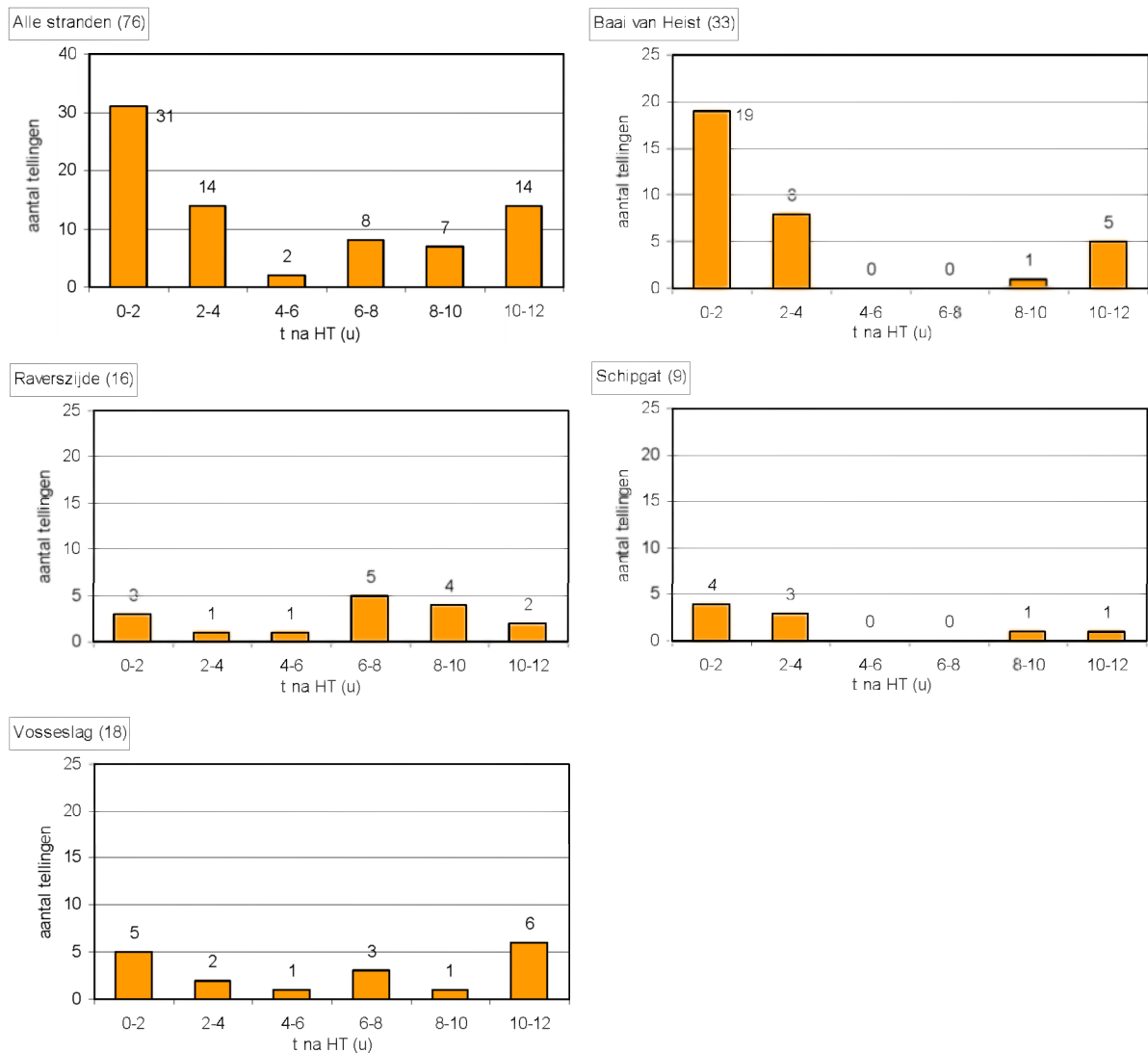
Op het zacht intertidaal bleken Steenlopers voornamelijk geassocieerd met aanspoelzones. Deze aanspoelzones kwamen vooral voor langs golfbrekers (te Raverszijde) of op plaatsen waar het strandreliëf een onregelmatigheid vertoont (op de overgang van een zwin naar een intertidale rug bijvoorbeeld). Daarnaast werd vaak langs de waterkant naar kleine invertebraten gezocht, of werd (schijnbaar) willekeurig het intertidaal afgewandeld. Rond hoogtij kwamen Steenlopers ook in het vloedmerk foerageren.

4.3.2.1 Aantal protocols

Van de drie onderzochte soorten is Steenloper het minst talrijk op het zacht intertidaal van onze stranden en dit uit zich in een laag aantal voedselprotocols. Deze zijn bovendien niet mooi gespreid over de getijcyclus (Figuur 30). In totaal werden 76 protocols verricht, en die duurden gemiddeld ruim drie minuten. Van dit totaal aantal werden er 33 uitgevoerd in de Baai van Heist in februari-maart 2005, de rest in de periode oktober-december verdeeld over de stranden Raverszijde, Schipgat en Vosseslag (Tabel 8).

Tabel 8. Overzicht aantal voedselprotocols per strand en gemiddelde duur.

Strand	n protocols	Gem. duur	Std. deviatie
Baai van Heist	33	2'55"	1'17"
Raverszijde	16	2'53"	1'19"
Schipgat	9	3'18"	1'42"
Vosseslag	18	3'46"	1'30"
Totaal	76	3'10"	1'25"

**Figuur 30. Aantal uitgevoerde voedselprotocols van Steenloper in relatie tot het getij.**

4.3.2.2 Tijdsbesteding

Uit Tabel 9 blijkt de tijdsbesteding licht te verschillen van strand tot strand. Terwijl in de Baai van Heist, Raverszijde en Schipgat ongeveer 80 procent van de tijd gefoerageerd werd, werd in Vosseslag slechts 60 procent van de tijd gefoerageerd. Dit is een vreemd resultaat gezien tijdens de strandscans geen enkele keer rustende Steenlopers genoteerd werden te Vosseslag (zie Figuur 24). Verder is duidelijk dat in vergelijking met Drieteenstrandloper meer tijd gespendeerd wordt aan het behandelen van prooien.

Tabel 9. Tijdsbesteding van Steenlopers gedurende de voedselprotocols.

strand		Foerage- ren	Eten	Lopen	Vliegen	Poetsen	Rusten/ Alert
Baai van Heist n=33	Mean	0,83	0,07	0,01	0,00	0,00	0,08
	Std. Deviation	0,23	0,12	0,03	0,03	0,00	0,22
Raverszijde n=16	Mean	0,81	0,15	0,02	0,00	0,00	0,02
	Std. Deviation	0,23	0,24	0,05	0,00	0,01	0,03
Schipgat n=9	Mean	0,76	0,19	0,02	0,01	0,00	0,02
	Std. Deviation	0,24	0,25	0,03	0,02	0,00	0,04
Vosseslag n=18	Mean	0,60	0,18	0,04	0,01	0,04	0,13
	Std. Deviation	0,34	0,22	0,08	0,02	0,17	0,28
Total n=76	Mean	0,76	0,13	0,02	0,01	0,01	0,07
	Std. Deviation	0,27	0,19	0,05	0,02	0,08	0,20

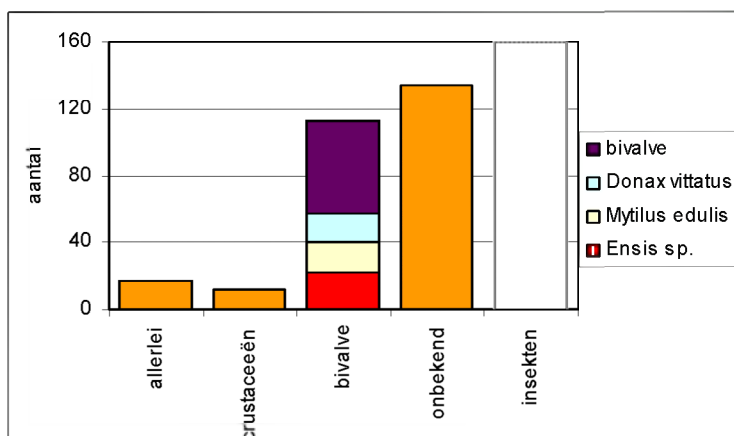
Als de percentages voor “foerageren”, “eten” en “lopen” samengeteld worden, wordt behalve voor Vosseslag een percentage hoger dan 90 procent bekomen. Rekening gehouden met het feit dat ook etende en lopende vogels tijdens de strandscans worden genoteerd als zijnde ‘foeragerend’ is er met betrekking tot de foerageeractiviteit een goede overeenkomst tussen de resultaten van beide methodes (zie Tabel 10). Dit is dus niet zo voor Vosseslag, alwaar enkele toevallige protocols van rustende vogels het gemiddelde sterk vertekenen.

Tabel 10. Vergelijking van de resultaten van de voedselprotocols enerzijds en strandscans anderzijds met betrekking tot de foerageeractiviteit.

	voedselprotocols (% van de totale tijd)	strandscans (% van totale aantallen)
Baai van Heist	91	92
Raverszijde	98	100
Schipgat	97	99
Vosseslag	82	100

4.3.2.3 Foerageergedrag

- Prooi keuze

**Figuur 31. Overzicht van de gevangen prooien van Steenloper (opname van insecten werd duidelijk vastgesteld, doch kon niet worden gekwantificeerd).**

In totaal werden 256 succesvolle foerageeracties ingesproken. Hiervan kon ongeveer de helft niet op naam worden gebracht. 113 maal werd waargenomen dat Steenlopers zich te goed deden aan tweekleppigen, en hierbij waren de meest gegeten soorten Amerikaanse zwaardschede (*Ensis americanus*), Mossel (*Mytilus edulis*) en Zaagje (*Donax vittatus*). Dit waren steeds (resten uit) recent aangespoelde bivalven (vooral na storm), ofwel resten achtergelaten door foeragerende Scholeksters. Enkele malen werd gezien hoe Steenlopers gesloten schelpen eerst kapot pikten alvorens ze op te

eten. Andere vastgestelde soorten waren Witte Boormossel (*Barnea candida*), Nonnetje (*Macoma balthica*), dunschaal (*Abra sp.*), Afgeknotte Gaper (*Mya truncata*) en Grote Strandschelp (*Macra corallina*). Verder werd ook gegeten van krabbenresten en allerlei ander aangespoeld dierlijk materiaal. In geval van een hoog aanbod struinden Steenlopers net als Drieteenstrandlopers bij opkomend tij de grens verzadigd-onverzadigd substraat af, op zoek naar insecten en andere aanspoelende kleine invertebraten.

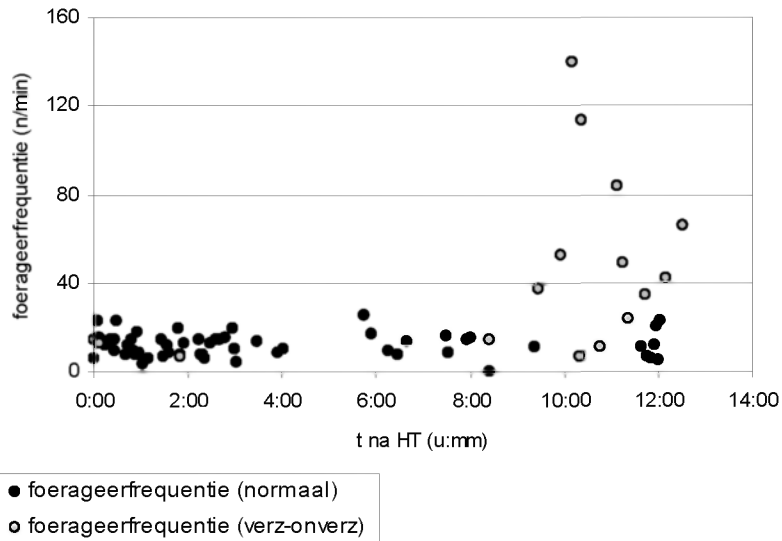
- Pikfrequenties en succes-rates: vergelijking stranden

Uit Tabel 11 blijken grote (doch geen significante) verschillen in opgemeten foerageerfrequenties tussen de verschillende stranden (Kruskal-Wallis, $p=0,171 > 0,050$). In de Baai van Heist en Raverszijde lag de foerageerfrequentie rond 19 pikken per minuut. In Schipgat was dat 12, en in Vosseslag maar liefst 33 pikken per minuut. De vangstefficiëntie varieert tussen 13% te Raverszijde en 18% in de Baai van Heist (Kruskal-Wallis, $p=0,180 > 0,050$). Gemiddeld over de vier stranden bedraagt de waargenomen foerageerfrequentie en vangstefficiëntie respectievelijk 19 per minuut en 16 procent. De gemiddelde feeding rate op de vier onderzochte stranden bedroeg 8,9 prooien op vijf minuten, ook voor deze parameter waren er geen significante verschillen tussen de stranden.

Tabel 11. Vangstefficiëntie en foerageerfrequentie van Steenloper op de verschillende stranden

strand		vangstefficiëntie (%)	foerageerfrequentie (n/minuut)	feeding rate (n prooien/5 min.)
Baai van Heist n=32	Mean	16,0	11,9	8,5
	Std. Deviation	12,5	4,8	5,8
Raverszijde n=16	Mean	16,3	33,1	10,1
	Std. Deviation	21,8	40,5	15,3
Schipgat n=9	Mean	18,0	19,0	6,4
	Std. Deviation	14,1	12,0	7,5
Vosseslag n=17	Mean	12,9	19,3	12,7
	Std. Deviation	19,6	20,3	8,0
Total n=74	Mean	0,16	19,0	8,9
	Std. Deviation	0,16	22,8	9,2

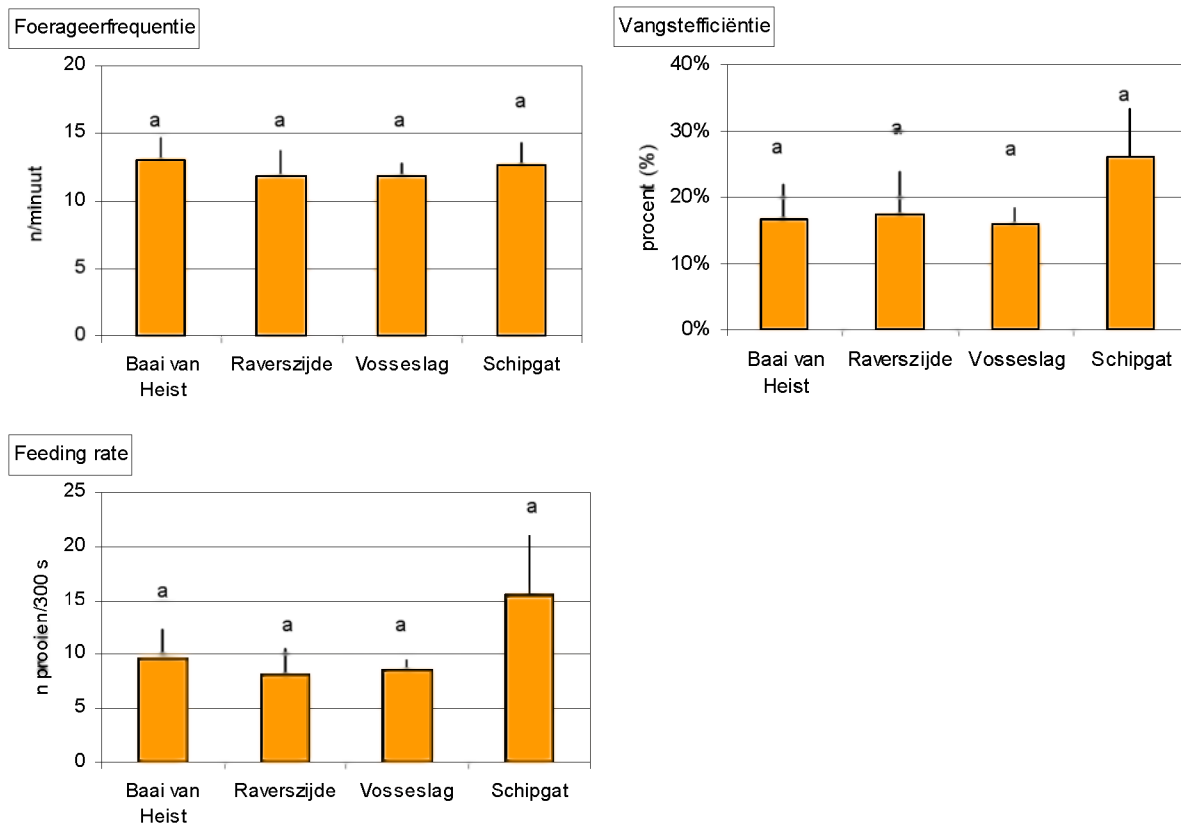
Voor Steenloper geldt ongeveer hetzelfde verhaal als voor Drieteenstrandloper. Ook bij Steenlopers werden bij opkomend tij soms heel hoge pikfrequenties opgemeten op de rand verzadigd-onverzadigd substraat (Figuur 32), alwaar dan grote concentraties insecten bleken aanwezig te zijn. Als deze voedselprotocols uit de dataset worden weggelaten blijkt een opmerkelijke nivellering op te treden van de in Tabel 11 gepresenteerde pikfrequentiewaarden (zie Tabel 13). De foerageerfrequentie bedraagt op alle vier de stranden nu rond de 12 pikken per minuut. De vangstefficiëntie en feeding rate in de Baai, Schipgat en Vosseslag bedragen respectievelijk ongeveer 17 procent en 9 prooien per vijf minuten. Raverszijde valt wat uit de toon met een opgemeten vangstefficiëntie van 26 procent en een hoge feeding rate van 15,5 (verschillen echter nergens significant, Kruskal-Wallis, $p=0,919$, $p=0,415$ resp. $p=0,469 > 0,050$).



Figuur 32. Vastgestelde foerageerfrequenties in relatie tot het getij met onderscheid tussen vogels foeragerend op insecten (grijs) en andere (zwart).

Tabel 12. Vangstefficiëntie en foerageerfrequentie van Steenloper op de verschillende stranden na weglaten 'grijze waarden' (zie Figuur 32).

strand		Vangstefficiëntie (%)	Foerageerfrequentie (n/minuut)	Feeding rate (n prooien/5 min.)
Baai van Heist n=32	Mean	16,0	11,9	8,5
	Std. Deviation	12,5	4,8	5,8
Raverszijde n=10	Mean	26,0	12,6	15,5
	Std. Deviation	22,6	5,5	17,2
Schipgat n=5	Mean	17,4	11,9	8,1
	Std. Deviation	21,9	6,3	8,2
Vosseslag n=12	Mean	16,7	13,0	9,6
	Std. Deviation	11,9	3,7	6,2
Total n=59	Mean	18,0	12,1	9,7
	Std. Deviation	16,7	5,0	9,3



Figuur 33. Vergelijking van de gemiddelde foerageerfrequentie, vangstefficiëntie en feeding rate vastgesteld op de verschillende stranden na aanpassing van de dataset, met aanduiding van standaarderrors en significantieniveau's.

4.3.3 Discussie Steenloper

4.3.3.1 Aantallen

De aantallen op onze stranden verlopen volgens een opvallend patroon, met verhoogde aantallen Steenlopers rond hoogwater, en een minder uitgesproken aantalspiek rond laagwater. Rond hoogwater is minder foerageeropervlakte beschikbaar op de strandhoofden waardoor Steenlopers min of meer gedwongen worden uit te wijken naar het zachte intertidaal. In hoeverre dit ook te maken heeft met onderlinge concurrentie is ongekend. Rond laagtij is de beschikbare oppervlakte foerageergrond op het zacht intertidaal het grootst, wat zich mogelijk daarom vertaalt in licht verhoogde aantallen. Steenlopers bleken op het strand vooral te profiteren van de hoge voedselbeschikbaarheid in aanspoelzones. Net als Drieteenstrandlopers struinden ze graag de waterlijn af op zoek naar eetbaars. Eveneens opvallend: zo goed als alle getelde Steenlopers waren aan het foerageren.

4.3.3.2 Foerageergedrag

Uit tellingen langs onze Belgische kust (Engledow *et al.*, 2001), en ook uit de tellingen (Figuur 28) in dit onderzoek blijken Steenlopers een sterke voorkeur te vertonen voor strandhoofden, ondanks de relatief beperkte beschikbare oppervlakte aan hard substraat in vergelijking met de oppervlakte zacht intertidaal. Bij de opzet van dit onderzoek werd het vloedmerk beschouwd als een mogelijk alternatief voor deze strandhoofden (die na strandsuppletie soms gedeeltelijk onder het zand verdwijnen). Uit dit onderzoek blijkt dat slechts een gering aandeel van de getelde Steenlopers op het strand zijn voedsel zocht in het vloedmerk. Op het zacht intertidaal bleken Steenlopers voornamelijk geassocieerd met aanspoelzones. De meest waargenomen prooien waren dan ook bivalves die net waren aangespoeld of achtergelaten waren door foeragerende Scholeksters. Daarnaast foerageerden Steenlopers vaak langs de waterkant op zoek naar kleine invertebraten, of werd (schijnbaar) willekeurig het intertidaal

afgewandeld. Het overgrote deel (90%) van de enkele tientallen vogels die dan toch foeragerend langs het vloedmerk werden waargenomen bleken dit in de eerste plaats rond hoogwater te doen (van 2 uur voor tot 2 uur na hoogtij) (Figuur 27). Rond hoogwater bevindt de waterlijn zich niet ver van het vloedmerk, en het was dan ook niet altijd duidelijk of er in het vloedmerk zelf werd gefoerageerd, dan wel langs de waterlijn op zoek naar aanspoelende invertebraten. Mogelijke prooien die geassocieerd zijn met het vloedmerk zelf zijn Diptera (vliegen), Coleoptera (kevers) en Talitridae (strandvlooien). Vliegenlarven van een hele resem typische en gespecialiseerde soorten leven van het organisch materiaal dat in het vloedmerk wordt afgezet. De meeste strandkevers die leven in het aangespoeld organisch materiaal, zijn predatoren of parasieten van andere kleine insecten die in hetzelfde biotoop voorkomen. Onder de strandvlooien wordt in Vlaanderen slechts één soort aangetroffen met name *Talitrus saltator*, samen met enkele larven van Diptera één van de voornaamste primaire afbrekers aangespoeld organisch materiaal. Sinds de opkomst van het toerisme in de jaren '50 is deze fauna er sterk op achteruitgegaan, met als belangrijkste oorzaken de recreatie en de aselectieve strandreiniging (Van den Broeck, 2004). Zelfs in de Baai van Heist waar nog een onaangeroerd vloedmerk aanwezig is, en er weinig verstoring is, werd amper in het vloedmerk gefoerageerd.

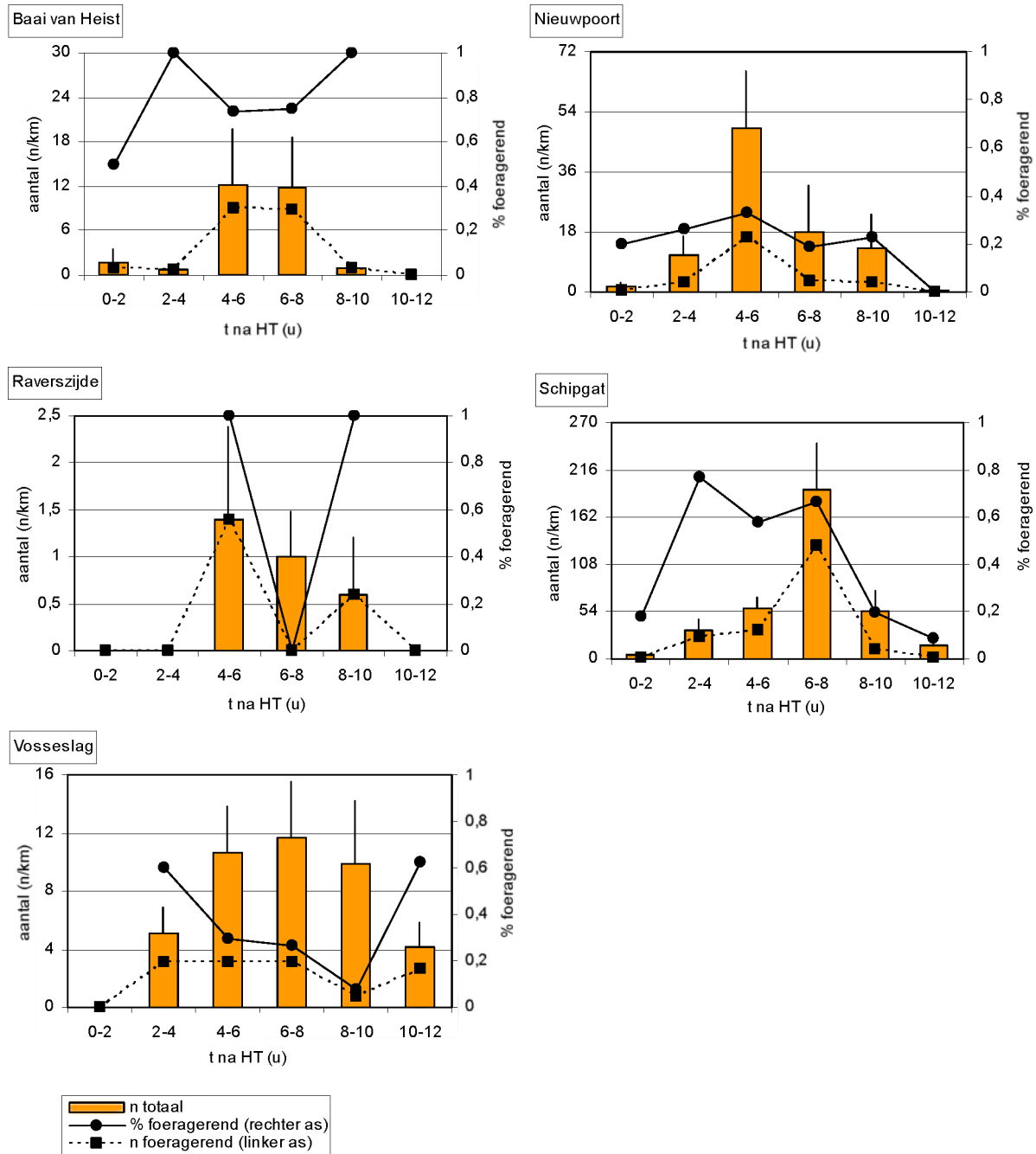
Mogelijk mede door de geringe grootte van deze potentiële prooien werd tijdens de voedselprotocols nooit waargenomen dat Steenlopers op larven of andere insecten uit de vloedlijn foerageerden. Wel werd waargenomen hoe op insecten werd gefoerageerd op de grens verzadigd-onverzadigd substraat, maar dit betroffen niet noodzakelijk soorten geassocieerd met het vloedmerk. Dit foerageergedrag was bovendien mogelijks het gevolg van eerder uitzonderlijke omstandigheden (heel zachte temperaturen en zuidoostenwind).

Er werden weinig tot geen verschillen opgemeten in foerageergedrag tussen de verschillende stranden. Na 'kuisen' van de dataset worden op de vier stranden heel vergelijkbare foerageerfrequenties verkregen (ongeveer 12 per minuut). De vangstefficiëntie en bijgevolg ook de feeding rate is het hoogst te Raverszijde (dit verschil is niet significant). Te Raverszijde werden de hoogste aantallen geteld doch dit hangt wellicht ook samen met het grote aantal strandhoofden aldaar. De aanwezigheid van strandhoofden zorgde onrechtstreeks wel voor een hoge voedselbeschikbaarheid op het zachte intertidaal. Enerzijds door de (continue) aanwezigheid van aanspoelsel langsheen de golfbreker. Anderzijds door de associatie met Scholeksters, die mosselen grijpen op het strandhoofd en die komen opeten op het zacht intertidaal (om predatie van hun prooi door meeuwen of soortgenoten te vermijden).

In vergelijking met Drieteenstrandloper hebben Steenlopers een lagere pikfrequentie (12 vs. 18/minuut), doch dit verschil wordt volledig gecompenseerd door een hogere vangstefficiëntie (18 vs. 7%) en hogere feeding rate (10 vs. 5 prooien/5 min.). De meeste herkende prooien van Steenlopers waren bivalves, doch het was onmogelijk in te schatten hoeveel vlees zich nog in deze schelpen bevond. Bijgevolg was het ook niet mogelijk een inschatting te maken van de hoeveelheid voedsel Steenlopers op het zacht intertidaal juist vergaarden.

4.4 KOKMEEUW

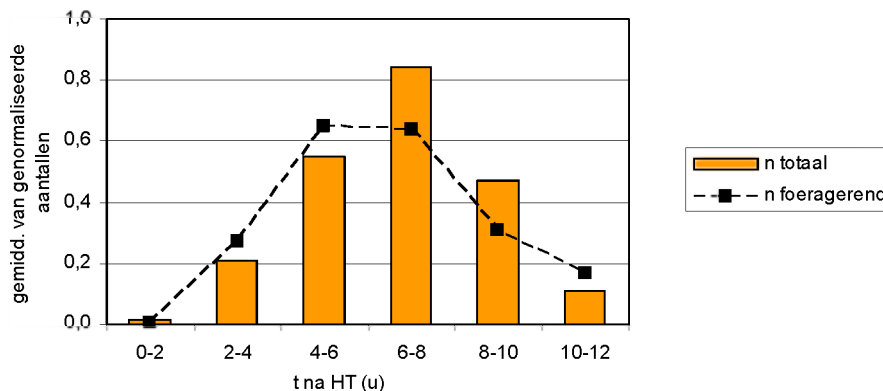
4.4.1 Resultaten strandscans



Figuur 34. Gemiddelde aantallen Kokmeeuwen per strekkende kilometer (+standaarderror) op de onderzochte stranden in relatie tot het getij.

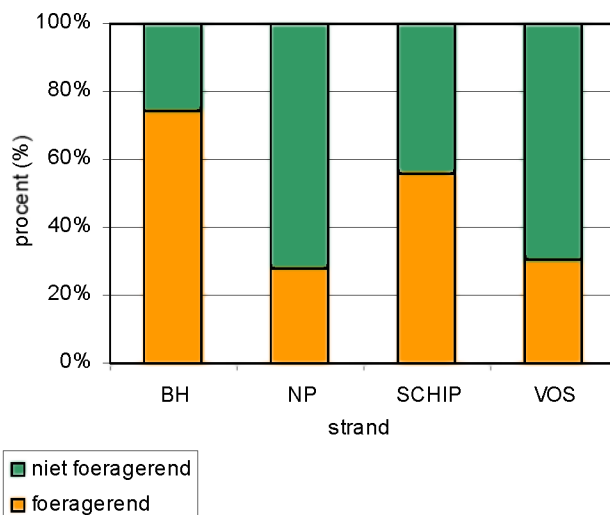
In het geval van Kokmeeuw verschillen de getelde aantallen enorm van strand tot strand, zoals blijkt uit Figuur 34 (zie ook Figuur 11), en merk in die zin op dat de assen van de grafieken ongelijk werden geschaald. Op elk van de vijf stranden blijken de totale aantallen te pieken rond laagwater (tussen 4 en 8 uur na hoogtij). Dit komt overeen met het getijgerelateerd verloop van aantallen Kokmeeuwen op het strand in Schipgat zoals gepresenteerd in Stuer (2002). Behalve te Raverszijde is dit getijafhankelijk verloop bovendien significant (Kruskal-Wallis, $p < 0,050$). In Raverszijde werden echter heel lage aantallen geteld in vergelijking met de andere stranden. Het verloop van het percentage foeragerende vogels in relatie tot het getij blijkt wel duidelijk te verschillen van strand tot strand. In

Nieuwpoort en Schipgat is het aandeel foeragerende meeuwen het grootst bij afgaand tij, en het laagst rond hoogwater. Op de andere stranden is geen duidelijk verband te vinden tussen het percentage foeragerende Kokmeeuwen en het getij. Alle stranden samen beschouwd foerageren relatief gezien iets meer Kokmeeuwen bij afgaand dan bij opkomend tij (zie Figuur 10).



Figuur 35. Gemiddelde van de genormaliseerde aantallen Kokmeeuwen in relatie tot het getij.

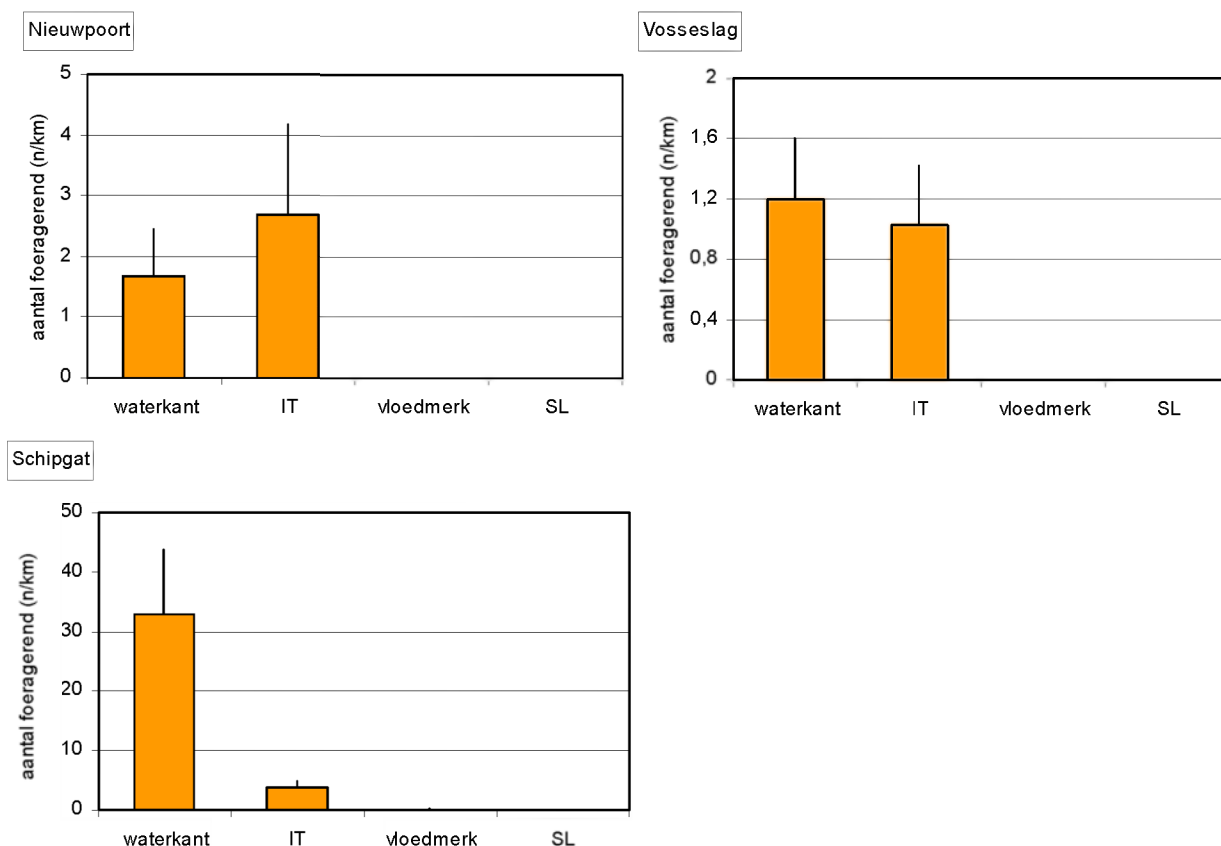
Het gemiddelde van de genormaliseerde aantallen (aantallen van Raverszijde niet opgenomen in de berekeningen) vertoont een uitgesproken getijgerelateerd patroon met een constante toename van de aantallen tijdens afgaand water, gevolgd door een vrij snelle afname bij vloed (Figuur 35).



Figuur 36. Verdeling van foeragerende en niet foeragerende Kokmeeuw vastgesteld tijdens de strandscans op vier verschillende stranden.

In de Baai van Heist en Schipgat werd relatief gezien duidelijk meer gefoerageerd (respectievelijk 74 en 55%) dan in Nieuwpoort en Vosseslag (resp. 28 en 31%) (Figuur 36). Alle vier de stranden samen beschouwd bleek slechts 50% van de getelde Kokmeeuwen te foerageren.

Uit Figuur 37 blijkt dat de getelde Kokmeeuwen in Schipgat voor het overgrote deel langs de waterkant foerageerden (89%), de overige 11% foerageerde op het intertidaal langs of in plasjes en zwinnen. Dit beeld wordt sterk bepaald door de heel grote aantallen die soms bij afgaand tij op vrijkomende aanspoelzones kwamen foerageren. In Vosseslag bleken ongeveer evenveel Kokmeeuwen in de waterkant (53%) als op het intertidaal (47%) te foerageren, en in Nieuwpoort foerageerden zelfs meer vogels op het intertidaal (61%) dan in de waterkant (39%) (Figuur 37). De op het intertidaal foeragerende Kokmeeuwen waren steeds vogels in of langs zwinnen of andere intertidale depressies, de ruggen werden enkel gebruikt om te rusten of te poetsen.



Figuur 37. Lokalisatie van foeragerende Kokmeeuwen te Nieuwpoort, Vosseslag en Schipgat (IT: intertidaal, SL: supralittoraal).

4.4.2 Resultaten voedselprotocols

4.4.2.1 Inleiding

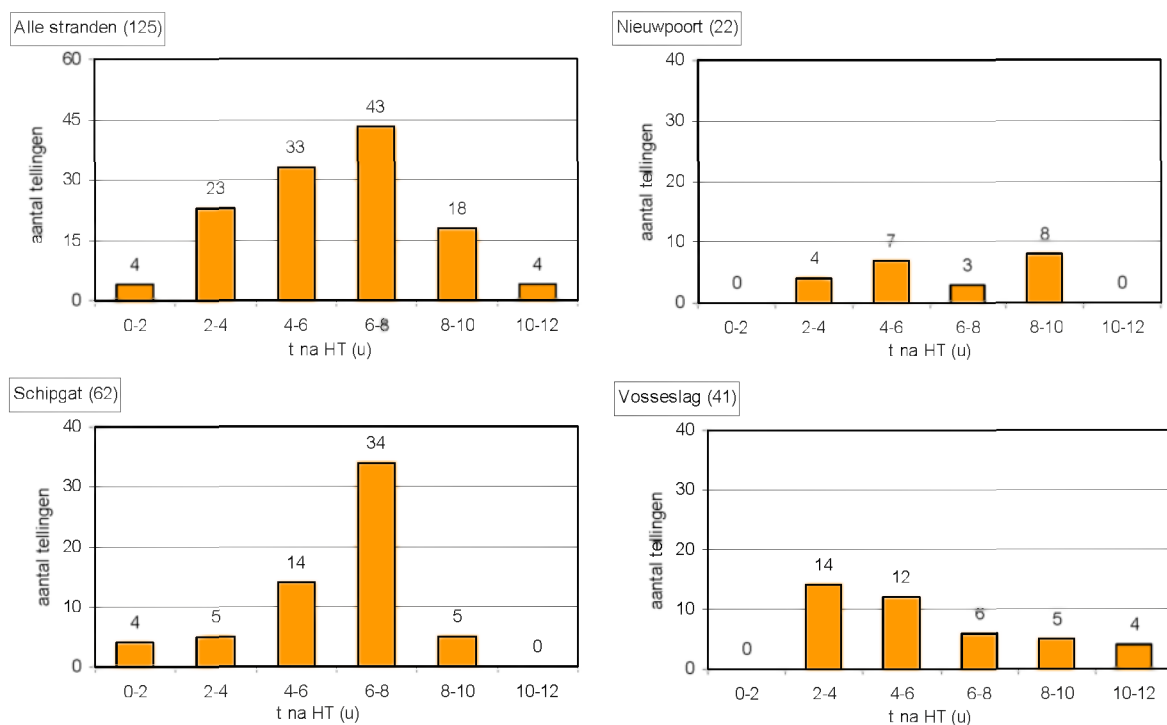
Voor Kokmeeuwen bleken twee types voedselbronnen van belang. Enerzijds werd in zwinnen, plasjes of langs de waterkant op bewegende prooien gejaagd. Dit gebeurde al stappend en pikkend, of al stootduikend. Anderzijds foerageerden Kokmeeuwen bij afgaand tij soms massaal op vers bloot komende aanspoelzones.

4.4.2.2 Aantal voedselprotocols

Op drie stranden werden voedselprotocols uitgevoerd op Kokmeeuw. In Schipgat werden veruit het meeste protocols (62) uitgevoerd, met een maximum aantal rond laagtij, net wanneer ook de aantallen Kokmeeuw pieken. Op de andere stranden werd een vrij gering aantal Kokmeeuwen opgevolgd, zonder duidelijke relatie met de aantallen in functie van het getij (zie Tabel 12 en Figuur 38).

Tabel 13. Overzicht van het aantal protocols per strand en de gemiddelde duur.

Strand	N protocols	Gemiddelde duur	Std. Deviatie
Nieuwpoort	22	3'58"	1'45"
Schipgat	62	3'38"	1'49"
Vosseslag	41	3'18"	1'59"
Totaal	125	3'35"	1'52"



Figuur 38. Aantal uitgevoerde voedselprotocols van Kokmeeuw in relatie tot het getij.

4.4.2.3 Tijdsbesteding

- Tijdsbesteding per strand

Tabel 14. Tijdsbesteding van Kokmeeuwen gedurende de voedselprotocols.

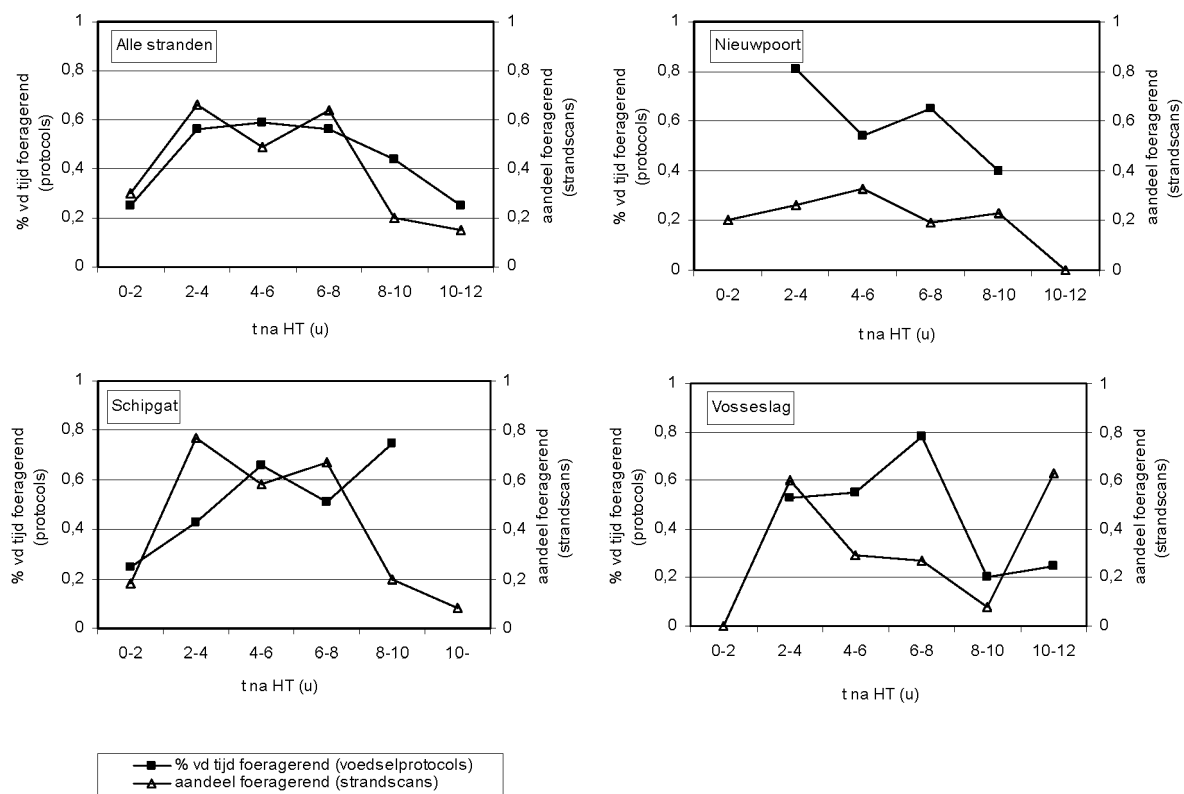
strand		Foerageren	Eten	Vliegen	Poetsen	Rusten
Nieuwpoort (n=22)	Mean	0,55	0,00	0,02	0,32	0,12
	Std. Deviation	0,45	0,00	0,05	0,43	0,30
Schipgat (n=62)	Mean	0,54	0,00	0,02	0,17	0,26
	Std. Deviation	0,45	0,02	0,13	0,34	0,41
Vosseslag (n=42)	Mean	0,51	0,00	0,09	0,16	0,25
	Std. Deviation	0,44	0,00	0,23	0,35	0,41
Total (n=125)	Mean	0,53	0,00	0,04	0,19	0,23
	Std. Deviation	0,45	0,01	0,16	0,37	0,39

Er werden 125 voedselprotocols uitgevoerd van gemiddeld ruim 3,5 minuten. Gedurende deze tijd bleken de gevolgde Kokmeeuwen op alle drie de stranden ruim 50% van de tijd te foerageren. Op basis van de strandscans echter bleken in Nieuwpoort en Vosseslag amper 30% van de getelde Kokmeeuwen te foerageren. Indien de geprotocolleerde vogels perfect willekeurig werden uitgekozen zou men echter een vergelijkbare waarde verwachten. Door twee maal middelen (eerst per fase van het getij en vervolgens over een ganse getijcyclus) worden eventueel vertekenende getijrelateerde effecten teniet gedaan, maar dit resulteert nog steeds in waarden die consequent hoger liggen dan de waardes bekomen op basis van de strandscans (Tabel 15). Hieruit blijkt dat er bij de keuze van individuen toch een lichte voorkeur is opgetreden voor foeragerende vogels.

Tabel 15. Aandeel foeragerende Kokmeeuwen berekend op basis van strandscans en voedselprotocols na uitmiddelen over getijfases.

	strandscans	voedselprotocols
Nieuwpoort	20%	60%
Schipgat	41%	59%
Vosseslag	37%	46%

Als de drie stranden samen worden genomen blijkt er wel een mooie overeenkomst tussen het aandeel foeragerende Kokmeeuwen waargenomen tijdens de strandscans en het aandeel van de tijd foeragerend tijdens de voedselprotocols (Figuur 39). Uit diezelfde figuur blijkt dat de overeenkomst ook in Schipgat min of meer stand houdt, maar in Nieuwpoort en Vosseslag gaat het verband helemaal verloren. Niet toevallig zijn dit ook de stranden waar slechts weinig protocols konden afgenomen worden.

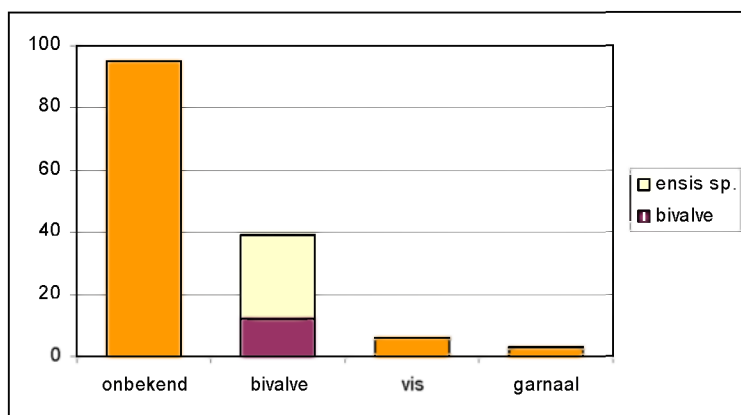


Figuur 39. Vergelijking van het aandeel van de tijd foeragerend tijdens voedselprotocols met het aandeel foeragerende vogels tijdens de strandscans, in relatie tot het getij.

4.4.2.4 Foerageergedrag

- Prooi keuze

Figuur 40 toont een overzicht van de gevangen prooien. In totaal werd 143 maal waargenomen hoe een Kokmeeuw een prooi te pakken kreeg. Hiervan kon 95 keer niet gezien worden hoe groot de prooi was, of wat haar indentiteit was. Op naam gebrachte prooien betroffen *Ensis* sp. (27), andere bivalven (12), vis (6) en garnaal (3).



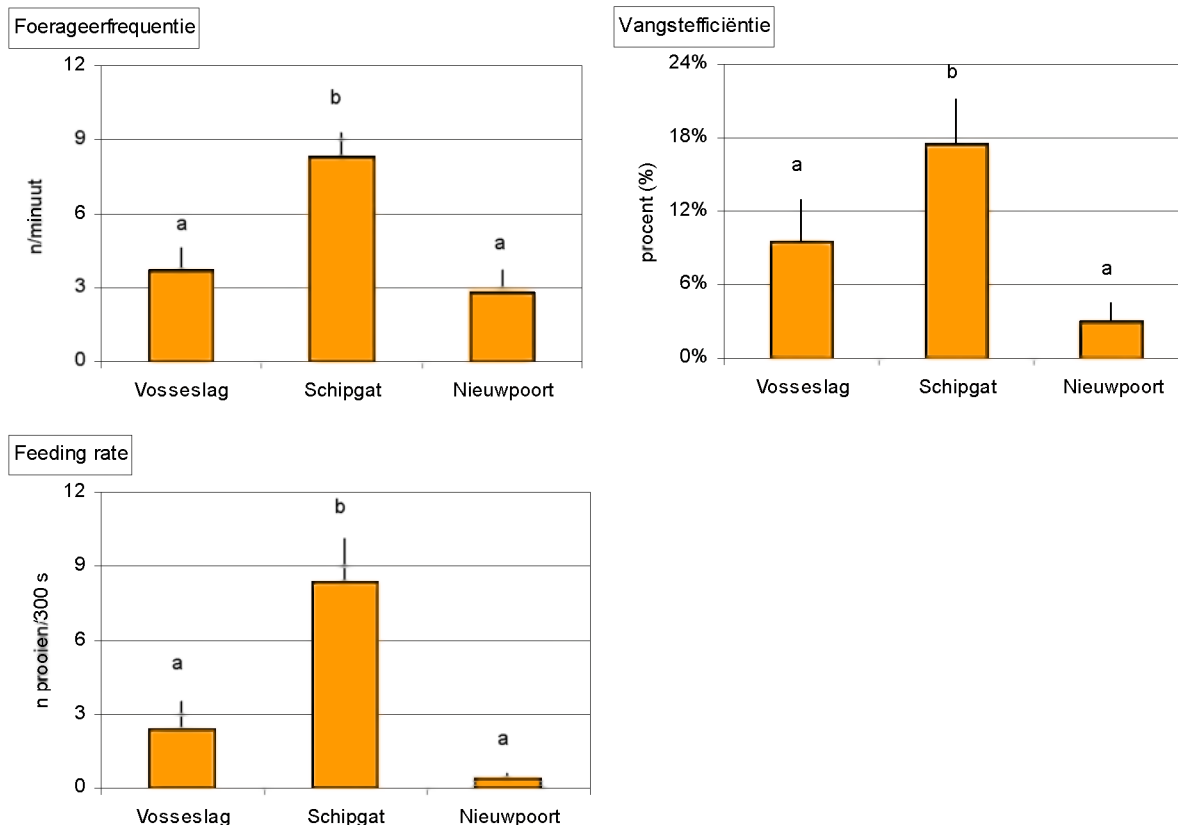
Figuur 40. Overzicht van de gevangen prooien van Kokmeeuw.

- Foerageerfrequenties en success-rates: vergelijking stranden

Uit Tabel 16 blijken er duidelijke verschillen in foerageerfrequentie, vangstefficiëntie en feeding rate tussen de verschillende stranden. Deze drie parameters zijn in Schipgat significant hoger dan in Vosseslag en Nieuwpoort (Mann Whitney U-test, $p < 0,050$). Tussen Nieuwpoort en Vosseslag blijken er geen statistische verschillen, hoewel vooral de feeding rate en vangstefficiëntie te Nieuwpoort duidelijk lager liggen.

Tabel 16. Vangstefficiëntie en foerageerfrequentie van Kokmeeuwen op verschillende stranden.

strand		Foerageerfrequentie (n/minuut)	Vangstefficiëntie (%)	feeding rate (n prooien/ 5 min.)
Vosseslag	Mean	3,7	9,1	2,4
	N	26	20	20
	Std. Deviation	4,5	15,1%	4,9
Schipgat	Mean	8,3	17,4	8,4
	N	42	34	34
	Std. Deviation	6,4	21,7%	10,1
Nieuwpoort	Mean	2,8	3,0	0,4
	N	16	11	11
	Std. Deviation	3,5	5,3%	0,7
Total	Mean	5,8	12,5%	5,2
	N	84	65	65
	Std. Deviation	5,9	18,6%	8,5



Figuur 41. Vergelijking van de gemiddelde foerageerfrequentie, vangstefficiëntie en feeding rate vastgesteld op de drie verschillende stranden, met aanduiding van standaarderror.

- Foerageerfrequenties en success-rates: vergelijking waterkant-intertidaal

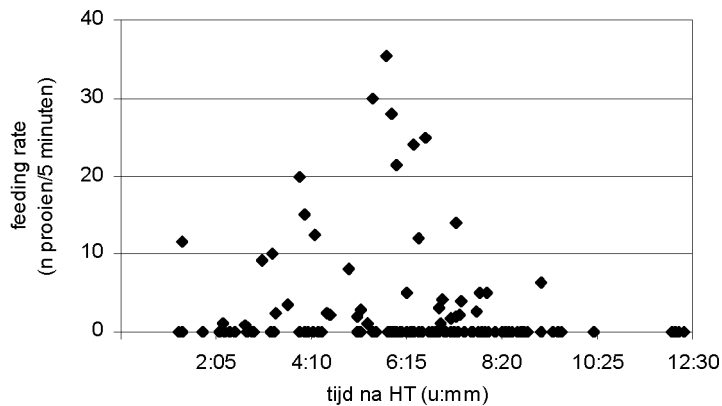
Tabel 17. Vangstefficiëntie en foerageerfrequentie van Kokmeeuw op de verschillende stranden langs de waterkant enerzijds en intertidale depressies (zwinnen, plasjes) anderzijds.

		Foerageerfrequentie (n/minuut)	Vangstefficiëntie (%)	Feeding rate (n prooien/5 min.)
Vosseslag	waterkant	4,4	10%	4,0
	IT	3,4	8%	1,3
Schipgat	waterkant	10,4	27%	13,5
	IT	7,1	12%	5,0
Nieuwpoort	waterkant	3,6	3%	0,4
	IT	1,4	3%	0,3

De foerageerfrequenties langs de waterkant blijken consequent hoger dan op het intertidaal, en ook het vangstsucces en feeding rate lagen steeds hoger langs de waterkant. In geval van vangstefficiëntie en feeding rate zijn de verschillen tussen branding en intertidaal enkel voor Schipgat significant (Mann-Whitney U-test, $p=0,034$ resp. $0,031 < 0,050$). Het verschil in foerageerfrequentie tussen branding en intertidaal is op geen enkel strand significant (Mann Whitney U-test, $p > 0,050$).

- Foerageergedrag in relatie tot het getij

Uit Figuur 42 blijkt dat de feeding rate van Kokmeeuw een duidelijke piek bereikt net rond laagtij, overeenkomstig met de aantallen foeragerende vogels.



Figuur 42. Feeding rates bij Kokmeeuw in functie van het getij.

- **Energiebudget**

Het merendeel van de gevangen prooien kon niet op naam worden gebracht, doch er zijn meerdere redenen om te veronderstellen dat een groot deel van deze prooien Mysidacea betreffen. De in zwinnen of uitstroomopeningen foeragerende Kokmeeuwen vingen hun prooien duidelijk in de waterkolom of boven de bodem van het zwin, en dit sluit al heel wat potentiële prooi-soorten uit. Volgens Beyst *et al.* (2001) maken Mysidacea driekwart uit van de totale biomassa aan hyperbenthos in de surfzone. Ysebaert & Meire (1989) stellen dat in leeglopende geulen foeragerende Kokmeeuwen in Saefinghe met zekerheid op zijn naar Mysidacea (geldig voor het broedseizoen). Tijdens het veldwerk werd ook gezien hoe aasgarnalen doorheen de ganse getijdecyclus in zwinnen achterbleven.

De intake rate van Kokmeeuwen foeragerend in intertidale depressies bedroeg gemiddeld 3,33 prooien/5 minuten. Indien uitgegaan wordt van een waarde van ongeveer 0,003 g AFDW per aasgarnaal bedraagt de gemiddelde intake rate 0,01g AFDW per vijf minuten. Dit is bijzonder weinig aangezien de dagelijkse energiebehoefte 29g AFDW bedraagt (Ysebaert & Meire, 1989).

4.4.3 Resultaten maagonderzoek

Het INBO had negen dode kokmeeuwen ter beschikking waarvan de maaginhouden werden bestudeerd. Deze vogels stierven aan een parathionvergiftiging op het strand te Raverszijde in december 2004. Veel leverde dit echter niet op:

- In vier van de magen werden grasresten gevonden;
- In alle magen werden resten van organisch materiaal gevonden. Dit waren vooral gedeeltelijk verteerde invertebraten. Determinatie tot op soort was niet mogelijk;
- In vijf van de magen werden verschillende pluimpjes (donsveren) van andere vogelsoorten gevonden;
- In één maag werden minuscule schelpen van *Bivalvia* gevonden (2mm);
- In vijf magen werden resten van baksteen gevonden;
- Irrelevant inzake het voedsel, maar in vijf van de negen magen werden parasitaire nematoden gevonden.

4.4.4 Discussie Kokmeeuw

4.4.4.1 Aantallen

De aantallen zijn nog meer dan van Steenloper en Drieteenstrandloper heel sterk getijafhankelijk met een hoge piek rond laagwater. Vooral in Schipgat, de Baai van Heist en Nieuwpoort kwam dit patroon heel sterk naar voor. Gemiddeld bleek slechts 50% van de op het strand aanwezige Kokmeeuwen te foerageren. Foeragerende Kokmeeuwen waren steeds geassocieerd met de waterlijn, de zwinnen of andere intertidale depressies.

De aantallen Kokmeeuw in Schipgat liggen een heel pak hoger dan op de andere stranden. Dit is mogelijk het gevolg van een betere voedselsituatie. Beyst *et al.* (2001) toonden aan dat de dichtheid aan hyperbenthos een dalende gradiënt vertoont van westkust naar oostkust. Hetzelfde werd aangetoond door Degraer *et al.* (2003) voor het macrobenthos. De aanwezigheid van zwinnen in Schipgat (betere voedselbeschikbaarheid) zou het verschil kunnen verklaren tussen Schipgat en Nieuwpoort, dat eveneens aan de westkust is gelegen. Het grote verschil in aantallen wordt echter vooral bepaald door de grote aantallen foeragerend langs de waterlijn in Schipgat, niet zozeer door de intertidaal foeragerende aantallen. In die zin zou het interessant zijn te weten hoeveel van deze met de waterlijn geassocieerde vogels op hyperbenthos foerageerden (ter hoogte van uitstroomopeningen bij afgaand tij), en hoeveel op aanspoelsel. Uit de dataset komt dit onderscheid jammergenoeg niet naar voor.

4.4.4.2 Foerageergedrag

Voor Kokmeeuwen bleken twee types voedselbronnen van belang. Enerzijds werd in zwinnen en intertidale plasjes op (meestal) kleine en onzichtbare prooien gejaagd. Bij afgaand tij ontstaan er hoge concentraties van migrerend benthos ter hoogte van de uitstroomopeningen van deze zwinnen (Stuer, 2002; eigen waarnemingen), alwaar dan soms grote aantallen Kokmeeuwen kwamen foerageren. Anderzijds foerageerden Kokmeeuwen soms massaal op aanspoelzones. Vooral na storm spoelen soms dikke pakketten schelpen en ander eetbaar materiaal aan. Meestal werd al stappend gefoerageerd, wat als voordeel heeft dat er weinig energie wordt verbruikt (lage FMR). In mindere mate werd ook zwemmend of vliegend (inclusief bidden) op zoek gegaan naar voedsel.

Het merendeel van de gevangen prooien kon niet op naam worden gebracht. Er zijn echter meerdere redenen om te veronderstellen dat een groot deel van deze prooien Mysidacea betreffen. De in zwinnen of uitstroomopeningen foeragerende Kokmeeuwen vingen hun prooien duidelijk in de waterkolom of boven de bodem van het zwin, en dit sluit al heel wat potentiële prooi-soorten uit (Van Ginderdeuren, 2006). Volgens Beyst *et al.* (2001) maken Mysidacea driekwart uit van de totale biomassa aan hyperbenthos in de surfzone. Kokmeeuwen van de broedkolonie te Saefinghe die in leeglopende geulen foerageren zijn volgens Ysebaert & Meire (1989) met zekerheid op zoek zijn naar Mysidacea. Tijdens het veldwerk werd ook gezien hoe aasgarnalen doorheen de ganse getijdencyclus in zwinnen achterbleven.

Berekend op basis van bijkomende gegevens verzameld door Van Ginderdeuren (2006) van januari tot en met maart 2006 bedraagt de gemiddelde intake rate van Kokmeeuwen foeragerend op aasgarnalen gemiddeld 0,0075 g AFDW/5 minuten, wat bijzonder weinig is aangezien de dagelijkse energiebehoefte 29g AFDW bedraagt (Ysebaert & Meire, 1989). Dit staat in scherp contrast met Kokmeeuwen die op grote concentraties aanspoelsel foerageren: zo voorziet het vlees van 16 Ensis-schelpen reeds in de dagelijkse energiebehoefte. Los van het strand als ecosysteem maar mogelijk niet onbelangrijk als voedselbron werden tijdens het veldwerk achter elke garnaalvisser vlak buiten de kust foeragerende Kokmeeuwen waargenomen (Van Ginderdeuren, 2006). Walter & Becker (1997) toonden aan dat Kokmeeuwen die een garnaalboot volgen gemiddeld 1,3 overboord gegooide ondermaatse garnalen kunnen eten per minuut. Op die manier zou een 1u25 foerageren voldoende zijn voor de hele dag (Van Ginderdeuren, 2006).

Toch blijkt het strand een aantrekkelijk foerageergebied gezien de heel sterke getijafhankelijke aantallen. Bij laagtij is een groot foerageergebied beschikbaar, en de densiteit van benthos langs de waterlijn is bij laagtij hoger dan bij hoogtij. De getijafhankelijkheid maskeert zo ook het in het binnenland aanwezige dagritme, alwaar voornamelijk 's avonds en 's ochtends wordt gefoerageerd.

De aantallen varieerden echter enorm van dag tot dag, en er kon slechts zelden een afdoende verklaring gegeven worden voor deze variaties. Dit doet vermoeden dat Kokmeeuwen als opportunisten over meerdere potentiële foerageergebieden beschikken, en dat ze niet per se van het strandecosysteem afhankelijk zijn als dagelijkse voedselbron.

Een opvallend resultaat van deze studie is dat de hoge aantallen te Schipgat samengaan met een gevoelig hogere pikfrequentie, piksucces en feeding rate, wat opnieuw wijst op een betere voedselsituatie aldaar. In diezelfde lijn is de feeding rate het hoogst rond laagwater, wanneer de hoogste aantallen foeragerende vogels op het strand vertoeven. Dit positief verband tussen aantallen en foerageer-parameters komt echter wel enkel naar voor als zo veel mogelijk data in de analyse worden betrokken: na splitsing per maand of per zone op het strand gaat het verband verloren (Van Ginderdeuren, 2006).

Referenties

- Beyst, B.; Buysse, D.; Dewicke, A. & Mees, J. (2001). Surf zone hyperbenthos of Belgian sandy beaches: seasonal patterns. *Estuarine, Coastal and Shelf-science* 53: 877-895.
- Burger, J. & Gochfeld, M. (1991). Human activity influence and diurnal and nocturnal foraging of Sanderlings (*Calidris alba*). *The Condor* 93:259-265.
- Castro, G. (1987). High basal metabolic rate in Sanderlings (*Calidris alba*). *Wilson Bull.* 99: 267-268.
- Cramp, S. (Ed.) (1983). *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East, and North Africa: the birds of the Western Palearctic*. Vol. 3: Waders-gulls. Oxford University: Oxford. 913 pp.
- Creutz, G. (1963). Ernährungsweise und Aktionsradius der Lachmöwe (*Larus ridibundus*). *Beitr. Z. Vogelk.* 9: 3-58.
- Dankers, N.; Binsbergen, M. & Zegers, K. (1983). De effecten van zandsuppletie op de fauna van het strand van Texel en Ameland. RIN-rapport 83/6, Rijkinstituut voor Natuurbeheer, Texel.
- De Gee, T. (1984). Een onderzoek naar de verspreiding en populatiedynamica van *Scolecipis squamata* op het strand van het Waddeneiland Texel. RIN, Texel.
- Degraer, S.; Mouton, I., De Neve, L. & Vincx, M. (1999). Community structure and intertidal zonation of the macrobenthos on a macrotidal, ultra-dissipative sandy beach: summer-winter comparison. *Estuaries* 22: 742-752.
- Degraer, S.; Volckaert, A. & Vincx, M. (2003). Macrobenthic zonation patterns along a morphodynamical continuum of microtidal, low tide bar/rip and ultra-dissipative sandy beaches. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 56 (2003): 459-468
- De Meulenaere, B. (2006). Voedseleecologie van strandvogels: Drieteenstrandloper (*Calidris alba*). Licentiaatsscriptie, Universiteit Gent.
- De Putter, G.; De Schuyter, T.; Willemeys, F. & De Scheemaker, F. (1989). Enkele totaalstellingen van pleisterende waadvogels langs de Vlaamse Noordzeekust, periode september 1988- februari 1989. *Mergus* 3: 64-88.
- De Putter, G.; Devos, K. & Willemeys, F. (1993). Aantalsverloop en verspreiding van steltlopers aan de Vlaamse kust, periode 1 juli 1989 tot 30 juni 1990. *Mergus* 7: 1-37.
- Devos, K. & Debruyne R. (1990). Overwinterende meeuwen langs de Vlaamse kust: een totaalstelling in december 1989. *Mergus* 4: 2-13.
- Devos, K.; De Scheemaeker, F. & Allein, S. (1994). Resultaten van steltloperstellingen langs de Vlaamse kust, winter 1993-1994. *Mergus* 8: 242-246.
- Devos, K.; De Scheemaeker, F. & Allein, S. (1996). Resultaten van steltloperstellingen langs de Vlaamse kust, winter 1994-1995. *Mergus* 10: 187-198.
- Devos, K.; De Scheemaeker, F.; Allein, S. & Rappé, G. (1997). Resultaten van steltloperstellingen langs de Vlaamse kust, winter 1995-1996. *Mergus* 11: 258-269.
- Devos, K.; De Scheemaeker, F.; Allein, S. & Rappé, G. (1998). Resultaten van steltloperstellingen langs de Vlaamse kust, winter 1996-1997. *Mergus* 12: 187-199
- Devos, K. & Spanoghe G. (2002). Overwinterende meeuwen in Vlaanderen: resultaten van slaapplaattellingen in 2000-2002. *Oriolus* 68 (3): 128-138.

Devos, K. & Spanoghe G. (2002). Totaaltellingen van meeuwen langs de Belgische kust. Oriolus 68 (3): 139-144.

Engledow, H.; Spanoghe, G.; Volckaert, A.; Coppejans, E.; Degraer, S.; Vincx, M.; Hoffmann, M. (2001). Onderzoek naar (1) de fysische karakterisatie en (2) de biodiversiteit van strandhoofden en andere harde constructies langs de Belgische kust; eindrapportage. Verslag van het Instituut voor Natuurbehoud, 2001.20. Universiteit Gent (RUG), Vakgroep Biologie, Laboratorium Plantkunde: Gent; Brussel. 133 p.

Evans, P.R. (1976). Energy balance and optimal foraging strategies in shorebirds: some implications for their distributions and movements in the non-breeding season. Ardea 64: 117-137.

Fleischer, R.C. (1983). Relationships between tidal oscillations and Ruddy Turnstone flocking, foraging, and vigilance behaviour. The Condor 85: 22-29.

Glutz Von Blotzheim, U.N.; Bauer, K.M. & Bezzel, E. (1984). Handbuch der Vögel Mitteleuropas: Band 6: Charadiiformes (Teil 1). 2nd ed. Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Band 6. Aula: Wiesbaden. ISBN 3-89104-014-8. 839 pp.

Hanssen, O.J. (1982). Feeding ecology of Black-headed and Common gulls in SE Norway. Fauna 35: 154-161.

Harris, P.R. (1979). The winter feeding of the Turnstone in North Wales. Bird Study 26: 259-266.

Harte, M.; Huntjens, P.M.J.M.; Mulder, S. & Raadschelders, E.W. (2002). Zandsuppleties en Europese richtlijnen. Ecologische effecten boven water gehaald. Rapport RIKZ, Rijkinstituut voor Kust en Zee, Den Haag.

van de Kam, J.; Ens, B.; Piersma, T. & Zwarts, L. (1999). Ecologische atlas van de Nederlandse wadvogels. Schuyt & Co., 368p.

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.

Leopold M.F.; Smit, C.J.; Goedhart, P.W.; van Roomen, M., van Winden E. & van Turnhout, C. (2004). Langjarige trends in aantallen wadvogels in relatie tot de kokkelvisserij en het gevoerde beleid in deze. EVAII deelrapport C2. Alterra-rapport 954, Wageningen.

Maron, J.L. & Myers, J.P. (1985). Seasonal changes in feeding success, activity patterns, and weights of nonbreeding Sanderlings (*Calidris alba*). The Auk 102: 580-586.

Meininger, P.L., Berrevoets, C.M. & Strucker, R.C.W. (1996). Watervogels in de Zoute Delta 1994/1995. Rapport RIKZ-96.009. Rijksinstituut voor Kust en Zee, Den Haag.

Merckx, A. (2005). Vergelijkende studie van twee technieken voor het bemonsteren van macrofauna op zandstranden. Licentiaatsscriptie, Universiteit Gent.

Perez-Hurtado, A. ; Goss-Custard, J.D. & Garcia, F. (1997). The diet of wintering waders in Cádiz Bay, southwest Spain. Bird Study 44: 45-52.

Peterson, C.H.; Hickerson, D.H.M. & Grissom Johnson, G. (2000). Short time consequences on the dominant large invertebrates of a sandy beach. Journal of coastal Research 16(2):368 378

Petracci, P.F. (2002). Diet of Sanderling in Buenos Aires Province, Argentina. Waterbirds 25(3): 366-370.

Schneider, D.C. & Harrington, B.A. (1981). Timing of shorebird migration in relation to prey depletion. The Auk 98: 801-811.

- Silliman, J.; Scott Mills, G. & Alden S. (1977). Effect of flock size on foraging activity in wintering Sanderlings. *The Wilson Bulletin* 89(3): 435-438.
- Spanoghe, G. (1999). Aantallen en verspreiding, gedrag en habitatkeuze van meeuwen (Laridae) aan de Vlaamse kust in het winterhalfjaar. Licentiaatsscriptie, Universiteit Gent.
- Stuer, V. (2002). Trofische interacties in relatie tot zwinnen van de Belgische kust (Schipgatduinen te Koksijde): epibenthos en avifauna. Licentiaatsscriptie, Universiteit Gent.
- van de Kam, J.; Ens, B.; Piersma, T. & Zwarts, L. (1999). Ecologische atlas van de Nederlandse wadvogels. Schuyt & Co., 368p.
- Van den Broeck, K. (2004). Biologische evaluatie van de Belgische stranden aan de hand van terrestrische invertebraten. Licentiaatsscriptie UGent.
- Van Ginderdeuren, K. (2006). Voedseleecologie van strandvogels: Kokmeeuw (*Larus ridibundus*). Licentiaatsscriptie, Universiteit Gent.
- van Turnhout, C. & van Roomen, M. (2005). Effecten van strandsuppleties langs de Nederlandse kust op Drieteenstrandloper en kustbroedvogels. Sovon-onderzoeksrapport 2005/05.
- Ysebaert, T. & Meire, P. (1989). Studie naar de relaties tussen foerageerplaats, prooiselectie en uikomstsucces bij de Kokmeeuw (*Larus ridibundus*) in drie kolonies gelegen langs de Westerschelde. Rapport WWE 6, Universiteit Gent. 95p.
- Walter, U. & Becker, P.H. (1997). Occurrence and consumption of seabirds scavenging on shrimp trawler discards in the Wadden Sea. *Journal of Marine Science* 54: 684-694.
- Wetlands International (2002). Waterbird Population Estimates – Third Edition. Wetland International Global series No. 12, Wageningen, The Netherlands.
- Whitfield, D.P. (1990). Individual Feeding Specializations of Wintering Turnstone *Arenaria interpres*. *Journal of Animal Ecology* (59): 193-211.