

Predatie door vogels van penseelkrabbetjes (*Hemigrapsus* spp.) en Japanse oester (*Crassostrea gigas*) : waarnemingen aan scholeksters (*Haematopus ostralegus*), wulpen (*Numenius arquata*), regenwulpen (*Numenius phaeopus*), steenlopers (*Arenaria interpres*) en kauwen (*Corvus monedula*) in de IJzermonding te Nieuwpoort

Emmanuel Dumoulin & René van Outryve

«Au-delà de tous les concepts il s'agit du monde, d'un effort pour renouveler notre vision, en dehors des interprétations établies.» — Kenneth White (La Figure du dehors).

«Wanneer de opvatting van het menselijke verandert dan verschijnt ook het dierlijke in een ander licht.» — F.J.J. Buytendijk (Mens en dier).

Inleiding

In deze bijdrage geven wij het relaas van enkele observaties van foerageergedrag bij steltlopers (scholekster, wulp, regenwulp, steenloper) en kauw op niet-inheemse invertebraten in de IJzermonding te Nieuwpoort. Terloops worden ook nog de ekster, zwarte kraai en zilvermeeuw ter sprake gebracht. Wij willen laten zien dat eerstvermelde toppredatoren uit het getijdengebied in bepaalde mate de weg hebben gevonden naar de grote voedselbron van geïntroduceerde mariene schelp- en schaaldieren; met name de Japanse oester *Crassostrea gigas*, het penseelkrabbetje *Hemigrapsus takanoi* en wellicht ook de blaasjeskrab *Hemigrapsus sanguineus*. Laatstgenoemde soort werd in 2006, periode ook waarin wij onze waarnemingen te Nieuwpoort aanvatten, voor het eerst langs de Belgische kust ontdekt (d'Udekem d'Acoz 2006). Daardoor geattendeerd op deze soort vonden wij tijdens bezoeken in 2006 aan het studiegebied *H. sanguineus* ook al talrijk langs de oevers van de IJzermonding (voor verdere gegevens over haar voorkomen te Nieuwpoort zie Nuytens *et al.* 2006). Het kon inderdaad niet uitblijven dat deze zeer rijk gedekte tafel van exoten zou aangesproken worden.

De slechts kleine oppervlakte aan overgebleven historische slikken in de IJzermonding zorgt ervoor dat waadvogels er tijdens het voedselzoeken in dichte concentraties voorkomen (in het bijzonder tijdens de najaarstrek september-oktober en tijdens de wintermaanden). Het natuurherstelplan uitgevoerd in de periode 1999-2004 (Herrier *et al.* 2005) heeft gezorgd voor een aanzienlijke uitbreiding van het slikkengebied. Hierop heeft zich intussen een mariene bodemfauna gevestigd die nu ook bijdraagt aan de voedselvoorziening voor deze waadvogels.

De hoge bedijking rondom het gebied (foto's A, F) verleent op sommige plaatsen een panoramisch uitzicht en vormt uitstekende observatieposten waar je het "anekdotische" van vogelfoerageergedrag van nabij kunt gadeslaan. Dit "ontvouwen" van gedrag wordt je echter pas langzaamaan duidelijk nadat je eerst je eigen waarnemingsvermogen hebt aangescherpt. Want er is, naar analogie met voedselzoekende vogels, ook voor ons een leerproces (bewustwording) mee gemoeid. Misschien is het zoiets als je "opmerkingsvermogen" verfijnen, nu niet meer bedoeld als "jachtvaardigheid", maar als een bekwaamheid om gedrag in een bepaalde context te "vatten", het achteraf te beschrijven en eventueel te begrijpen? Valkuilen hierbij zijn echter dat dit "begrijpen" steeds plaatsgrijpt vanuit onze eigen culturele achtergrond en vanuit persoonlijke preoccupaties. Hierdoor is het vaak moeilijk om een analytische afstand aan te houden tussen de "orde" van de bekijker en die van het bekeken. I.v.m. foerageergedrag valt dit echter nogal mee, alhoewel waarnemen —willen of niet— toch steeds een vorm van deelnemen blijft ... (voor een diepgaander uitwerking hiervan vgl. Nagel 1974 en Naess 1985, Rothenberg 2000).

De waarnemingen werden verricht vanop zowel de linker als rechter oever ter hoogte van de veerpont (dit is ongeveer de plaats waar de IJzer in zee uitmondt, foto's A, B), alsook in de Kreek van Lombardsijde, het zuidelijkste deel van het natuureservaat langs de rechteroever en nog verder stroomopwaarts in de omgeving van het Kattesas (foto's C-J). Bij laag laagwater komt nabij de veerpont op beide oevers een strook van 5 à 8 m bodemsubstraat droog te liggen. Vanwege de zeewaartse ligging, en dus sterke getijdenstroming, is het sediment er overwegend zandig. Op verspreide losliggende stenen of enig ander houvast (zie verder) hebben zich er plaatselijk, tot diep in de riviermonding, heuse riffen van Japanse oesters ontwikkeld, een fenomeen dat het laatste decennium, zoals overal in de zuidelijke Noordzee (vgl. Reise 1998, Drinkwaard 1999a, 1999b, Cadée 2000a, Wehrmann *et al.* 2000, Dankers *et al.* 2004, 2006, Smaal *et al.* 2005), ook bij ons enorme voortgang heeft gekend. Misschien moet dit verschijnsel langs de Belgische kust nodig eens goed in kaart gebracht worden?

Oesters uit het genus *Crassostrea* gedijen uitstekend in riviermondingen, zij verdragen een verminderd zoutgehalte, grote temperatuurschommelingen, sterke stroming, een tijdelijk lager zuurstofgehalte en overvloedig slib in suspensie in de waterkolom (vgl.

Galtsoff 1964, Yonge 1966, Green 1968, McLusky & Elliott 1981). In habitats waar veel slibafzetting plaatsgrijpt, manifesteren zij bovendien langgerekte groeivormen waarbij de onderrand naar boven gericht is, weg van de modderige slijkbodem reikend naar een gunstiger plaats in de waterstroom. De impact van het massale vestigen van de Japanse oester op de levensgemeenschappen van harde substraten zal waarschijnlijk zeer ingrijpend zijn. Ook kolonisatie van de zachte substraten, waarbij initieel mollusken, krabbenschillen, plastic afval, enzovoort als aanhechtingsplaatsen fungeren (vgl. Vanhaelen 1995, Jonckheere 2006, Cadée 2001a, 2007a, 2007b, pers. waarn.), bleef niet uit. In de IJzermonding vervullen o.a. kleppen van de strandgaper *Mya arenaria* zo'n functie. In estuaria kunnen nog in levenshouding half blootgespoelde strandgapers na met broedval van de Japanse oester te zijn bezaaid wellicht de aanzet vormen tot het ontstaan van een oesterbank. Ook accumulaties van kokkels *Cerastoderma edule* bieden hiertoe een geschikte ondergrond. De onderzoeken van Susanne Diederich en collega's zijn een interessante eerste bijdrage tot inzicht in de gevolgen van dit massale uitzwermen van *C. gigas* en de vestiging van deze oester op mosselbanken, tevens belangrijke foerageerplaatsen voor scholeksters (Diederich 2005, 2006, Diederich *et al.* 2005, Nehls *et al.* 2005, 2006).

Zoals al aangegeven is vanop de hoge oever "in vogelperspectief" met behulp van een verrekijker of een telescoop bijzonder goed het foerageren van beneden aan de dijk vertoevende steltlopers en op de dijkhelling (foto A) rondscharrelende steenlopers en kauwen gade te slaan. Het valt op hoe veel van de vogels er erg gewend zijn geraakt aan mensen. De vaak heel drukke passage op de promenade van de linkeroever stoort sommige soorten bijna niet meer; niet in het minst dan de meeuwen en steenlopers die profiteren van het veelvuldig gevoederd worden. Heel opmerkelijk was wel de makheid van die éne wulp (zie verder).

Uiteraard is het voedingsgedrag van de vogels die wij hier bespreken in werkelijkheid heel wat gevarieerder. Er staan bijvoorbeeld veel meer andere prooien op hun menu, enzovoort. Dit is vrij systematisch bestudeerd door vooral Nederlandse en Britse ornithologen, maar sporadisch ook door enkele Belgische en Franse (een uitstekende synthese voor de wadvogels vind je in van de Kam *et al.* 2004). Onze bedoeling is echter om te focussen op de predatie van de al genoemde exoten.

De periode waarin wij onze gegevens verzamelden voor dit onderzoekje is gespreid tussen 6 september 2006 en 16 november 2007. Hierbij leverden vooral de maanden september 2006 en januari en november 2007 interessante waarnemingen op. Op 31 juli en 2 augustus 2009 werden nog enkele bijkomende observaties verricht.

De “wijze” van de naturalist

In onderstaande kleine revue van “gedachtensprongen” tonen we hoe wij ons als “amateurs” verhouden tot het onderzoek aan foerageergedrag, daarbij het “strengere” pad van de exacte wetenschappen enigszins(!) verlatend.

Aanzetten om de relatie predator-prooi wiskundig uit te drukken dateren al uit de vroege jaren 1920. Vanaf de jaren 1960 werd vanuit een nieuw ontwikkelde benadering getracht het fenomeen van de “prooiselectie” te mathematiseren (vgl. Nicholson 1935, Pulliam 1974). Sindsdien zijn de statistische methoden en technieken steeds verder “verfijnd” en is het thans algemene regel om gedragsonderzoek in wiskundige formules en modellen, overwegend nog gestoeld op een controle-georiënteerd mechanistisch denken, uit te drukken (vgl. Giraldeau & Caraco 2000, Stephens *et al.* 2007). Naast het feit dat hier intellectueel iets “prikkelends” en “uitdagends” van uitgaat (of is het een soort “spielerei”, waarbij complexe zaken worden gecompliceerd ?), zullen deze verworven inzichten voor bepaalde concrete doeleinden inderdaad bruikbaar zijn. Denk maar aan het ontwerpen van methoden om de voorspelbaarheid van gedrag steeds beter mogelijk te maken; en je weet maar nooit waar dit in de toekomst allemaal goed voor zou kunnen zijn : beheermaatregelen ten behoeve van het natuurbehoud (in het beste geval), beheermaatregelen voor bijv. de schelpdierenkweek (let op de nuance tussen “beheer” en “beheers”!) of voor enige andere vorm van menselijke “manipuleerdrijf”.

Omdat wij als naturalisten/natuur liefhebbers (met de nadruk op het tweede deel van het tweede woord) hier moeilijker mee overweg kunnen en zo’n benaderingswijze veeleer als een keurslijf ervaren, zijn wij geen grote aanhangers van een “doorgedreven”(!) mathematisering van (foerageer)gedrag bij (wad)vogels en willen wij daartegenover een kort pleidooi houden voor een naar wij menen “natuurgetrouwer” —meer op de “zintuiglijke rede” (J.-J. Rousseau) georiënteerde— ongedwongen en meer heuristische “benaderingswijze” (vgl. Moustakas 1990). Een vorm van “terugkeer naar de dingen zelf”. Wij vinden er alvast het grootste genoegen in om op de “ouderwetse” manier waarnemingen in “t vrije veld” te verrichten; weliswaar —letterlijk dan— doorheen moderne optiek. Immers, is een onbevangen nieuwsgierigheid niet de goede basis voor een “wetenschappelijke” houding ?

In de oudere vakliteratuur (tot ongeveer de jaren 1950) werden natuurhistorische observaties meestal nog heel “letterlijk” (vgl. Cézilly 2008) en soms zeer prozaïsch —bijna nog 19^{de} eeuws— beschreven, waarbij de data geheel in een tekst verweven zaten en men haast verplicht wordt deze integraal te lezen wil men alles begrepen hebben. De bijdragen van deze onderzoekers getuigen heel dikwijls van veel persoonlijk “buitenwerk”, excursies in de natuur. Opvallend is daarbij hun vaak grote opmerkzaamheid, hun oog voor de “dingen”, iets dat zij ongetwijfeld tijdens hun vele

tochten, na verloop van tijd, hebben kunnen ontwikkelen; echte veldbiologen nog. Reminiscenties van zo'n "mentaliteit" zijn nog aan te treffen in excursieverslagen of onderzoekjes van "amateurs". Inderdaad, wetenschappers waren toentertijd nog niet verwickeld in een cultuur (van overhaasting) die hen voor het vergaren van gegevens kon verleiden tot het gebruiken van een digitale (én virtuele) informatiesnelweg die hen bovendien gebiologeerd aan een beeldscherm kon kluisteren. Doorgaans verzamelden zij wellicht nog veel persoonlijke, "authentieke" waarnemingen, uit de eerste hand dus; waarbij het nodig was nog ten volle hun eigen zintuigen in te zetten. Weliswaar konden zij toen ook nog veel meer "pionieren" omdat er nog zoveel minder gekend was en de naturalist in hen nog vrijer spel had. De huidige wetenschappelijke praxis is er vaak een van onderzoek op specifieke details. Op zich is hier uiteraard niets mis mee, zij het niet dat zo doende de "ruimere" verbanden tussen al wat leeft en bloeit verdrongen worden —gespecialiseerd onderzoek ondermijnt overzicht in de breedte (K. Roose)— en het onderzoek verengt tot een vrij technische aangelegenheid en in veel gevallen leidt tot een "verstatisticering" van de "werkelijkheid" (i.t.t. spontane ervaring). Vaak gaat het er slechts om dat "ouderwetse" veldwaarnemingen d.m.v. "gecompliceerde" methoden worden bevestigd.

Hiermee wil echter niet gezegd zijn dat moderne wetenschappers geen ervaren veldwerkers en/of naturalisten meer kunnen zijn. Maar misschien worden zij in de professionele sfeer nog zeldzamer als gevolg van de massificatie van een beeld- en informaticultuur die "reële" zintuiglijke ervaringen steeds meer overbodig maken (vgl. Mulder 2007) ? Valt dit te betreuren ? Wij menen van wel omdat zo de voeling met onze natuurlijke omgeving verder degradeert en afsterft. Maar misschien bestaat de kunst erin om beide —informatieverwerving en veldwerk— op de juiste wijze met elkaar te combineren ? Een oud zeer evenwel zoals volgende anekdote over Darwin, aangehaald door Kenneth White (2009 : p. 17), illustreert :

« Un jour, Darwin avait invité chez lui un groupe de jeunes scientifiques, et les avait questionnés sur leurs recherches. À la fin de la réunion, il les remercia : l'un lui avait parlé savamment des cryptogames et des phanérogames, l'autre de bactériologie, un autre encore d'embryologie —mais il n'y avait pas, conclut-il, en tapant sur la table, un seul naturaliste dans toute la bande! »

Oudere vakliteratuur, maar ongetwijfeld ook nog heel veel hedendaagse bijdragen, zijn bovendien vaak heel interessant voor naturalisten vanwege de "eye-opener" die zij kunnen zijn. Deze publicaties geven ons te lezen waarop we kunnen letten tijdens het vertoeven in het veld; vaak bevestigen zij ook de eigen waarnemingen. Onze houding

ten opzichte van de strikt wetenschappelijke literatuur is er echter eentje van "gezond" scepticisme. Wij proberen aldus, binnen onze mogelijkheden en lang niet altijd even doelbewust en consequent, steeds zelf zoveel mogelijk opnieuw waar te nemen van wat een auteur eerder heeft beschreven. Heel vaak leidt dit tot verrassende inzichten en kunnen we heel af en toe kleine aanvullingetjes en/of verbeteringetjes toevoegen.

Geen strenge bewijsvoering maar spontaan inzicht, intuïtie (een beladen woord maar daarom toch niet minder betekenisvol), verbeelding (in de betekenis van het zich-kunnen-voorstellen) en empirie vormen onze benaderingswijzen. Ook esthetische aspecten in al hun facetten mogen meetellen. Van een vooropgestelde "werkwijze" is geen sprake. Het niet opzettelijk en eendimensionaal naar iets op zoek willen gaan wordt nu aanleiding tot toevallige en waardevolle ontdekkingen of inzichten, dikwijls zonder ze in eerste instantie logisch te kunnen beargumenteren. Maar, is deze "kunst van het vinden" niet altijd al de "wijze" van de naturalist en is veel zogenaamd natuurwetenschappelijke bedrijvigheid vaak toch niet heuristisch van inslag en niet altijd overeenkomstig of te herleiden tot de "kunst van het bewijzen"?

Ook Claude Lévi-Strauss (1962 : p. 24) beschreef, weliswaar vanuit een andere discipline, de antropologie, iets gelijkaardigs :

*« [...] c'est qu'il existe deux modes distincts de pensée scientifique, l'un et l'autre fonction, non pas certes de stades inégaux de développement de l'esprit humain, mais des deux niveaux stratégiques où la nature se laisse attaquer par la connaissance scientifique : l'un approximativement ajusté à celui de la perception et de l'imagination, et l'autre décalé; comme si les rapports nécessaires, qui font l'objet de toute science [...] pouvaient être atteints par deux voies différentes: l'une très proche de l'intuition sensible, l'autre plus éloignée.»**

(*vgl. ook Lemaire 2002 : p. 132)

Het foerageergedrag

Scholekster. Op 6 september 2006 bekeken wij op de rechteroever van de IJzermonding enkele scholeksters voedselzoekend langs de waterlijn (bij afgaand tij) tussen op stenen groeiende oesters. Door met de telescoop op één vogel gefixeerd te

blijven, zagen wij hoe kleine Japanse oestertjes werden opgegehakt en de inhoud ervan opgegeten. Onmiddellijk na het vaststellen hiervan begaven we ons naar de omgeving van het gebeuren om er de vers opengemaakte oestertjes te bekijken. Het betrof telkens kleine exemplaren van naar schatting zo'n 5 cm lengte waarvan de bovenklep aan de onderrand beschadigd was (vgl. foto's 1-8, genomen op latere datums op de linkeroever), de plaats waar de scholekster de schelp had opengebroken.

Om meer zicht te krijgen op de grootte-verdeling van de gepredeerde oesters werd op 24 januari 2007 langsheen de linkeroever, enkele tientallen meters stroomopwaarts van de pont, de lengte van 50 duidelijk opgegehakte Japanse oesters gemeten. Een complicerende factor is hier echter dat ook de strandkrab *Carcinus maenas* en de Noordzeekrab *Cancer pagurus* oesters kunnen openbreken (Dare *et al.* 1983, Mascaré & Seed 2001). Deze laatste komt wellicht niet voor in de IJzermonding, maar de strandkrab is er algemeen. In principe zouden de kleine oesters die wij als "gegeten" aantreffen het werk van deze krab kunnen zijn. Echter, de karakteristieke wijze waarop de schelpen telkens geopend waren (zie hierboven) en ook de afbeeldingen in Dare *et al.* (1983) van door krabben gepredeerde Japanse oesters in beschouwing genomen, doet ons veronderstellen dat alle gemeten exemplaren door scholeksters bewerkt zijn. Daarenboven houden volwassen strandkrabben zich veelal in het infralitoraal op —onder de laagwaterlijn, met bij opkomend tij vaak migratie naar de litorale zone (vgl. Warman *et al.* 1993, Hunter & Naylor 1993). De juveniele soortgenoten die algemeen in het getijdengebied voorkomen, hebben vermoedelijk nog niet het vermogen om oesters te openen.

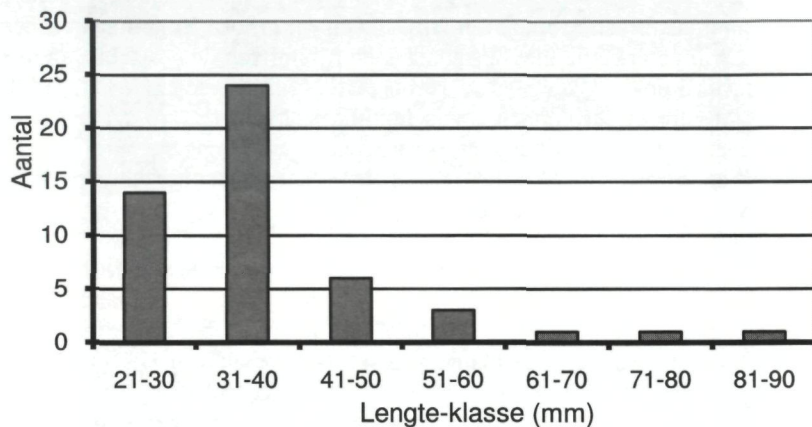
De oesters werden met een schuifpasser gemeten, de lengtes werden afgerond naar de dichtstbijzijnde eenheid in mm. Over het meten moet nog gezegd worden dat dit geen precisie aangelegenheid kon zijn omdat de omstandigheden in het veld dit niet toelieten (oncomfortabele werkomstandigheden, grillige schelpvormen en dito wijze van op de stenen vastgehecht zijn). Omdat dit op alle gemeten oesters van toepassing is, zal het wellicht weinig invloed hebben op het globale beeld dat uit de metingen naar voren komt. De resultaten geven we hier in twee kolomdiagrammen weer. De klassebreedte van de lengteklassen is vrij ruim genomen, telkens 9 mm, wat de meetfouten ook enigszins zal opvangen. Onder schelpenlengte verstaan wij : de afstand tussen de top van de oester en de onderrand, dit is steeds de grootste maat die op de schelp van een Japanse oester genomen kan worden.

Diagram A geeft het aantalsverloop uit de verschillende lengteklassen tussen 21 en 90 mm. Diagram B toont in procenten de frequentie per lengteklasse en de cumulatieve frequentie van de "meest" gepredeerde lengteklassen (88 % tussen 21 en 50 mm) en van de "minst" gepredeerde (12 % tussen 51 en 90 mm). Japanse oesters uit de klasse

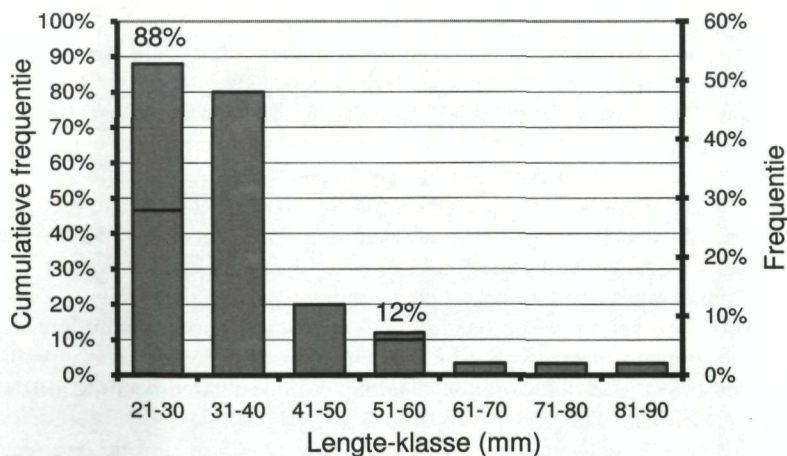
Diagrammen : Japanse oesters (n=50) door scholeksters gepredeed.

A: schelp lengteverdeling per klasse, B: frequentie en cumulatieve frequentie ("meest" en "minst" bejaagde) van de schelp lengtes (in %). IJzermondong 24/1/2007.

A



B



31-40 mm worden, zo blijkt uit onze steekproef, duidelijk het vaakst opengehakt (voor 48 %). Schelpen groter dan 5 cm worden door scholeksters wellicht zelden op die manier opengemaakt. De vier klassen tussen 51 en 90 mm zijn inderdaad slechts vertegenwoordigd door respectievelijk 3, 1, 1 en 1 specimen(s) (zie diagram A). Of sommige van de grote onbeschadigde lege oesters die wij op de riffen aantroffen eventueel ook door scholeksters zijn gepredeerd, maar dan d.m.v. de "steek/wrikmethode" (zie verder) durven wij niet geheel uitsluiten. De kans dat dit echter gewoon afgestorven exemplaren zijn is evenwel groot. Hoge luchttemperaturen (vanaf >20° C) in combinatie met de aanmaak en rijping van de geslachtscellen kan bij de Japanse oester immers grote sterftes veroorzaken (vgl. Soletchnik *et al.* 1999). Een hete lente en/of hete zomer kunnen waarschijnlijk veel schade veroorzaken aan lokale oesterpopulaties. De uitkomsten van onze kleine meetcampagne zijn in elk geval slechts te beschouwen als een reflexie van de lengte-verdeling van "opengehakte" oesters, niet van gepredeerde oesters in het algemeen.

De talrijkste groep geopende oestertjes zijn mogelijk exemplaren uit de 2^{de} jaarsklasse (vgl. Cadée 2000a). Aangezien de Japanse oester ook tijdens de winterperiode kan doorgroeien (vgl. His 1970, Leloup 1971, 1973, 1980) zouden het echter ook al 1^{ste} jaars exemplaren kunnen zijn. De resultaten van het onderzoek van His in de Baai van Arcachon en Leloup in de spui kom van Oostende, waar bij deze laatste de oesters tijdens de wintermaanden ondergebracht werden in een overdekt vivarium, hebben ongetwijfeld te maken met gunstige temperatuursomstandigheden. De zachte winters van de voorbije jaren (uitgezonderd deze van 2008-2009) maakten het wellicht mogelijk dat *C. gigas* bij ons het jaarrond doorgroeit (voor de effecten van warme zomers vgl. Diederich *et al.* 2005).

Vaak zagen wij hoe scholeksters actief onder water staande gedeelten van een oesterrif, waar de oesters rechtop groeien (zie hoger), aanpikten. Wellicht merken zij hier openstaande exemplaren op en proberen ze deze te verschalken door hun bek tussen de gapende kleppen te steken. Misschien zijn op die manier inderdaad ook grotere exemplaren te bemachtigen? Hierbij moet echter gezegd worden dat vogels omwille van te grote risico's op snavelbeschadiging toch niet geneigd zijn de grootste schelpdieren te prederen (vgl. Rutten *et al.* 2006). Het is voor de vogel inderdaad opletten om met de snavel niet geklemd te raken tussen een dichtklappende oester. Er zijn, weliswaar zeldzame, voorvallen bekend waarbij scholeksters stierven door het ongelukkig "hannesen" (een in onze oren grappig klinkend in Noord-Nederland gekozen woord voor het Engelse "handling", wat betekent: het manipuleren van de prooi om ze te kunnen opeten) van schelpdieren tijdens het foerageren (vgl. Baldwin 1946, Hulscher 1988). De bouw van de schelp van de oesters bemoeilijkt ook erg het openen van de kleppen. De randen van de schelp zijn vaak gelobd of geplooid en de oppervlaktestructuur is onregelmatig grof-schilferig doordat de randen der

concentrische groeizones gemakkelijk afbrokkelen (van Benthem Jutting 1943, Ranson 1966). Inderdaad groeivormen die, aanvankelijk niet zo "bedoeld"(?), een anti-predator-werking hebben. Op 22 oktober 2007 maakten wij een geslaagde filmopname (waarvan wij de beelden achteraf vertraagd voor- en achterwaarts kunnen weergeven of stopzetten) van een op zo'n rif foeragerende scholekster. Een verkorte protocolweergave ervan : de vogel wandelt bovenop een oesterbank langs de waterlijn, pikt een oester op de onderrand aan, wrikt deze vervolgens open, maakt het vlees los en slokt het naar binnen. Een volgende poging mislukt echter : na het steken en wrikken breekt een stukje van de schelp af, waarna de vogel het verdere "hannesen" staakt. Het bewandelen van zo'n oesterrif is voor de scholekster zichtbaar zeer oncomfortabel. Vlijmscherpe schelpranden en het grillige patroon van holten en bulten brengt hem vaak uit evenwicht, d.m.v. korte trage vleugelslagen kan hij zich in hachelijke situaties echter toch nog rechtop houden. De stevige poten en tenen komen hier tevens goed van pas. Ongetwijfeld zal deze aard van het terrein één van de redenen zijn waarom er zo weinig vogels op oesterbanken foerageren. Sporadisch kom je er slechts solitaire individuen of hoogstens enkele samen, tegen.

Sommige onderzoekers nemen aan dat scholeksters bij voorkeur mossels tussen de 30 en 45 mm lengte prederen vanwege hun grote "profitabiliteit"; dit betekent dat de verhouding tussen de energie die ze moeten investeren om de schelpen te openen en de voedingswaarde (vleesinhoud) ervan het meest rendabel is (Meire & Eryvynck 1986, Nagarajan *et al.* 2002). Over de aannemelijkheid van "optimale-foerageer" en "optimale-prooi" modellen kan echter geredetwist worden (zie de relevante vakliteratuur hierover). Recente eigen waarnemingen langsheen het Boudewijnkanaal in de Zeebrugse achterhaven bijvoorbeeld tonen aan dat scholeksters wel degelijk ook hele grote mossels (tot 7,5 à 8 cm lengte) prederen. De "context" van deze laatste locatie verschilt echter grondig van bijv. een strandhoofd in het getijdengebied langs de Belgische kust en is daarom toch een ander verhaal.

Het is verleidelijk om uit onze metingen snel de vooronderstelling te maken als zou er voor de bejaagde oesters toch een soort "optimaal-prooi-model" kunnen gelden. De exemplaren <2 cm zouden dan te weinig renderend zijn vanwege de geringe vleesinhoud, de hele grote exemplaren te lastig om open te krijgen en te risicovol voor kwetsuren, terwijl de specimens van 3 à 4 cm de goede verhouding rendement/arbeid en veiligheid vertegenwoordigen. Wij willen hiertoe niet besluiten omwille van de hierboven al vermelde reden en ook omdat wij toen niet hebben gecontroleerd of er in de populatie te Nieuwpoort in deze periode van het jaar (januari 2007) wel oestertjes <2 cm voorhanden waren, en indien het geval in welke mate. Een juister beeld van de prooikeuze wordt echter verkregen door de lengte-verdeling in de aanwezige schelpdierpopulatie te vergelijken met die van de effectief gepredeerde exemplaren —in

zoverre deze nauwkeurig te controleren is— (vgl. Sutherland 1982, Ens 1982, Meire & Eryvnc 1986, Cayford 1988, 1990, Speakman 1990, Fernando & Liu 2004).

Het voedselzoeken van scholeksters gebeurt enerzijds visueel : inschatten van de oestergrootte, ontdekken van openstaande oesters onder water, en anderzijds ook door met de bek op de tast onder water naar gapende oesters te “peilen”. Voor het openen van de oesterkleppen gebruikt de vogel waar nodig dan ofwel de techniek van het hakken/hameren (hammering) of het steken/wrikken (stabbing) met de snavel (vgl. Norton-Griffiths 1967, Swennen *et al.* 1983, Hulscher 1996). Blijkt nu dat de bek van scholeksters gemodelleerd wordt naargelang het soort prooien dat bejaagd wordt en de handelingen die verricht worden om deze te kunnen opeten. Swennen *et al.* (1983) onderscheiden drie “types” bekvormen : (1) puntige (vanuit boven- en zijaanzicht gezien met scherpe top), (2) beitelvormige en (3) stompe. Deze laatste twee zijn vanuit zijaanzicht geknot. Van boven en vooraan bekeken verschillen zij echter : plat en scherp in de beitelvormige, breed en stomp in het stompvormige bektype. Tussen de “hoofdtypes” komen echter tussenvormen voor, wat demonstreert dat een éénduidige classificatie niet evident is. Gemakkelijkheidshalve wordt meestal slechts van twee snaveltypes gesproken, lange puntige en kortere stompe. De eventuele relatie tussen beklengte en de vorm van de bek(top) is gecompliceerder : niet alleen de wijze van voedselzoeken maar ook de leeftijd en het geslacht van de vogel alsook de individuele aanmaak van huid, spierweefsel en de beenderstructuur kunnen medebepalend zijn voor de lengte ervan (Heppleston 1970, Swennen *et al.* 1983, Johnson 1984, Sutherland *et al.* 1996). Het spreekt voor zich dat beitelvormige en stompe snavels zich het best lenen om schelp- en eventueel ook schaaldieren open te hakken. Verondersteld wordt dat vooral oudere vogels zich o.a. gaan specialiseren op mossel- en kokkelpredatie (en hier nu bij uitbreiding evt. op oesters). In deze levensfase is hun lichaam immers maximaal uitgegroeid en houden ze ook strikter aan een voedselterritorium(?). Dit zou eventueel ook kunnen gelden voor de solitaire op oesterriffen foeragerende vogels. Jonge vogels zouden zich op plaatsen waar veel schelpdieren voorhanden zijn aanvankelijk meer toeleggen op steelgedrag of kleptoparasitisme (het afpakken van de buit van een ander) op oudere soortgenoten, wellicht omdat zij nog onervarener zijn om zelf de nodige schelpdieren te kunnen openen (vgl. Tuckwell & Nol 1997b, Goss-Custard *et al.* 1998). Naar verluid zou er binnen populaties van scholeksters ook een bepaalde foerageercultuur heersen, wellicht afhankelijk van de aanwezige habitats en de voorkomende voedseltypes, waarbij dan hetzij “hakken/hameren” hetzij “steken/wrikken” zou overheersen. Zo’n “cultuur” kan van generatie op generatie worden doorgegeven (vgl. Norton-Griffiths 1967, 1969, Bonner 1980).

Dat Europese scholeksters oesters prederen was bekend. Al in de 18^{de} en vroeg 19^{de} eeuw wordt er gewag van gemaakt van de Franse, Engelse en Duitse kust (vgl. Dewar 1922b). Dewar oppert echter dat sommige van deze gegevens overgenomen zullen zijn

van eerdere waarnemingen van Catesby (1731) aan de Amerikaanse oesteretende scholekster (zie verder) en niet aan de eigen Europese zustersoort, hij parafraseert : «*It is, however, fairly certain that most of the older authorities got their information from Catesby, and not from the sea beach.*» Wij betwijfelen dit en achten het waarschijnlijk dat naturalisten van het eerste uur onze scholekster in de toen al aanwezige oesterkwekerijen op platte oesters *Ostrea edulis* hebben zien jagen. Inderdaad in kwekerijen omdat wij er van uitgaan dat de platte oester van nature wellicht zelden in het "mediolitoraal" van de getijdenzone is voorgekomen, aan rotskusten hoogstens tot in de infralitorale franje (vgl. Yonge 1966, Tebble 1976), in onze contreien waarschijnlijk zelfs nooit (vgl. Lanszweert 1868, van Benthem Jutting 1943, Halewycx & Hostyn 1978). Nog tot in het begin van de 20^{ste} eeuw echter zou de platte oester in de Waddenzee zijn voorgekomen. Zij leefden er in de grote getijdengeulen en slechts zeer uitzonderlijk, bij extreem laag tij en langdurige aflandige wind, kwamen zij iets boven water (vgl. Nehring 1999, Cadée 2007c).

Eén van die bedoelde "older authorities" zou ook Carolus Linnæus kunnen betreffen. In zijn *Systema Naturæ* van 1758 voerde hij de binaire nomenclatuur in en gaf onze scholekster de wetenschappelijke naam *Haematopus ostralegus*, waarvan het *epitheton specificum* "ostralegus" zoveel betekent als : zich voedend met oesters (*ostrea* = oester, *legere* = verzamelen; vgl. Heppleston 1973). Hiervan zijn ongetwijfeld ook de ge vulgariseerde namen hùttrier-pie, oystercatcher en Austernfischer afgeleid. Heeft Linnæus de vogel inderdaad oesters zien eten, of achtte hij Catesby's vaststellingen (hem zeer zeker bekend) ook geldig voor de Europese vogels. Aanvankelijk immers werden de Amerikaanse en Europese scholekster als één soort beschouwd, later respectievelijk onderscheiden als *Haematopus palliatus* en *H. ostralegus* (vgl. Dewar 1922b).

Dewar zelf overigens kon door proefnemingen met gevangen gezette vogels achterhalen dat onze scholeksters inderdaad oesters kunnen openhakken. In recentere tijden rapporteert Lunais (1975) oesterpredatie door scholeksters in kwekerijen te Frankrijk. Met name rond het midden van de jaren 1960 in de Baai van Morlaix (Noord-Bretagne) op platte oester en "Portugese" oester *Crassostrea "angulata"*. Verder langs de Atlantische kust (Loire Atlantique, Vendée en Charente Maritime), aanvankelijk op de "Portugese" oester en vanaf ± 1971 op de Japanse oester (tegenwoordig wordt algemeen aanvaardt dat "*angulata*" en "*gigas*" slechts één variabele soort is, vgl. Menzel 1974, Huvet *et al.* 2002). Lunais' eigen onderzoek uit 1974-75, voornamelijk op Ile de Ré, sluit hierbij aan.

In het begin van de jaren 1970 werden ook al "Portugese" oesters aangetroffen op havenhoofden te Zeebrugge. Toen weliswaar lang nog geen riffen vormend maar eerder kleine exemplaren los verspreid groeiend op damconstructies en gedumpte rotsblokken.

De Zeebrugse locaties, in het bijzonder een in de jaren 1960 gebouwde oostelijke dam (in de jaren 1980 opnieuw volledig afgebroken), werden stevast door scholeksters bezocht en, wie weet, predeerden deze toen al de exotische oesters.

In december 2000 kon dhr. Gerhard Cadée langs de waddenkust op Texel voor het eerst opnieuw waarnemen hoe een scholekster één door zilvermeeuwen op de geasfalteerde dijk geworpen Japanse oester vrij gemakkelijk (weinig haksporen) kon openmaken en verorberen (Cadée 2001c). In oktober 2007 werd door dezelfde auteur opgemerkt dat scholeksters op Texel nu algemener en “plotseling” aangespoelde oesters begonnen te bejagen (Cadée 2008a). Een eigen waarneming van het strand van Heist (tegen de Baai van Heist) op 13 februari 2008 sluit hierbij aan. Daar werd gezien hoe een solitaire scholekster hoog op het strand rondliep, af en toe in het zand pikte (wellicht op zoek naar strandvlooien *Talitrus saltator*, een fenomeen dat wij pas recent —op 19 april 2009— uit pik- en pootsporen op een hoog strandje te Nummer Eén langs de Westerschelde hebben kunnen afleiden) en op een gegeven ogenblik steek en wrik activiteiten op een voorwerp begon te manifesteren waarna duidelijk iets werd ingeslikt. In eerste instantie was niet geheel duidelijk wat zich hier had afgespeeld. Achteraf werd verondersteld dat de vogel wellicht een zieltogende Japanse oester had opgegeten. Het strand lag toen immers bezaaid met losse oesters die met de voorbij stormen en hoge waterstanden waren meegekomen en nu stervende in de stormvloedlijn lagen. Van zodra deze oesters door uitdroging lichtjes beginnen te gapen is het voor de scholekster nog slechts een klein kunstje om het vlees uit hun schelp te halen, een veronderstelling die ook Cadée (2008a) naar voren brengt.

De eerder al aangehaalde massale uitbreiding van de Japanse oester veroorzaakt geregeld het zeer talrijk aanspoelen van losse en/of enkele aaneengekitte levende specimens. Hierbij valt telkens op dat de oesters een erg “gerold” voorkomen hebben. Het betreft zeer waarschijnlijk exemplaren die zich aanvankelijk vestigden op een substraat van lege schelpen of schelpfragmenten (zie hoger) en naarmate zij groter werden een “rollend” bestaan over de zeebodem zijn gaan leiden omdat de draagkracht van het substraat waaraan ze vasthangen overschreden werd (iets gelijkaardigs komt voor bij mossels die zich bijv. op hydroïden hebben gevestigd). Het lijkt onwaarschijnlijk dat aangespoelde Japanse oesters losgeslagen exemplaren van strand- of havenhoofden zijn, deze zijn waarschijnlijk te stevig vastgekit om als levend doublet te kunnen loskomen.

Dat scholeksters in het algemeen als gespecialiseerde schelpdiereters oesters niet ongemoeid laten, blijkt verder ook uit het foerageergedrag van de twee Noord-Amerikaanse soorten. Van *H. palliatus* levend aan de oostkust is inderdaad voldoende bekend dat zij de Amerikaanse inheemse oester *Crassostrea virginica* predeert (Catesby 1731, Fleisher 1920, Dewar 1921, 1922a, 1922b, Tomkins 1947, Tuckwell & Nol

1997a, 1997b). Bij de zwarte scholekster *Haematopus bachmani* van de westkust is vastgesteld dat ze de geïntroduceerde Japanse oester bejaagt. Op Mitlenatch Island (British Columbia) werd waargenomen dat zij (gapende) oesters niet alleen openwroten maar deze voornamelijk ook openhakten (Campbell 1966, Butler & Kirbyson 1979). Merkwaardig daarbij was dat het merendeel van de oesters niet aan de schelptrand werden aangepikt. Zou de oester afgebeeld op foto 9 iets gelijkaardigs betreffen ?

Bovenstaand verhaal getuigt dat scholeksters bij ons inderdaad ook daadwerkelijk verwilderde Japanse oesters *in situ* prederen.

Wulp. Op 24 september 2006 viel ons tijdens het observeren van foeragerende steltlopers t.h.v. de pont (foto A) voor het eerst die ene bijzonder tamme wulp op, een soort die meestal vrij moeilijk te benaderen is (vgl. Triplet *et al.* 2001, pers. waarn.). Wij stelden echter vast dat de schuwheid van wulpen ook varieert al naar gelang de locatie. Wulpen op afgelegen plaatsen in de polders vliegen bij de minste verstoring op, deze op de weiden vóór de ingang van Het Zwin (Kleyne vlakte) bijvoorbeeld zijn dichter te benaderen, hier zal meer gewinning aan mensen (de vele bezoekers van het vogelpark) wel een rol spelen. De wulp uit Nieuwpoort kwam vaak tot vlak bij ons op een afstand van 15 à 20 m aan de dijkvoet voedselzoeken. Omdat dit zo opmerkelijk was, doopten wij haar (het was een vrouwtje, te zien aan de heel lange snavel) prompt met een naam : "Lutgarde"; een teken van sympathie voor haar gebrek aan schrik voor mensen. Merkwaardig toch hoe wij gecharmeerd raken als wilde dieren hun bevreesdheid voor ons laten varen. Tijdens onze latere bezoeken meenden wij haar telkens te herkennen aan het foerageergedrag dat zij manifesteerde (tenzij er nog wulpen op deze plaats kwamen voedselzoeken ?).

Parmantig, zo eigen aan wulpen, loopt Lutgarde het bij eb blootgekomen substraat langsheen de dijkvoet af. Her en der pikt ze in het sediment, wellicht om minuscule kuiltjes te controleren op aanwezige defaecerende wormen of schelpdieren; of om reactie bij deze organismen uit te lokken die hierdoor hun aanwezigheid kunnen verraden. Opvallend ook hoe zij met haar lange snavel onder stenen en tussen de aanwezige oestersbankjes steekt en tast. Hierbij haalt ze op zeer geregelde basis kleine krabbetjes tevoorschijn, door de telescoop en nadien aan de hand van filmbeelden te determineren als penseelkrabbetjes. De kleine specimens worden, na eerst achteraan

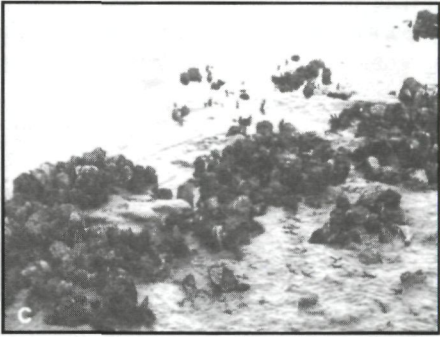
Volgende pagina's

Impressies van de habitats op de linkeroever van de IJzermondong.

(Foto : E. Dumoulin, 31/7/2009)

A, B : omgeving veerpont

C-J : omgeving Kattesas





in de bek door middel van knabbelbewegingen wat te zijn "bewerkt" (gekraakt ?), integraal ingeslikt. Wij konden verder waarnemen dat grotere krabbetjes vooraleer ze in te slikken eerst van de schaarpoten ontdaan werden. Dit gebeurde door het krabbetje aan één schaarpoot vast te pakken en deze te schudden, van zodra de eerste poot afgeworpen werd, werd de andere poot op dezelfde manier afgeschud. Het is ons echter ontgaan of de wulp deze pootjes achteraf ook apart opat. Penseelkrabbetjes werpen vlug hun poten af (vgl. Dumoulin 2004), voor de wulp dus een weinig energievergende handeling. Ook onder het blaaswier *Fucus vesiculosus* var. *evesiculosus* dat op de dijkhelling groeit wordt af en toe met de bek getast, echter zonder veel succes.

Het is bekend dat sommige wulpen gretig op slikken achtergebleven strandkrabben prederen (Goss-Custard & Jones 1976, Ens & Zwarts 1980a) en daarbij vaak het "krabbenschudden" toepassen (vgl. Ens & de Vries 1983). Wulpen hebben dus geleerd handig in te spelen op het zelfamputerend vermogen (autotomie) van krabben. Vooral strandkrabbetjes met een rugschildbreedte >1,5 cm komen hiervoor in aanmerking, de kleinere worden doorgaans geheel ingeslikt (Bloksma *et al.* 1979). Hetzelfde zal hier nu ook gelden voor de penseelkrabbetjes.

Terwijl onze inheemse strandkrab vanaf het late najaar en tijdens de wintermaanden grotendeels naar dieper water migreert blijven penseelkrabbetjes overwinteren in het getijdengebied (Dumoulin 2004). Slechts de kleine strandkrabben (carapaxbreedte <3 cm) blijven in zekere mate in de getijdenzone resideren, waarbij sommigen nog een getijdenmigratiegedrag vertonen (vgl. Beukema 1991, Hunter & Naylor 1993) en dus niet beschikbaar zijn voor steltlopers. Het zou aardig zijn mocht dit voor *Hemigrapsus* ook wat uitgebreider onderzocht kunnen worden. Opeenvolgende warme winters zorgen wellicht voor een toename van in het litoraal overwinterende strandkrabben (vgl. Welch 1968, Beukema 1991), een effect dat, geretardeerd, vermoedelijk pas merkbaar is na ten minste twee winters ? In elk geval zorgt de talrijke aanwezigheid van penseelkrabbetjes in het winterfoerageergebied van de wulp voor een bijkomende zeer rijke voedselbron. Het is bekend dat individuele wulpen zich vaak specialiseren in het zoeken naar één bepaalde prooi. Dit zal voor Lutgarde wellicht het geval zijn, waarbij zij tevens het "in-de-buurt-blijf-zoekgedrag" (vrije vertaling door Joke Bloksma van "area-restricted-search") manifesteert (vgl. Goss-Custard & Jones 1976, Bloksma *et al.* 1979); met andere woorden dat zij hoofdzakelijk foerageert op de plaats waar ze veelvuldig penseelkrabbetjes vindt.

Maar hoe deze ontsluiten ? De lange neerwaarts gekromde wulpenbek leent zich goed om diep onder stenen of in holtes van mossel- of oesterbanken te priegelen (vgl. Ens & Zwarts 1980b). Ruimtelijk gezien biedt zo'n bekvorm een grotere manoeuvreerbaarheid waarbij de snaveltop in de mogelijkheid gesteld wordt om een complex "zoekpad" af te leggen (Davidson *et al.* 1986). Had Lutgarde een rechte

snavel dan zou ze om onder stenen te kunnen komen haar kop langs één zijde bijna op het sediment moeten leggen. Ze kan echter gebruik maken van de snavelcurve zodat haar kop nooit in onmogelijke posities hoeft komen te staan die foerageren in dergelijke habitats onmogelijk maken. Ook de vrij lange nek van de wulp begunstigt de beweeglijkheid van de kop. Uit onze filmopnamen konden wij vaststellen hoe "Lutgarde" haar kop bij wijlen bijna geheel ondersteboven draaide terwijl ze met haar snavel onder een steen peuterde.

Lutgarde is niet de enige wulp in de IJzermonding die de weg naar *Hemigrapsus* heeft gevonden. Op 24 januari 2007 zagen we een tweede wulp op de linkeroever verder weg van de promenade; vermoedelijk een schuwer dier. Een anonieme wandelaar bevestigde op 30 januari 2007 inderdaad het vaak voorkomen van een tweede wulp. Op 31 juli en 2 augustus 2009 foerageerden ook enkele wulpen tussen oesters in de omgeving van het Kattasas, verder het estuarium op. Net als scholeksters verdedigen wulpen vaak ook een voedselterritorium (Ens & Zwarts 1980b, Ens & de Vries 1983). Het gebied van de IJzermonding zal echter wel ruimte genoeg bieden om die paar op krabben jagende specialisten in behoorlijke vrede naast elkaar voedsel te kunnen laten zoeken.

Resumerend kunnen we stellen dat o.a. door het afleggen van mensenvrees de wulp in de IJzermonding ruimschoots beloond wordt met een menu van penseelkrabbetjes. Of is het andersom, maakt de "drang" naar penseelkrabbetjes haar minder schuw?

Regenwulp. Op 31 juli 2009 werd nabij het Kattasas één voedselzoekende regenwulp opgemerkt. De vogel haalde van tussen de oesterbanken krabbetjes, omdat toen slechts een verrekijker voorhanden was konden de verorberde diertjes niet gedetermineerd worden. Inspectie van de oesterbanken gaf te kennen dat er veel penseelkrabbetjes zaten en af en toe ook juveniele strandkrabben. De oesters op deze locatie groeien in banken op het slik (foto's G, J), de wulpen wandelen daartussen op 't slib (zie de pootafdrukken zichtbaar op sommige foto's, voor zover zij ook niet van scholeksters afkomstig zijn) en zoeken er voornamelijk langs de randen, in spleten en in lege oesterkleppen, naar krabbetjes. De gekromde snavel, die weliswaar korter en wat minder gebogen is dan de gewone wulp, leent zich goed voor deze activiteit. Door de kleinere kromming is het voor de regenwulp misschien iets moeilijker om onder stenen voedsel te zoeken. De scholeksters die hier op 31 juli 2009 bij opkomend tij werden waargenomen liepen daarentegen, zij het heel ongemakkelijk (zie hoger), o.a. bovenop de oesters. Op 2 augustus 2009 konden we op ongeveer dezelfde plaats opnieuw foeragerende regenwulpen observeren. Met behulp van de telescoop en filmopnames konden we nu achterhalen dat de regenwulp er vooral penseelkrabbetjes predeert en een enkele keer ook een strandkrabbetje (zelfs één volwassen dode strandkrab, die met veel

moeite naar binnen werd gewerkt). Als echte krabbenvanger (vgl. Cramp & Simmons 1983) jaagt de regenwulp duidelijk "zenuwachtiger" dan zijn grotere aanverwant de wulp. Het viel ons uit de filmbeelden op dat hij vooral ook visueel te werk gaat, daarbij met snelle kopbewegingen holtes of open oesterschelpen inspecterend. Ook het tasten/peilen naar prooi werd toegepast. Kleine krabbetjes worden net als bij de gewone wulp volledig ingeslikt, bij de grotere exemplaren worden zowel de schaar- als looppoten afgeschud. De pootjes worden daarna afzonderlijk opgegeten. In de meeste gevallen ook worden de krabbetjes vooraleer ze ingeslikt worden in een klein waterplasje afgespoeld, kwestie van zo weinig mogelijk slib mee naar binnen te hebben.

Regenwulpen worden tijdens de najaarstrek (juli-september) in kleine aantallen (max. 10 exemplaren) in de IJzermonding aangetroffen (De Groote 2003). Het hoge zoektempo van de gefilmde vogel zal mogelijk te maken hebben met het feit dat veel calorieën moeten worden opgenomen om de trekroute in goede conditie verder te kunnen zetten. De aanwezigheid van zoveel penseelkrabbetjes maakt de IJzermonding voor de regenwulp tot een waardevol "tankstation" op zijn weg naar Afrika.

Steenloper. In de loop van een halve eeuw (periode 1950-2000) is het aantal langs de Belgische kust overwinterende steenlopers zo maar eventjes vertienvoudigd. Welke factoren deze evolutie kunnen beïnvloed hebben, is te lezen in het rapport van Becuwe *et al.* (2006), voor wat de IJzermonding aangaat zie tevens De Groote (2003). Bij steenlopers is duidelijk ook een gedragsverandering gebeurd, zij hebben zich aan de nabijheid van de mens aangepast (leren omgaan met verstoring, profiteren van het bijvoederen, foerageren op achtergelaten etensresten, enzovoort). Een zoveelste illustratie dat opportunisme voedingssucces garandeert (aanpassen wordt "beloond"). Een interessante vraagstelling zou kunnen zijn: is dit opportunisme een gevolg van de aantaltoename (noodzaak om zoveel mogelijk voedselbronnen te benutten om alle "bekjes" te kunnen vullen) of is de aantaltoename het gevolg van de gedragswijziging en, wat is dan de eigenlijke "trigger" van dit nieuwe gedrag? Hierover is nog veel meer te zeggen (vgl. Smart & Gill 2003, Vahl 2006), maar dit valt enigszins buiten de scope van deze bijdrage. Andere factoren zoals de afschaffing van de jacht op strandhoofden in de jaren 1950 en de huidige klimaatsveranderingen, waardoor steenlopers eventueel niet meer zo zuidelijk wegtrekken, kunnen ook mede een rol spelen in de toename van de soort.

In de IJzermonding zie je steenlopers bij laag tij voedselzoeken onderaan de dijksglooiing (foto A). Aan hoog tempo worden spleten en holtes in oester- en/of mosselbankjes geïnspecteerd, worden steentjes, lege mosselkleppen en toefjes blaaswier gekeerd op zoek naar eetbaars (vandaar haar namen "tournepierre", "Steinwölzer" en "turnstone"). Vogels zo doende aan het observeren konden wij enkele malen vaststellen

dat, nadat een steentje gekeerd was, ze soms kleine krabbetjes vingen, te herkennen als een *Hemigrapsus*. Blijkbaar mag de snelheid waarmee deze krabbetjes kunnen wegvlugten toch niet baten om aan predatie te ontkomen (vgl. Dumoulin 2004). Heel kleine exemplaren werden meteen ingeslikt; grotere werden beetgepakt en, al naar gelang er een mogelijke belager in de buurt was (soortgenoot, meeuw, ...), ter plaatse of een eind verder op een rustige plek "bewerkt". Dit laatste bestond er in dat het krabbetje op de rugzijde gekeerd van onderen opengehakt werd, waarna het krabbenvlees vanonder het rugschild gegeten kon worden. Het bekje van de steenloper is hard en scherp (als van een specht) en heel geschikt voor dergelijke "operaties". De pootjes van de penseelkrabbetjes werden apart "behandelt". Zij werden vooraleer geheel ingeslikt te worden eerst door knabbelbewegingen in de bek "zacht" of "gebroken" gemaakt. Zeer zeker staan strandkrabbetjes al altijd op het steenlopersmenu, nu zijn daar in talrijke mate de exoten *H. takanoi* en *H. sanguineus* bijgekomen. Mede dankzij *Hemigrapsus* zullen misschien meer nog dan ooit steenlopers aan het nodige wintervoedsel geraken en kan het niet anders dan ook bijdragen aan hun "fitness".

Kauw. Op 24 januari 2007 filmde René een aan de dijkvoet voedselzoekend kauwtje. De vogel behoorde tot een klein groepje soortgenoten dat zich rond de bekende voederplaats (zo'n 50 m ten noorden van de veerpont op de linkeroever) ophield. Het bekijken van de opnames bracht aan het licht dat de vogel een klein penseelkrabbetje had kunnen verschalken. Door het lostrekken en opzij gooien van mossels en kleine mosselkluiten ontmantelde het kauwtje de schuilplaats van het krabbetje waarna het gevangen kon worden. Het diertje werd in z'n geheel ingeslikt, zonder voorafgaande manipulatie. De geplukte mossels werden zelf niet gepredeerd.

Zwarte kraaien *Corvus corone* in de Zeebrugse achterhaven daarentegen hakken zowel mossels als af en toe Japanse oesters en hierop vastzittende muiltjes *Crepidula fornicata* open (pers. waarn.; voor deze laatste vgl. tevens Cadée 2006a, 2006b). Maar dit zijn ook veel grotere vogels, toegerust met een krachtiger snavel, geschikt voor dergelijk werk. Zwarte kraaien zie je aan de kust soms foerageren op strandhoofden ('s morgens vroeg als er nog geen wandelaars zijn), wellicht verzamelen zij daar onder andere ook mosselen voor consumptie. Ook andere schelpdieren uit aanspoelsel worden door kraaien gegeten (Croze 1970, Tinbergen 1978, Dumoulin 1994). Te De Panne zijn achter de zeereepduinen soms verse opengehakte doubletten van o.a. tapijtschelp *Venerupis senegalensis* aan te treffen, zeer waarschijnlijk het werk van kraaien. Zelfs de alikruik *Littorina littorea* staat op het menu van de zwarte kraai, deze worden geopend door ze op een hard substraat te laten vallen (Cadée & Nijhuis 2007, pers. waarn. Zeebrugge achterhaven).

In de IJzermonding hebben wij kraaien zien rondhangen in de omgeving van de Kreek van Lombardsijde (o.a. op een havenhoofd) dat natuureservaat is en waar de mens op afstand gehouden wordt. Verder ook nabij het Kattesas en op de rechteroever waar minder verstoring is. Ongetwijfeld echter zullen deze vogels wel het hele getijdengebied van de IJzer afschuimen naar voedsel. Wij hebben hun voedingsgedrag hier echter nooit opgevolgd. Foto 9 toont een oester die op een wat ongewone manier is aangepikt, het is niet geheel uitgesloten dat dit van een zwarte kraai zou zijn.

Kauwen in het getijdengebied beperken zich tijdens het voedselzoeken vermoedelijk meer tot het omkeren van aanspoelsel dat mogelijk voedsel (insecten, strandvlooien, springers, enz.) verbergt; zo zijn ze althans sporadisch waar te nemen in stormvloedlijnen. Dit omkeren en uitplukken van materialen is gebruikelijk bij kauwen, kijk bijv. maar hoe ze een droge koeienvlaai bewerken op zoek naar mestkevers en andere insecten. De kauwen die we te Nieuwpoort foeragerend aantreffen zijn in eerste instantie mogelijk door het voederen door mensen aangelokt. Nadat alle brood op was zouden ze dan in de omgeving spontaan kunnen zijn gaan voedselzoeken onderaan de dijk en zo op *Hemigrapsus* zijn gestoten, eerder toevallig dus omdat zij anders wellicht zelden een dergelijk biotoop bezoeken.

Van een andere kraaiachtige, de ekster *Pica pica*, zagen wij op 7 juni 2007 twee individuen die zich in de Kreek van Lombardsijde ophielden. Uit filmbeelden van één van de vogels konden wij achterhalen hoe op het slik een fijndradig darmwier *Enteromorpha* spec. dat op zeekraal *Salicornia* spec. aangespoeld lag werd weggetrokken en een eronder verscholen zittend klein krabbetje (waarschijnlijk een strandkrabbetje) opgepikt en gegeten werd. Omdat eksters zo'n beetje overal op verkenning gaan is het eventueel niet uitgesloten dat zij penseelkrabbetjes tegenkomen en die ook prederen. Het zullen wellicht steeds uitzonderlijke voorvallen zijn omdat het litoraal geen favoriet foerageergebied van de ekster is. Op het strand in vloedlijnen van springtij kun je ze soms aantreffen, maar eerder zeldzaam. Op 22 augustus 2009 echter werden op een strandje op Neeltje Jans (Oosterscheldekering) zeer talrijk sporen, o.a. grote pikgaten in het zand, van eksters gevonden die wijzen op intensief jagen op strandvlooien.

Plaat I-4

Detailopnames van door scholeksters gepredateerde Japanse oesters.

Linkeroever IJzermonding nabij veerpont.

3, 4, 5 (I. Jonckheere, 25/11/2006)

1, 2, 6, 7, 8, 9 (R. van Outryve, 24/1/2007)









Hoe vinden vogels de weg naar exoten ?

Vogels hebben doorgaans heel soortspecifieke foerageertechnieken ontwikkeld (voor de scholekster bijv. is dit het steken, hakken, wrikken en sperren met de snavel) waardoor zij in staat zijn om het voor hen noodzakelijke deel van het beschikbare voedselaanbod uit hun leefgebied te kunnen prederen. Het komt er voor de vogel in het algemeen op aan om de informatie vervat in de zogenaamde individuele kenmerken van zijn omgeving, bruikbaar te maken voor zichzelf. De introductie en vestiging van exoten zorgt ongetwijfeld voor een (massale) toename van potentiële prooien. In de mate waarin de "niche", d.w.z. het habitat, de levenswijze, de anti-predator-tactieken, enzovoort van deze exoten verschillen van deze van de inheemse bejaagde soorten zal het voor vogels al dan niet gemakkelijk zijn om op exoten te kunnen overschakelen. Een zeker leerproces zal hier wellicht voor nodig zijn, waarbij het er voornamelijk op aankomt de zwakke "schakels" te ontdekken in de anti-predator strategieën van de exoot en zodoende een adequate manier te vinden om deze te kunnen "tackelen" (vgl. Hughes 1993). Heel dit gebeuren kan evenwel slechts plaatsgrijpen binnen de beperkingen van een repertoire aan foerageertechnieken waarmee de soort is begenadigd. Nadat een vogel aanvankelijk op "speelse" wijze door "proberen" en "onderzoeken" informatie rondom deze nieuwe prooien heeft verzameld en een bepaald "zoekbeeld" (vgl. Croze 1970) ernaar ontwikkeld heeft, kan vervolgens vrij vlug een gedragsverandering plaatsgrijpen (vgl. Kamil 1983); tot uiting gebracht in specialisatie bij het foerageren (vgl. Sutherland *et al.* 1996).

Facetten van het voedingsgedrag van een vogel (bepaalde willekeurige handelingen) kunnen bijvoorbeeld heel sterk beloond worden door het succes dat ermee geoogst wordt om prooien te bemachtigen. Het "vinden" van de rijk gedekte tafel met exoten kan individuele vogels er dan wellicht toe brengen om de wat meer specifieke vaardigheden die hiervoor nodig waren verder te ontwikkelen en te "onthouden". Dergelijke "positieve bekrachtiging" zorgt er dan voor dat zij dit in de toekomst herhalen (vgl. Hughes 1980). Zo gaat het lijken op een soort "operante conditionering" van gedrag, spontaan door "natuurlijke" omstandigheden op gang gebracht.

Zo zagen wij op 2 augustus 2009 ook een zilvermeeuw *Larus argentatus* bij opkomend tij aan de waterlijn langs de oesterriffen zwemmen. Op zoek naar gapende Japanse oesters of rondkruipende penseelkrabbetjes ? Het is ons bekend uit het Boudewijnkanaal te Zeebrugge dat zilvermeeuwen door langs de oever te zwemmen af en toe mossels verschalken en wellicht ook krabbetjes vangen. Ook in havens zie je ze vaak dicht langs kaaimeuren zwemmen op zoek naar voedsel. Hetzelfde soort foerageergedrag wordt hier dus gemanifesteerd langsheen oesterbanken; met succes ... ? De vondst op 31 augustus 2009 langs het Bouwdewijnkanaal (Zwaaidok te Dudzele) van resten van penseelkrabbetjes in drie braakballen van waarschijnlijk de zilvermeeuw, illustreert

alvast (in de lijn van de verwachtingen) dat zij deze exoot kunnen vangen. Uit het Nederlandse Waddengebied (Texel) is daarenboven bekend dat zilvermeeuwen oesters kraken door ze op de verharde zeedijk te gooien (Cadée 2001b, 2008b), het zgn. "shell-dropping" dat veelvuldig door deze meeuwensoort op mossels wordt toegepast.

Een andere exoot, de Amerikaanse zwaardschede *Ensis directus*, is evenmin aan vogelpredatie ontsnapt. Zowel de scholekster als de zilvermeeuw jagen er op (vgl. Swennen *et al.* 1985, Cadée & Cadée-Coenen 1994, Cadée 2000b, 2000c, 2001d). Beide fenomenen zijn ook langs onze kust in de Baai van Heist vastgesteld, maar dit is op zich een apart verhaal. Grote strandingen van deze zwaardschede tijdens de wintermaanden leveren bovendien voedsel voor nog andere meeuwensoorten (vgl. François 1993). Langs de rivier de Rijn nabij Wageningen is tevens ontdekt dat scholeksters er de ingevoerde Aziatische korfmossel *Corbicula fluminea* open hakken. Eind jaren 1980 is dit schelpdier, samen met de aanverwante Toegeknepen korfmossel *Corbicula fluminalis* in het Rijnbekken geïntroduceerd waar ze nu al massaal verspreid zijn (Cadée & Soes 2004).

En alsof er geen einde lijkt te komen aan het veroveren van exoten is langs de Engelse zuidkust in Poole Harbour (Dorset) waargenomen dat scholeksters er in het wild levende Aziatische tapijtschelpen *Ruditapes philippinarum* openmaken en consumeren. Het reeds talrijk voorkomen van deze "Filippijnse" tapijtschelp op de plaatselijke slikken zou, zo wordt veronderstelt, kunnen resulteren in een vermindering van de scholekstersterfte tijdens de overwinteringsperiode (Caldow *et al.* 2007). Nu *R. philippinarum* ook al in de Oosterschelde is "uitgezaaid" (Faasse & Ligthart 2008, Titselaar 2008) is zij vroeg of laat mogelijk op meerdere plaatsen langs de kusten van de zuidelijke Noordzee te verwachten en kan ze ook hier misschien een potentiële voedselbron voor scholeksters worden? Te Gorishoek (Tholen) langs de Oosterschelde, plaats waar deze tapijtschelp geregeld in kleine aantallen aanspoelt en in het getijdengebied levend voorkomt (meded. M. Faasse), werden op 22 augustus 2009 twee aan de achterzijde beschadigde exemplaren verzameld, mogelijk werden zij door scholeksters gepredeerd? Om hierover zekerheid te verkrijgen is verder onderzoek nodig.

Lunais (1975) vermeldt al, zij het zeldzaam, predatie van "palourdes" *Paphia aurea* of gouden tapijtschelp op Ile de Ré (Charente Maritime). In hoeverre ook andere tapijtschelpen die er, wellicht veel minder talrijk, in het getijdengebied voorkomen, m.n. geruite *Ruditapes decussatus*, gewone *Venerupis senegalensis* en gevlamde tapijtschelp *Paphia rhomboides* bejaagd worden is niet gekend; misschien zijn deze soorten in het litoraal ook te dun bezaaid. Het lijkt ons daarentegen zeer waarschijnlijk dat aan de Franse Atlantische kust al vanaf de jaren 1970, met forse uitbreiding in de jaren 1980, gekweekte "Filippijnse" tapijtschelpen (vgl. Quérou & Vayne 1998) door scholeksters

gegeten worden. De vaststellingen van Caldow *et al.* (2007) zijn dan in wezen wellicht ook "niets nieuws onder de zon".

Met andere woorden al naar gelang exoten passen in het "grondplan" van voedselzoeken van een vogelsoort zullen zij vlugger ontdekt worden en kan het leerproces naar het ontsluiten ervan vlotter verlopen. Misschien hangt in sommige gevallen ook veel af van de gesteldheid van het "normale" voedselaanbod en de populatiedichtheid van vogels in een gemeenschappelijk leefgebied. Haast automatisch begin je te denken dat vogels bij schaarser wordend voedsel (het gevolg van ongunstige broedval en/of overexploitatie) inventiever op zoek zullen gaan naar compenserende voedselbronnen. Maar zoals zo vaak, Buytendijk (1972) indachtig, is het ook hier weer oppassen voor "menselijke" intellectuele constructies voor de dierenwereld.

Summary

Between September 2006 and November 2007 we attempted a series of observations on foraging birds (oystercatcher, curlew, turnstone, jackdaw) in the river IJzer estuary along the Belgian coast at Nieuwpoort. Our most useful and relevant data were recorded in September 2006 and January and November 2007. On 31 July and 2 August 2009 we could add data regarding the whimbrel..

By chance we discovered that some of the waders residing in the estuary were foraging on introduced exotic shellfish and crustaceans, respectively Pacific oyster *Crassostrea gigas* and Asian shore crabs *Hemigrapsus* spp. Although predation by oystercatchers of native and non-native oysters in hatcheries in France (mainly along the Atlantic coast) was known since the mid 1960's and early 1970's, it was only recently discovered in The Netherlands (Texel, Wadden Islands), where naturalized, washed ashore and dying shells were found to be eaten. Our observations from Nieuwpoort now revealed that oystercatchers in our region actually forage on naturalized Pacific oysters *in situ* and open them, at least by "hammering". We measured opened specimens and found that oysters from the length-class 31-40 mm are often predated (48 %) in this way. However, to unravel if oystercatchers can open fresh (and eventually bigger) oysters by simply "stabbing" needs further research.

Observing foraging curlews, whimbrels and turnstones brought to light they consume Asian shore crabs living under stones and empty shell valves or in oysterreefs. Curlews were, with their strongly curved bill, able to catch the crabs from below larger stones or from cavities and crevices in oyster-banks. Whimbrels were seen foraging in the latter habitat, possibly their lesser curved bills make it more difficult to search under stones ? Small crabs were swallowed at once, the larger specimens were first shaken off their

legs, in any case the chelipeds and depending on the crab-length also the other limbs, **and** the body was often nibbled in the gullet. Turnstones catch the crabs hidden under **small** stones and shell valves which they have turned. Large specimens were put on **their** back and hammered to open the body for predation. Legs were removed by **shaking** and eaten separately, usually after having been nibbled in the bill.

One jackdaw was seen to eat a small pencil crab along the toe of the dyke near the **entrance** of the river IJzer, feeding-ground of birds. The shelter of the crab was **dismantled** by removing and clearing mussels whereupon it could be caught. It is likely **that** jackdaws are attracted by the feeding and in further muddling along in the **surroundings** may be able to find crabs by chance.

We assume birds find the way to exotic species via their normal foraging skills and **abilities**. To be able to tackle the alien species their daily foraging techniques will **possibly** need small adaptations, which could be acquired by learning.

As part of an introduction we made some reflections on the "naturalists" way to study **foraging** behaviour. We thereby make a plea for a more heuristic related approach, with **the** emphasis on personal fieldwork and, often leaving the rigorous scientific path, stand **for** more room again for the "sensuous reason" *c.q.* experience, in contrast with an **overquantification** of bird behaviour observation.

Bedankingen

Eerst en vooral danken wij de vogels uit de IJzermonding en de Baai van Heist, die ons **vele** uren aan observatiegenoegen schonken. Heel veel dank aan Johan Beyne voor het **bewerken** van de foto's en zijn creatieve opbouwende opmerkingen erover. Verder ook **dank** aan Chilekwa Chisala en Jan Haspeslagh (bib. VLIZ), Gerhard Cadée (Kon. NIOZ), Patrick Triplet (Syndicat Mixte Baie de Somme – Grand Littoral Picard) en **Susanne** Diederich (Alfred Wegener Institut für Polar- und Meeresforschung) voor het **ter** beschikking stellen van literatuur. Ook veel dank aan Ingrid Jonckheere voor haar **foto's** en de zorg die zij besteedde aan het afdrukken van de kleurenplaten. En tenslotte **dank** aan Guido Rappé voor de taalverbeteringen en enkele waardevolle opmerkingen.

Literatuur

BALDWIN, W.P. (1946). Clam catches oyster-catcher. *Auk* 63(4): 589 + 1 pl.

- BECUWE, M.; LINGIER, P.; DEMAN, R.; DE PUTTER, G.; DEVOS, K.; RAPPÉ, G.; SYS, P. (2006). Ecologische atlas van de Paarse strandloper en de Steenloper aan de Vlaamse kust 1947-2005. *VLIZ Special Publication* 33: 1-183.
- BEUKEMA, J.J. (1991). The abundance of shore crabs *Carcinus maenas* (L.) on a tidal flat in the Wadden Sea after cold and mild winters. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 153(1): 97-113.
- BLOKSMA, J.; ENS, B.; DE VRIES, M. (1979). *Voedselekologie van de wulp op het Friese wad*. Studentenverslag Zoölogisch laboratorium, R.U. Groningen / Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders, Lelystad : 269 p.
- BONNER, J.T. (1980). *The evolution of culture in animals*. Princeton University Press, Princeton : 204 p. (reprint 1989)
- BUTLER, R.W.; KIRBYSON, J.W. (1979). Oyster predation by the black oystercatcher in British Columbia. *Condor* 81(4): 433-435.
- BUYTENDIJK, F.J.J. (1972). *Mens en dier*. Spectrum, Utrecht : 155 p.
- CADÉE, G.C. (2000A). Japanse oester (*Crassostrea gigas*) populaties tussen Oudeschild en Mok, Texel. *Het Zeepaard* 60(5): 260-269.
- CADÉE, G.C. (2000B). Fragmentatie van *Ensis directus*-schelpen door zilverbreeuwen. *Correspondentieblad van de Nederlandse Malacologische Vereniging* 313: 33-38.
- CADÉE, G.C. (2000C). Herring gulls feeding on a recent invader in the Wadden Sea, *Ensis directus*. in: Harper, E.M.; Taylor, J.D.; Crame, J.A. (eds). *The evolutionary biology of the bivalve*. Geological Society, London : Special Publications 177: p. 459-464.
- CADÉE, G.C. (2001A). *Crassostrea gigas* gevestigd op levende *Littorina littorea*. *Spirula* 321: 72-73.
- CADÉE, G.C. (2001B). Herring gulls learn to feed on a recent invader in the Dutch Wadden Sea, the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Basteria* 65(1-3): 33-42.
- CADÉE, G.C. (2001C). Scholekster eet Japanse oester (*Crassostrea gigas*). *Spirula* 323: 113-114.
- CADÉE, G.C. (2001D). Zilverbreeuwen profiteren van sterven van *Ensis directus*. *Het Zeepaard* 61(5): 133-140.
- CADÉE, G.C. (2006A). Ook muiltjes zijn eetbaar. *Spirula* 353: 151-152.
- CADÉE, G.C. (2006B). Dader bekend, zwarte kraai eet muiltje *Crepidula fornicata*. *Spirula* 355: 40.
- CADÉE, G.C. (2007A). Japanse oester op strandkrab. *Het Zeepaard* 67(4): 105-107.
- CADÉE, G.C. (2007B). Japanners aan zware shag gehecht. *Het Zeepaard* 67(4): 128.
- CADÉE, G.C. (2007C). Vervangen de recente Japanse oesterriffen de vroegere oesterbanken ? *De Levende Natuur* 108(2): 62-65.
- CADÉE, G.C. (2008A). Oystercatchers *Haematopus ostralegus* catching Pacific oysters *Crassostrea gigas*. *Basteria* 72(1-3): 25-31.
- CADÉE, G.C. (2008B). Herring gulls feeding again on Pacific oysters *Crassostrea gigas* in the Dutch Wadden Sea near Texel. *Basteria* 72(1-3): 33-36.

- CADÉE, G.C.; CADÉE-COENEN, J. (1994). Hoe zilvermeeuwen Amerikaanse zwaardscheden (*Ensis directus*) vangen. *Correspondentieblad van de Nederlandse Malacologische Vereniging* 278: 64-67.
- CADÉE, G.C.; NIJHUIS, H.W. (2007). Broken *Littorina littorea* shells: predation by birds? *Basteria* 71(4-6): 101-104.
- CADÉE, G.C.; SOES, D.M. (2004). *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) (Bivalvia, Corbiculidae) eaten by oystercatchers. *Basteria* 68(4-6): 87-90.
- CALDOW, R.W.G.; STILLMAN, R.A.; LE V. DIT DURELL, S.E.A.; WEST, A.D.; MCGRORTY, S.; GOSS-CUSTARD, J.D.; WOOD, P.J.; HUMPHREYS, J. (2007). Benefits to shorebirds from invasion of a non-native shellfish. *Proceedings of the Royal Society, B*, 274(1616): 1449-1455.
- CAMPBELL, W. (1966). On black oyster catchers 'catching' oysters. *Victoria Naturalist* 23: 26.
- CATESBY, M. (1731). *The natural history of Carolina, Florida and the Bahama Islands / Histoire naturelle de la Caroline, la Floride, & les Isles Bahama : Vol./Tome I*. London : 100 p. + pl.; appendix : 21 p. + pl.
- CAYFORD, J.T. (1988). A field test of the accuracy of estimating prey size-selection in oystercatchers from recovered mussel shells. *Wader Study Group Bulletin* 54: 29-32.
- CAYFORD, J.T. (1990). Bias in the collection of mussel shells opened by oystercatchers : a reply to Speakman. *Wader Study Group Bulletin* 58: 49-50.
- CÉZILLY, F. (2008). A history of behavioural ecology. in: Danchin *et al.* (eds). *Behavioural ecology*. Oxford University Press, Oxford : p. 3-27.
- CRAMP, S.; SIMMONS, K.E.L. (EDS) (1983). *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa : the birds of the Western Palearctic : Volume III, Waders to gulls*. Oxford University Press, Oxford : 913 p., 105 pl.
- CROZE, H. (1970). Searching image in Carrion crows. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 5: 1-86.
- DANKERS, N.; DIJKMAN, E.; DE JONG, M.; DE KORT, G.; MEIJBOOM, A. (2004). De verspreiding en uitbreiding van de Japanse oester in de Nederlandse Waddenzee. *Alterra-Rapport* 909: 1-51.
- DANKERS, N.; MEIJBOOM, A.; DE JONG, M.; DIJKMAN, E.; CREMER, J.; FEY, F.; SMAAL, A.; CRAEYMEERSCH, J.; BRUMMELHUIS, E.; STEENBERGEN, J.; BAARS, D. (2006). De ontwikkeling van de Japanse oester in Nederland (Waddenzee en Oosterschelde). *IMARES Rapport* C040/06: 1-57 p.
- DARE, P.J.; DAVIES, G.; EDWARDS, D.B. (1983). Predation on juvenile Pacific oysters (*Crassostrea gigas* Thunberg) and mussels (*Mytilus edulis* L.) by shore crabs (*Carcinus maenas* (L.)). *Fisheries Research Technical Report* 73 : 1-15.
- DAVIDSON, N.C.; TOWNSHEND, D.J.; PIENKOWSKI, M.W.; SPEAKMAN, J.R. (1986). Why do curlews *Numenius* have decurved bills ? *Bird Study* 33: 61-69.

- DE GROOTE, D. (2003). *Aantalsverloop, verspreiding en gedrag van watervogels in en rond de IJzermonding te Nieuwpoort in relatie tot het getij*. Licentiaatsthesis R.U.Gent : 102 p.
- DEWAR, J.M. (1921). American oystercatchers feeding on oysters. *British Birds* 14: 215-216.
- DEWAR, J.M. (1922A). Oystercatchers opening oysters. *British Birds* 15: 244.
- DEWAR, J.M. (1922B). Ability of the oystercatcher to open oysters, and its bearing upon the history of the species. *British Birds* 16(5): 118-125.
- DIEDERICH, S. (2005). Differential recruitment of introduced Pacific oysters and native mussels at the North Sea coast : coexistence possible ? *Journal of Sea Research* 53(4): 269-281.
- DIEDERICH, S. (2006). High survival and growth rates of introduced Pacific oysters may cause restrictions on habitat use by native mussels in the Wadden Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 328(2): 211-227.
- DIEDERICH, S.; NEHLS, G.; VAN BEUSEKOM, J.E.E.; REISE, K. (2005). Introduced Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) in the northern Wadden Sea : invasion accelerated by warm summers ? *Helgoland Marine Research* 59(2): 97-106.
- D'UDEKEM D'ACQZ, C. (2006). First record of the Asian shore crab *Hemigrapsus sanguineus* (De Haan, 1835) in Belgium (Crustacea, Brachyura, Grapsoidea). *De Strandvlo* 26(3): 74-82.
- DUMOULIN, E. (1994). De zwarte kraai *Corvus corone* prederend op mollusken. *De Strandvlo* 14(1): 44-45.
- DUMOULIN, E. (2004). Snelle areaaluitbreiding van het penseelkrabbe *Hemigrapsus penicillatus* (De Haan, 1835) langs de kusten van de Zuidelijke Bocht van de Noordzee, status van haar opmars in de Westerschelde en beschouwingen over de ecologie en het gedrag van de soort. *De Strandvlo* 24(1): 5-35. [+ Corrigenda & errata, *De Strandvlo* 24(2): 56]
- DRINKWAARD, A.C. (1999A). Introductions and developments of oysters in the North Sea area : a review. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 52(3-4): 301-308.
- DRINKWAARD, A.C. (1999B). History of Cupped oyster in European coastal waters. *Aquaculture Europe* 24: 7-11, 41.
- ENS, B. (1982). Size selection in mussel-feeding oystercatchers. *Wader Study Group Bulletin* 34: 16-20.
- ENS, B.; ZWARTS, L. (1980A). Wulpen op het Wad van Moddergat. *Watervogels* 5: 108-120.
- ENS, B.; ZWARTS, L. (1980B). Territoriaal gedrag bij wulpen buiten het broedgebied. *Watervogels* 5: 155-169.
- ENS, B.; DE VRIES, R. (1983). *Voedseloecologie van de wulp op het Friese wad, deel II*. Studentenverslag Zoölogisch laboratorium, R.U. Groningen / Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders, Lelystad : 205 p.

- FAASSE, M.; LIGTHART, M. (2008). De exotische tapijtshell *Ruditapes philippinarum* (Adams & Reeve, 1850) vestigt zich in Nederland. *Het Zeepaard* 68(6): 175-179.
- FERNANDO, U.; LIU, K. (2004). Correcting the individual biases made in collecting mussel shells opened by oystercatchers 'ex situ'. *Wader Study Group Bulletin* 104: 56-59.
- FLEISHER, E. (1920). Notes on the birds of southeastern North Carolina. *Auk* 37(4): 565-572.
- FRANÇOIS, R. (1993). Meeuwen fourageren op aangespoelde Amerikaanse zwaardscheden. *De Strandvlo* 13(2-3): 93-96.
- GALTSOFF, P.S. (1964). The American oyster *Crassostrea virginica* (Gmelin). *Fishery Bulletin* 64: 1-480.
- GIRALDEAU, L.-A.; CARACO, T. (2000). *Social foraging theory*. Princeton University Press, Princeton: 362 p.
- GOSS-CUSTARD, J.D.; JONES, R.E. (1976). The diets of Redshank and Curlew. *Bird Study* 23: 233-243.
- GOSS-CUSTARD, J.D.; CAYFORD, J.T.; LEA, S.E.G. (1998). The changing trade-off between food finding and food stealing in juvenile oystercatchers. *Animal Behaviour* 55(3): 745-760.
- GREEN, J. (1968). *The biology of estuarine animals*. University of Washington Press, Seattle : 401 p.
- HALEWYCK, R.; HOSTYN, N. (1978). *Oostends oesterboek : historie van de Oostendse oesterteelt vanaf de 18^e eeuw tot op heden*. Oostendse Heemkundige Kring "De Plate" : 68 p., 34 pl.
- HEPPLESTON, P.B. (1970). Anatomical observations on the bill of the Oystercatcher (*Haematopus ostralegus*) in relation to feeding behaviour. *Journal of Zoology* (London) 161: 519-524.
- HEPPLESTON, P.B. (1973). Oystercatcher etymology. *Notornis* 20(2): 120-122.
- HERRIER, J.-L.; VAN NIEUWENHUYSE, H.; DEBOEUF, C.; DERUYTER, S.; LETEN, M. (2005). Sledgehammers, cranes and bulldozers : restoring dunes and marshes by removing buildings and soil. in: Herrier, J.-L. et al. (eds). *Proceedings 'Dunes and Estuaries 2005' – International conference on nature restoration practices in European coastal habitats, Koksijde, Belgium, 19-23 September 2005*. VLIZ Special Publication 19 : p. 79-94.
- HIS, E. (1970). Comparaison de la filtration entre une population de *Crassostrea angulata* Lmk et une population de *Crassostrea gigas* Thunberg élevées dans le Bassin d'Arcachon. *ICES, C.M.* 1970(K:3): 28-33.
- HUGHES, R.N. (1980). Optimal foraging theory in the marine context. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 18: 423-481.
- HUGHES, R.N. (1993). *Diet selection : an interdisciplinary approach to foraging behaviour*. Blackwell Scientific Publications, Oxford : 221 p.

- HULSCHER, J.B. (1988). Mossel doodt scholekster *Haematopus ostralegus*. *Limosa* 61(1): 42-45.
- HULSCHER, J.B. (1996). Food and feeding behaviour. in: Goss-Custard, J.D. (ed.). *The Oystercatcher: from individuals to populations*. Oxford University Press, Oxford: p. 7-29.
- HUNTER, E.; NAYLOR, E. (1993). Intertidal migration by the shore crab *Carcinus maenas*. *Marine Ecology Progress Series* 101: 131-138.
- HUVET, A.; GÉRARD, A.; LEDU, C.; PHÉLIPOT, P.; HEURTEBISE, S.; BOUDRY, P. (2002). Is fertility of hybrids enough to conclude that the two oysters *Crassostrea gigas* and *Crassostrea angulata* are the same species? *Aquatic Living Resources* 15(1): 45-52.
- JONCKHEERE, I. (2006). Nieuwe vestigingsplaats voor Japanse oesters *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793). *De Strandvlo* 26(4): 135-139.
- JOHNSON, R. (1984). The cranial and cervical osteology of the European Oystercatcher *Haematopus ostralegus* L. *Journal of Morphology* 182(2): 227-244.
- KAMIL, A.C. (1983). Optimal foraging theory and the psychology of learning. *American Zoologist* 23: 291-302.
- LANSZWEERT, E. (1868). Les bancs d'huîtres devant Ostende. *Annales de la Société Malacologique de Belgique* 3: xvii-xviii. (Bulletin des Séances)
- LELOUP, E. (1971). Recherches sur l'ostréiculture dans le bassin de chasse d'Ostende pendant l'année 1969. *Bulletin de l'Institut Royale des Sciences Naturelles de Belgique* 47(25): 1-16.
- LELOUP, E. (1973). Recherches sur l'ostréiculture dans le bassin de chasse d'Ostende en 1970 et 1971. *Bulletin de l'Institut Royale des Sciences Naturelles de Belgique* 49(10): 1-23.
- LELOUP, E. (1980). Recherches sur l'ostréiculture dans le bassin de chasse d'Ostende en 1972 et 1973. *Bulletin de l'Institut Royale des Sciences Naturelles de Belgique* 52(4): 1-13.
- LEMAIRE, T. (2002). *Met open zinnen : natuur, landschap, aarde*. Ambo, Amsterdam : 359 p.
- LÉVI-STRAUSS, C. (1962). *La pensée sauvage*. Plon, Paris: 393 p., ill. (vert. Vogelaar & ten Brummelhuis, 1968; *Het wilde denken*. Meulenhof, Amsterdam : 344 p.).
- LUNAI, B. (1975). *Caractéristiques et signification du comportement prédateur de l'Huître-pie (Haematopus ostralegus) sur l'huître de culture (Crassostrea gigas)*. D.E.A. Écologie, Université François Rabelais, Tours: 37 p. + fig.
- MASCARÓ, M.; SEED, R. (2001). Foraging behavior of juvenile *Carcinus maenas* (L.) and *Cancer pagurus* L.. *Marine Biology* 139(6): 1135-1145.
- MCLUSKY, D.S.; ELLIOTT, M. (1981). The feeding and survival strategies of estuarine molluscs. in: Jones, N.V.; Wolff, W.J. (eds). *Feeding and survival strategies of estuarine organisms*. Plenum Press, New York : p. 109-121.

- MEIRE, P.M.; ERVYNCK, A. (1986). Are oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) selecting the most profitable mussels (*Mytilus edulis*) ? *Animal Behaviour* 34(5): 1427-1435.
- MENZEL, R.W. (1974). Portuguese and Japanese oysters are the same species. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 31(4): 453-456, 1 fig., 1 table.
- MOUSTAKAS, C. (1990). *Heuristic research : design, methodology, and applications*. Sage Publications, Newbury Park : 130 p.
- MULDER, A. (2007). De afbeelding van de natuur. in: Simon & de Valk (eds). *Bloed vlees & botten : het beest in Aristoteles*. Historische Uitgeverij, Groningen : p. 30-35.
- NAESS, A. (1985). The world of concrete contents. *Inquiry* 28(5): 417-428.
- NAGARAJAN, R.; LEA, S.E.G.; GOSS-CUSTARD, J.D. (2002). Reevaluation of patterns of mussel (*Mytilus edulis*) selection by European Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). *Canadian Journal of Zoology* 80(5): 846-853.
- NAGEL, T. (1974). What is it like to be a bat ? *Philosophical Review* 83(4): 435-450.
- NEHLS, G.; DIEDERICH, S.; THIELTGES, D.W.; STRASSER, M. (2005). Perishing blue mussels and invading aliens – What are the reasons for ecological turnover in the Wadden Sea ? *Wadden Sea Newsletter* 31(1): 17-20.
- NEHLS, G.; DIEDERICH, S.; THIELTGES, D.W.; STRASSER, M. (2006). Wadden Sea mussel beds invaded by oysters and slipper limpets : competition or climate control ? *Helgoland Marine Research* 60: 135-143.
- NEHRING, S. (1999). Oyster beds and Sabellaria reefs. in: de Jong, F.; Bakker, J.; van Berkel, C.; Dankers, N.; Dahl, K.; Gätje, C.; Marencic, H.; Potel, P. (eds). *Wadden Sea Quality Status Report 1999*. Wadden Sea Ecosystem No. 9. Common Wadden Sea Secretariat, Trilateral Monitoring and Assessment Group, Quality Status Report Group, Wilhelmshaven, Germany : p. 146-147.
- NICHOLSON, A.J. (1935). The balance of animal populations : Part I. *Proceedings of the Zoological Society of London* 3: 551-598.
- NORTON-GRIFFITHS, M. (1967). Some ecological aspects of the feeding behaviour of the oystercatcher *Haematopus ostralegus* on the edible mussel *Mytilus edulis*. *Ibis* 109(3): 412-424.
- NORTON-GRIFFITHS, M. (1969). The organization, control and development of parental feeding in the oystercatcher (*Haematopus ostralegus*). *Behaviour* 34(1/2): 55-114.
- NUYTTENS, F.; VERSELE, G.; LOONES, M.-A. (2006). De aanwezigheid van de penseelkrab *Hemigrapsus takanoi* en de blaasjeskrab *Hemigrapsus sanguineus* in Nieuwpoort-Bad. *De Strandvlo* 26(3): 113-115.
- PULLIAM, H.R. (1974). On the theory of optimal diets. *American Naturalist* 108(959): 59-74.
- QUÉRO, J.-C.; VAYNE J.-J. (1998). *Les fruits de la mer et plantes marines des pêches Françaises*. Delachaux et Niestlé, Lausanne: 256 p. (collection Les Encyclopédies du Naturaliste)

- RANSON, G. (1966). Les huîtres et le calcaire. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique* 42(26): 1-48, 17 planches.
- REISE, K. (1998). Pacific oysters invade mussel beds in the European Wadden Sea. *Senckenbergiana Maritima* 28(4-6): 167-175.
- ROTHENBERG, D. (2000). No world but in things : the poetry of Naess's concrete contents. in: Katz, E.; Light, A.; Rothenberg, D. (eds). *Beneath the surface : critical essays in the philosophy of deep ecology*. MIT Press, Cambridge : p. 151-168.
- RUTTEN, A.L.; OOSTERBEEK, K.; ENS, B.J.; VERHULST, S. (2006). Optimal foraging on perilous prey : risk of bill damage reduces optimal prey size in oystercatchers. *Behavioral Ecology* 17(2): 297-302.
- SMAAL, A.; VAN STRALEN, M.; CRAEYMEERSCH, J. (2005). Does the introduction of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* lead to species shifts in the Wadden Sea ? in: Dame, R.F.; Olenin, S. (eds). *The comparative roles of suspension-feeders in ecosystems*. NATO Science Series : 4. Earth and Environmental Sciences, 47 : p. 277-289.
- SMART, J.; GILL, J.A. (2003). Non-intertidal habitat use by shorebirds : a reflection of inadequate intertidal resources ? *Biological Conservation* 111: 359-369.
- SOLECHNIK, P.; LE MOINE, O.; FAURY, N.; RAZET, D.; GEAIRON, P.; GOULLETQUER, P. (1999). Mortalité de l'huître *Crassostrea gigas* dans le bassin de Marennes-Oléron: étude de la variabilité spatiale de son environnement et de sa biologie par un système d'informations géographiques (SIG). *Aquatic Living Resources* 12(2): 131-143.
- SPEAKMAN, J. (1990). Bias in the collection of mussel shells opened by oystercatchers. *Wader Study Group Bulletin* 58: 48-49.
- STEPHENS, D.W.; BROWN, J.S.; YDENBERG, R.C. (EDS) (2007). *Foraging : behavior and ecology*. University of Chicago Press, Chicago : 608 p.
- SUTHERLAND, W.J. (1982). Do oystercatchers select the most profitable cockles ? *Animal Behaviour* 30(3): 857-861.
- SUTHERLAND, W.J.; ENS, B.J.; GOSS-CUSTARD, J.D.; HULSCHER, J.B. (1996). Specialization. in: Goss-Custard, J.D. (ed.). *The oystercatcher : from individuals to populations*. Oxford University Press, Oxford : p. 56-76.
- SWENNEN, C.; DE BRUIJN, L.L.M.; DUIVEN, P.; LEOPOLD, M.F.; MARTEIJN, E.C.L. (1983). Differences in bill form of the oystercatcher *Haematopus ostralegus*; a dynamic adaptation to specific foraging techniques. *Netherlands Journal of Sea Research* 17(1): 57-83.
- SWENNEN, C.; LEOPOLD, M.F.; STOCK, M. (1985). Notes on growth and behaviour of the American razor clam *Ensis directus* in the Wadden Sea and the predation on it by birds. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 39: 255-261.
- TEBBLE, N. (1976). *British bivalve seashells : a handbook for identification*. Her Majesty's Stationery Office, Edinburgh : 212 p., 12 pl. (second edition)

- TINBERGEN, N. (1978). Zo pienter als kraaien – II. *De Levende Natuur* 81(5/6): 97-111.
- TITSELAAR, F. (2008). *Tapes philippinarum* (Adams & Reeve, 1850) in de Oosterschelde. *Spirula* 365: 144-145.
- TOMKINS, I.R. (1947). The oyster-catcher of the Atlantic coast of North America and its relation to oysters. *Auk* 59(4): 204-208.
- TRIPLET, P.; SUEUR, P.; URBAN, M. (2001). Distance d'envol de quelques espèces d'oiseaux hivernant en Baie de Somme. *Alaude* 69(3): 457-458.
- TUCKWELL, J.; NOL, E. (1997A). Foraging behaviour of American oystercatchers in response to declining prey densities. *Canadian Journal of Zoology* 75: 170-181.
- TUCKWELL, J.; NOL, E. (1997B). Intra- and inter-specific interactions of foraging American oystercatchers on an oyster bed. *Canadian Journal of Zoology* 75: 182-187.
- VAHL, W.K. (2006). *Interference competition among foraging waders*. PhD Thesis Rijksuniversiteit Groningen : 239 p.
- VAN BENTHEM JUTTING, T. (1943). Mollusca (I) : C. Lamellibranchia. in: Boschma, H. (red.). *Fauna van Nederland : Aflevering XII*. Sijthoff's Uitgeversmaatschappij, Leiden : 477 p.
- VAN DE KAM, J.; ENS, B.; PIERSMA, T.; ZWARTS, L. (2004). *Shorebirds : an illustrated behavioural ecology*. KNNV Publishers, Utrecht : 368 p.
- VANHAELN, M.-TH. (1995). Levende Japanse oesters *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) op dode *Carcinus maenas* te Koksijde. *De Strandvlo* 15(3): 123-124.
- WARMAN, C.G.; REID, D.G.; NAYLOR, E. (1993). Variation in the tidal migratory behaviour and rhythmic light-responsiveness in the shore crab, *Carcinus maenas*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 73(2): 355-364.
- WEHRMANN, A.; HERLYN, M.; BUNGENSTOCK, F.; HERTWICK, G.; MILLAT, G. (2000). The distribution gap is closed – First record of naturally settled Pacific oysters *Crassostrea gigas* in the East Frisian Wadden Sea, North Sea. *Senckenbergiana Maritima* 30(3/6): 153-160.
- WELCH, W.R. (1968). Changes in abundance of the green crab, *Carcinus maenas* (L.), in relation to recent temperature changes. *Fishery Bulletin* 67(2): 337-345.
- WHITE, K. (2009). *Les affinités extrêmes*. Albin Michel, Paris : 213 p.
- YONGE, C.M. (1966). *Oysters*. Collins, London : 209 p.

H. Consciencestraat 67
8300 Knokke-Heist
edumoulin@belgacom.net

Amsterdamstraat 58
8400 Oostende