

BIBLIOTHEEK  
RIJKSDIENST VOOR DE  
IJSSSELMEERPOLDERS

WERKDOCUMENT

VOEDSELÖCOLOGIE VAN DE WULP  
OP HET FRIESE WAD

door

Joke Bloksma en Marja de Vries  
tussentijdsverslag van Bruno Ens  
over de waarnemingsperiode juli '78  
tot december '78

1980-35 Abw

februari

R

13405

|       |
|-------|
| IR    |
|       |
| 13405 |

6400

MINISTERIE VAN VERKEER EN WATERSTAAT  
RIJKSDIENST VOOR DE IJSSSELMEERPOLDERS  
SMEDINGHUIS - LELYSTAD

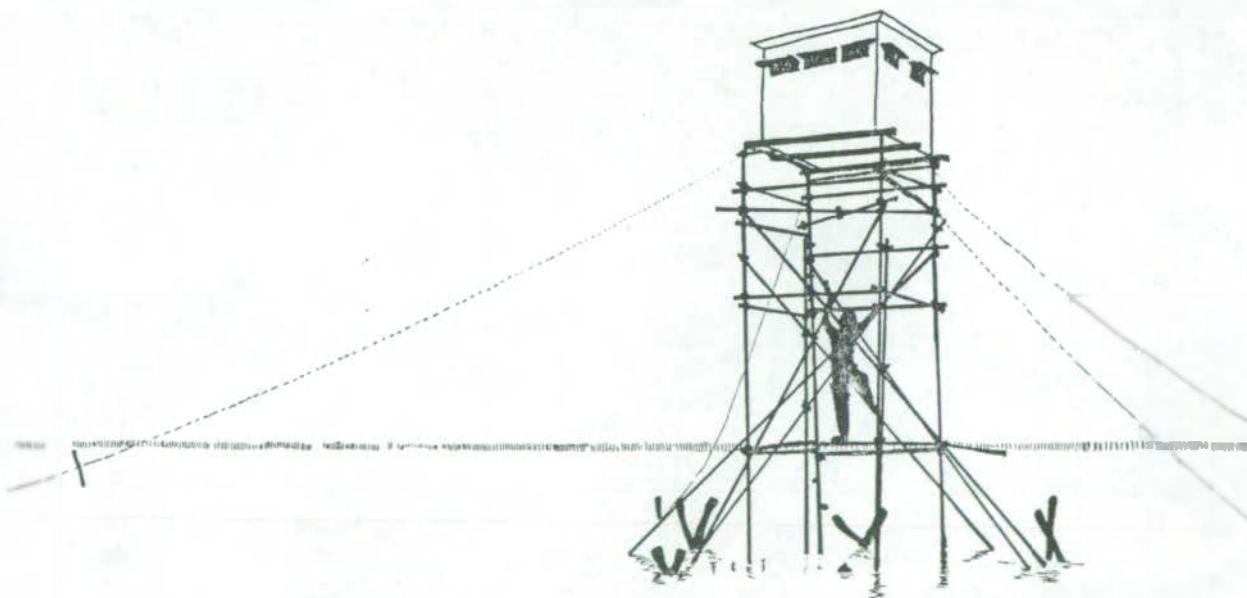
6400

# voedseloeecologie van de wulp op het friese wad

EINDVERSLAG DOKTORAAL ONDERWERP DIEROECOLOGIE

van

Joke Bloksma en Marja de Vries  
tussentijdsverslag van Bruno Ens  
over de waarnemingsperiode juli '78 tot  
dec. '78



1980-35 Abw

- Je bent in de war. Je haalt alles door elkaar!

Hij was werkelijk heel boos en schudde zijn gouden haar in de wind.

- Ik weet een planeet, waar een vuurrode meneer woont. Hij heeft nooit aan een bloem geroken, nooit naar een ster gekeken. Hij heeft nooit van iemand gehouden maar altijd alleen maar optelsommen gemaakt. En net als jij zegt hij de hele dag: "Ik ben een ernstig man. Ik ben een ernstig man". En dan zwelt hij van trots. Maar dat is geen man, dat is een paddestoel!

- Wat zeg je?

- Een paddestoel!

Hij was nu bleek van drift.

- Sinds miljoenen jaren krijgen de bloemen doornen. En sinds miljoenen jaren eten de schapen toch die bloemen op. En is het dan geen ernstige bezigheid om te trachten te begrijpen, waarom ze zich zoveel moeite geven voor die doornen, die nooit enig nut hebben? Is dat dan niet belangrijk, die oorlog tussen de bloemen en de schapen?

Is dat niet ernstiger en gewichtiger dan de optelsommen van een dikke vuurrode meneer? En als ik een bloem ken die enig is op de wereld, die alléén maar op mijn planeet bestaat en die bloem kan door zo'n schaapje zo maar op een dag in één hap worden vernield, zonder dat het schaap weet wat het doet - is dat dan niet belangrijk?

Uit: 'De kleine prins'

door Antoine de Saint-Exupéry

# voorwoord

Dit onderzoek hebben wij gedaan in het kader van onze doctoraalstudie biologie in Groningen (vakgroep dieroecologie) als stagiaires van de Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders bij het biologisch onderzoek van de Friese Kust.

We hebben dit alleen kunnen doen dank zij de samenwerking van vele mensen. Op deze plaats willen we ze danken voor alle hulp:

- . Piet Zegers, die de basis van het onderzoek legde met het vangen, meten en ringen van de wulpen en met talloze andere klussen hielp.
- . J. Bronkema, S. v.d. Meer, J. van Dijk en L. Terpstra voor het bemonsteren van de vakken en H. Hoekstra voor het bouwen van de observatiehut.
- . Tonny van Dellen, J. Straat en B. Toxopeus voor de braakbalanalyses en voor de biomassabepalingen.
- . Anneke, Henri, Kees en andere vrienden en vriendinnen, die ons een paar dagen hielpen.
- . De ponstypistes, de programmeur en diegenen, die dit verslag gaan typen en offsetten in Lelystad.

En speciaal Leo Zwarts, die het overzicht over al dit gebeuren poogde te houden en daar richting aan gaf.

Leo, reuze bedankt voor je inspirerende begeleiding!

Ten slotte moeten wij ZOY noemen; zonder haar plaatstrouwe aanwezigheid hadden we dit verhaal niet kunnen opschrijven.

Juli 1979

Bruno Ens  
Marja de Vries  
Joke Bloksma





# inhoudsopgave:

Blz.

|           |       |                                                                 |    |
|-----------|-------|-----------------------------------------------------------------|----|
| Hoofdstuk | 1.    | INLEIDING (Bruno, Marja, Joke)                                  | 1  |
|           | 1.1.  | <u>Vraagstelling en achtergrond</u>                             | 1  |
|           | 1.2.  | <u>Een situatieschets van het onderzoeksgebied en de wulpen</u> | 5  |
| hoofdstuk | 2.    | METHODE (Bruno, Marja, Joke)                                    | 10 |
|           | 2.1.  | <u>Geringde wulpen</u>                                          | 10 |
|           | 2.2.  | <u>Seizoensfluctuaties in aantal wulpen</u>                     | 14 |
|           | 2.3.  | <u>Waarnemingen vanuit de observatiehut</u>                     | 15 |
|           | 2.4.  | <u>De verwerkingsmethode</u>                                    | 15 |
|           | 2.5.  | <u>Abiotische factoren</u>                                      | 16 |
|           | 2.6.  | <u>Bodemfaunabemonstering</u>                                   | 19 |
|           | 2.7.  | <u>Het berekenen van de opgegeten biomassa strandgaper</u>      | 23 |
|           | 2.8.  | <u>Manipulaties met prooi- en predatordichtheden</u>            | 23 |
|           | 2.9.  | <u>Braakbalanalyses</u>                                         | 23 |
|           | 2.10. | <u>Definities</u>                                               | 27 |
| hoofdstuk | 3.    | PROOIAANBOD (Marja)                                             | 29 |
|           | 3.1.  | <u>Algemeen</u>                                                 | 29 |
|           | 3.2.  | <u>Strandgaper: Mya arenaria</u>                                | 31 |
|           | 3.3.  | <u>Strandkrab: Carcinus maenas</u>                              | 51 |
|           | 3.4.  | <u>Wadpier: Arenicola marina</u>                                | 61 |
|           | 3.5.  | <u>Garnaal: Crangon crangon</u>                                 | 65 |
|           | 3.6.  | <u>Zeeduizendpoot: Nereis diversicolor</u>                      | 67 |
|           | 3.7.  | <u>Slijkgaper: Scrobicularia plana</u>                          | 70 |
| hoofdstuk | 4.    | ACHTERGRONDEN ROND HET BEGRIIP SUCCES (Joke, Marja)             | 74 |
| hoofdstuk | 5.    | VOEDSELKEUZE (Marja)                                            | 76 |
|           | 5.1.  | <u>Inleiding</u>                                                | 76 |
|           | 5.2.  | <u>Overzicht van de geringde wulpen en hun prooien</u>          | 76 |

## Inhoudsopgave vervolg: 1

|           |       |                                                                                      |     |
|-----------|-------|--------------------------------------------------------------------------------------|-----|
|           | 5.3.  | <u>Bereikbaarheid van strandgapers in relatie tot snavel lengte</u>                  | 80  |
|           | 5.4.  | <u>Verschillen in voedselkeuze binnen een individu</u>                               | 88  |
|           | 5.5.  | <u>Variaties in fourageergedrag van ZOY binnen één getij</u>                         | 105 |
| hoofdstuk | 6.    | SCHATTING VAN DE VOEDSELOPNAMEN EN DE ENERGIEBEHOEFTE (Marja)                        | 109 |
|           | 6.1.  | <u>De bruto opname per getij van ZOY</u>                                             | 109 |
|           | 6.2.  | <u>Schatting van de energiebehoefte</u>                                              |     |
|           | 6.3.  | <u>Oorzaken van variatie in opname per getij</u>                                     | 113 |
|           | 6.4.  | <u>Krijgt ZOY haar portie binnen?</u>                                                | 115 |
| hoofdstuk | 7.    | FOURAGEERMETHODEN VOOR KRAB EN GAPER MET HUN SUCCES (Joke)                           | 118 |
|           | 7.1.  | <u>Hoe grote krabben worden gegeten?</u>                                             | 118 |
|           | 7.2.  | <u>Hoe worden krabben gegeten?</u>                                                   | 121 |
|           | 7.3.  | <u>Wat is de opbrengst van de verschillende manieren om krab te eten?</u>            | 123 |
|           | 7.4.  | <u>Wordt er speciaal naar krabben gezocht?</u>                                       | 126 |
|           | 7.5.  | <u>Zoeken naar strandgapers</u>                                                      | 127 |
|           | 7.6.  | <u>Het opeten van strandgapers</u>                                                   | 132 |
|           | 7.7.  | <u>Verschillende gaperzoekmethoden en hun succes</u>                                 | 136 |
|           | 7.8.  | <u>De invloed van het weer op gaperszoeken</u><br>1. wind, 2. temp., 3. neersl.      | 142 |
|           | 7.9.  | <u>De invloed van het getij op gaperszoeken</u><br>1. wst., 2. tij(d), 3. tijlengte. | 147 |
|           | 7.10. | <u>De invloed van agressie op gaperszoeken</u>                                       | 152 |
|           | 7.11. | <u>Waarom een lange, kromme snavel handig is</u>                                     | 154 |
|           | 7.12. | <u>Samenvatting</u>                                                                  | 155 |
| hoofdstuk | 8.    | HET TERREINGEBRUIK VAN ZOY (Joke)                                                    | 157 |
|           | 8.1.  | <u>Globale verschuivingen in het fourageergebied van ZOY</u>                         | 157 |

## Inhoudsopgave vervolg: 2

|           |        |                                                                                                                  |     |
|-----------|--------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
|           | 8.2.   | <u>Funktionele respons op het aanbod van gapers</u>                                                              | 162 |
|           | 8.3.   | <u>Zoekpaadjes</u>                                                                                               | 165 |
|           | 8.4.   | <u>Verschillen tussen binnen en buiten het territorium van 20Y</u>                                               | 166 |
|           | 8.5.   | <u>De slenk</u>                                                                                                  | 169 |
|           | 8.6.   | <u>Speelt het geheugen een rol bij het terreingebruik</u>                                                        | 170 |
|           | 8.7.   | <u>Zoekt 20Y pleksgewijs (aerea-restricted-search)?</u>                                                          | 177 |
|           | 8.8.   | <u>Speculaties over afgezochte oppervlakte en vindbaarheid van de gapers</u>                                     | 177 |
|           | 8.9.   | <u>Samenvatting</u>                                                                                              | 183 |
| hoofdstuk | 9.     | <u>INTRASPECIFIEKE KONKURRENTIE EN TERRITORIAAL GEDRAG (Bruno)</u>                                               | 186 |
|           | 9.1.   | <u>Inleiding</u>                                                                                                 | 186 |
|           | 9.2.   | <u>Dichtheid en fourageerpercentage</u>                                                                          | 187 |
|           | 9.3.   | <u>Beschrijving territoriale systeem</u>                                                                         | 189 |
|           | 9.3.1. | <u>Inleiding en definitie territorium</u>                                                                        | 189 |
|           | 9.3.2. | <u>Beschrijving en interpretatie agonistisch gedrag</u>                                                          | 189 |
|           | 9.3.3. | <u>Het territorium</u>                                                                                           | 192 |
|           | 9.3.4. | <u>Territoriale systeem op populatie-niveau</u>                                                                  | 195 |
|           | 9.4.   | <u>Kan het territoriale systeem het dichtheidsafhankelijke fourageersucces van de gemiddelde wulp verklaren?</u> | 197 |
|           | 9.4.1. | <u>Gevolgte uitwerkingsmethode</u>                                                                               | 197 |
|           | 9.4.2. | <u>Gebeurtenissen op de stormdagen 27 aug. en 11 sept.</u>                                                       | 198 |
|           | 9.4.3. | <u>Gevolgen van een toename van de wulpendichtheid op de fourageersnelheid van 20Y</u>                           | 204 |
|           | 9.5.   | <u>Waarom een territorium</u>                                                                                    | 207 |
|           | 9.5.1. | <u>Inleiding</u>                                                                                                 | 207 |
|           | 9.5.2. | <u>Kosten en baten van territoriaal gedrag</u>                                                                   | 208 |
|           | 9.5.3. | <u>Het netto-resultaat van kosten en baten</u>                                                                   | 212 |
|           | 9.6.   | <u>Konsekwenties van het territoriale systeem voor de verspreiding</u>                                           | 216 |
|           | 9.7.   | <u>Problemen bij de gevolgte methode</u>                                                                         | 218 |
|           | 9.7.1. | <u>"Nearest-neighbour-distance" versus "aantal per vak" als dichtheidsmaat</u>                                   | 218 |
|           | 9.7.2. | <u>Variatie in bezoektijden</u>                                                                                  | 219 |
|           | 9.8.   | <u>Samenvatting</u>                                                                                              | 221 |

# hoofdstuk 1: inleiding

## 1.1. Vraagstelling en achtergrond

Hieronder zal een uiteenzetting worden gegeven van de vraagstelling en de achtergrond van ons onderzoek, zoals wij die aan het begin van het onderzoek zagen. Deze vraagstelling werd in hoge mate bepaald door de taakstelling van onze begeleider Leo Zwarts. Die taakstelling luidt: aangeven op welke wijze de landaanwinningswerken beheerd moeten worden, opdat zoveel mogelijk aan de haar van regeringswege toegekende natuurfunctie voldaan wordt.

Twee zaken waar we dan onmiddellijk aan denken zijn de kraamkamerfunctie voor jonge mollusken en vissen en de functie als doortrek- en overwinteringsgebied voor wadvogels.

Wij zullen ons in het volgende vooral richten op één wadvogel, de wulp (*Numenius arquata*) en zijn prooidieren. Volgens Krebs (1972) zijn de hoofdproblemen in de ecologie, nl. de verklaring van de aantallen en de verspreiding der organismen, nog niet opgelost. We zijn dan ook nog lang niet in staat om effecten te voorspellen van allerlei ingrepen op de vogelbevolking van de Waddenzee.

Men zou op grond van de summiere kennis over wadvogels kunnen proberen om een zo verstandig mogelijke gissing te maken. Tegelijkertijd echter zal getracht moeten worden om fundamenteel onderzoek te doen of te stimuleren, dat tot de gewenste inzichten leidt. Het is dit fundamentele onderzoek waaraan wij hopen met ons werk een klein steentje bij te dragen.

Wanneer we willen begrijpen, waarom op een zeker moment een bepaald aantal vogels van één soort in de landaanwinningswerken fourageert, zullen we moeten weten waarom de Waddenzee-populatie-grootte zo groot is als ze is en waarom bij die populatie-grootte het door ons waargenomen aantal binnen de landaanwinningswerken gaat fourageren. Het fundamentele onderzoek zal zich dus zowel moeten richten op het begrijpen van de totale populatie-grootte als van de verspreiding over het voedselgebied van verschillende wadvogelsoorten.

De meest rigoreuze ingreep die een stuk wad kan treffen, namelijk inpoldering, heeft direct betrekking op de populatie-groottes. Er wordt dan namelijk een stuk fourageergebied aan de Waddenzee onttrokken. Dan is het de vraag: "Hebben wadvogels uitwijkmogelijkheden?" (Zwarts, 1977). Een simpel experiment zou ons veel kunnen leren: "ontneem tijdelijk een deel van de Waddenzee aan de vogels als fourageer- of rustplek; kijk wat er gebeurt, en breng het daarna in dezelfde toestand terug". Dit experiment is uiteraard niet wenselijk en ook niet haalbaar, we zullen dus op meer indirecte wijze te werk moeten gaan.

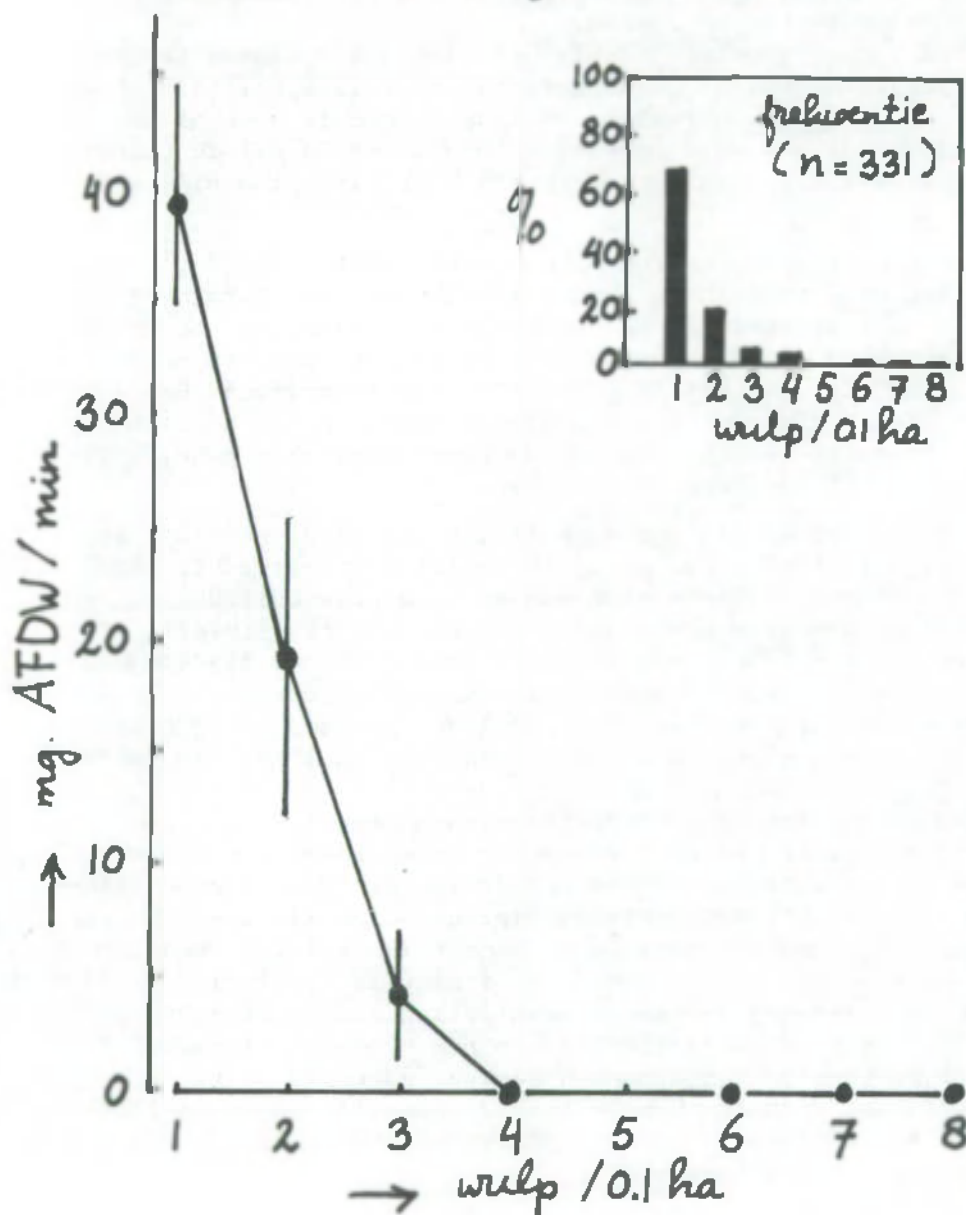
We kunnen bijvoorbeeld proberen overlevingskansen te relateren aan populatie-grootte. Het is dan niet voldoende om waarnemingen tot het niet-broedseizoen te beperken; de beperkende faktor voor de populatie-grootte kan nl. ook in het broedseizoen liggen. Zelfs het aantonen van dichtheidsafhankelijke mortaliteit in de winter is niet voldoende om te concluderen dat de winter de beperkende faktor is (Fretwell, 1972). Desondanks zou het aantonen van een sterke daling van de overlevingskansen bij toename van de vogeldichtheid in het overwinteringsgebied al een belangrijke aanwijzing vormen. Hoewel de gewenste getallen in theorie te verzamelen zijn, kunnen we voor de praktijk beter sterftekansen vertalen in eenvoudiger en op kortere termijn te meten parameters. In ons geval is dat voedselopname.



We doen dit onder de aanname, dat een daling in de voedselopname zal leiden tot een verhoging van de sterftekans voor een bepaald individu.

De hypothese, die we willen toetsen wordt dan, dat een verhoging van de vogeldichtheid (van één soort) op het fourageergebied leidt tot een verlaging van de voedselopname voor het "gemiddelde" individu van die soort. Leo Zwarts (indruk, zie fig. 1-1) toonde bij de wulp (*Numenius arquata*) een negatieve correlatie aan tussen voedselopname en vogeldichtheid. In ons onderzoek wilden we nu dieper ingaan op de achtergrond van deze gevonden correlatie. De wulp werd gekozen als onderzoeksoort, omdat het een algemene soort is binnen de landaanwinningswerken en omdat zijn prooien goed zichtbaar zijn, zodat de voedselopname goed te kwantificeren is.

fig 1.1. De relatie tussen de wulpdichtheid (wulpen per 0,1 ha) op het fourageergebied en de voedselopname (mg AFDW per min.) voor het "gemiddelde" individu in Ferwerd





Om zeker te zijn, dat het hier om een causaal verband gaat is het in de complexe veldsituatie noodzakelijk om een verklarend mechanisme te vinden. Daarbij werd aanvankelijk met drie mogelijkheden rekening gehouden:

Ten eerste: een vergrote dichtheid van wulpen leidt tot een hoger percentage agressie waardoor het fourageersucces afneemt.

Een ander aspect van deze interferentie kan zijn dat de vogel niet kan zoeken op de manier "waarop hij dat van plan was" omdat hij zijn huren wil vermijden (b.v. i.v.m. roofpogingen).

Een derde verklaring voor het dichtheids-afhankelijke fourageersucces kan zijn dat de bereikbaarheid van de prooien afneemt o.i.v. trillingen van de wadbodem door alle vogelpoten (Goss-Custard, 1970).

Om deze vragen te kunnen beantwoorden, moeten we voor de wulpen in ons gebied eerst een aantal basisvragen beantwoorden:

- Welke prooi-soorten eet een wulp?
- Hoeveel voedsel heeft een wulp nodig?
- Hoe groot is het voedselaanbod op een bepaalde plek op een bepaalde tijd?
- Wat is de produktie van de biomassa?
- Zijn er "goede" en "slechte" plekken?
- Is de dichtheid van wulpen het grootst op de goede plekken?

Kennis over het bovenstaande zou ons theoretisch in staat stellen op de wijze van Jan Hulscher (1975), dat wil zeggen onder de aanname, dat in een stabiel systeem de wadvogels niet méér dan de produktie van bodem-organismen kunnen eten, uit te rekenen of de landaanwinningswerken al dan niet "vol" zijn, voor wat betreft de wulp. Deze "kortste indirecte" weg tot oplossing van het draagkracht-probleem kan echter alleen gevolgd worden m.b.v. nog vele andere aannames en generalisaties. Dat geldt bovendien voor al de hierboven geformuleerde vragen.

We vonden het in ons oriënterend onderzoek nodig om ook te kijken of een aantal van de hieronder te noemen aannames en generalisaties inderdaad opgingen. Eerlijkheidshalve moet opgemerkt worden, dat de meeste complicaties ons pas tijdens het onderzoek duidelijk werden.

Het gaat om de volgende punten:

- Eten alle wulpen hetzelfde voedsel (  $\varnothing$  hebben gemiddeld een langere snavel dan  $\sigma$  )?
- Hebben alle wulpen evenveel voedsel nodig (  $\varnothing$  zijn gemiddeld zwaarder dan  $\sigma$  )?
- Zijn alle aanwezige prooidieren bereikbaar?
- Zijn alle aanwezige prooidieren vindbaar?
- Wanneer en hoe lang fourageren wulpen? Met name: fourageren wulpen ook 's nachts?
- In hoeverre wordt het fourageersucces van een individuele wulp bepaald door de bereikbaarheid en vindbaarheid van de prooien?
- En in hoeverre worden deze bereikbaarheid en vindbaarheid bepaald door abiotische factoren als windkracht, temperatuur van de bodem en waterstand?

Vanuit de wulp bekeken raken deze vragen aan een heel eigen probleemstelling (zie ook figuur 1-2). Allereerst is van belang uit welk voedsel te kiezen valt. Dit hebben we voor de landaanwinningswerken onderzocht en is weergegeven in hoofdstuk 3. Tijdens het fourageren zal de vogel steeds een keus moeten maken over wat, waar, op welke manier gezocht moet worden. Hierover zijn een aantal aannames gemaakt in de "Optimal Foraging theories" (J. Krebs, 1978) en wij gaan hierop in in hoofdstuk 4.

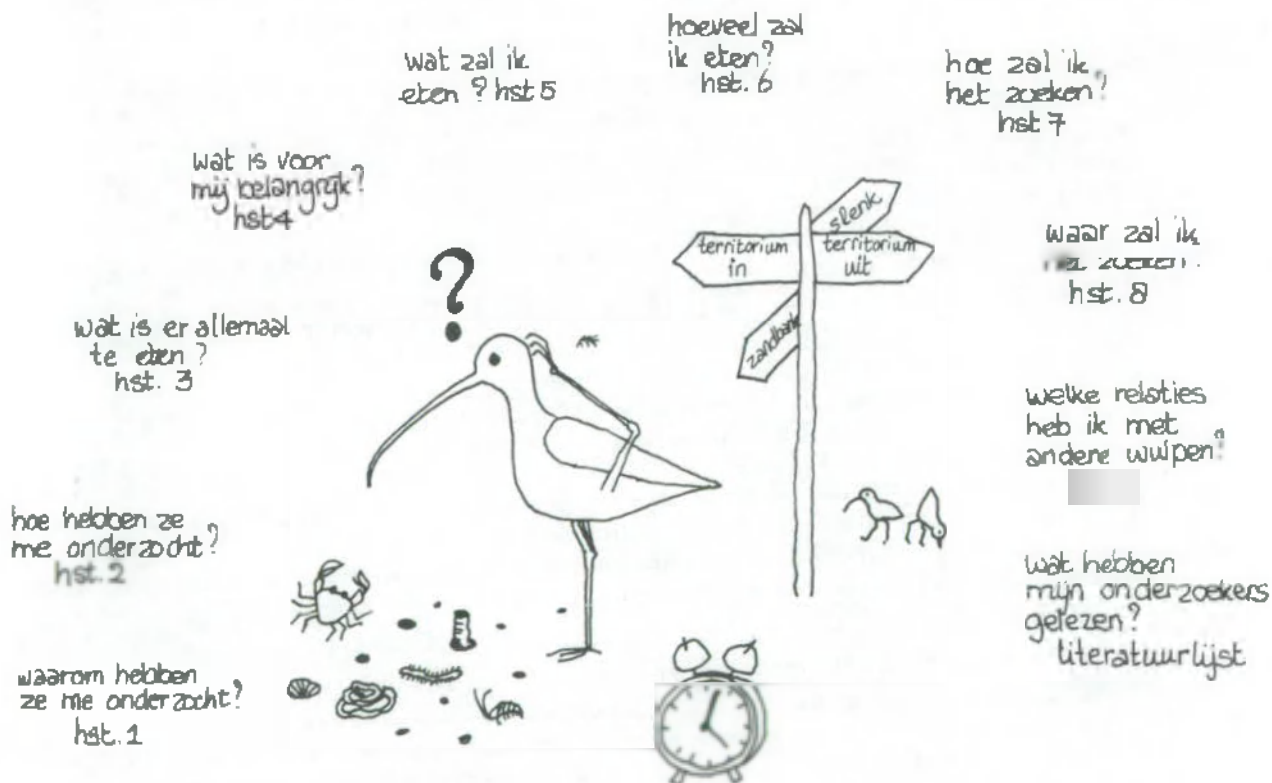
In hoofdstuk 5 komt de vraag aan de orde welk voedsel er gekozen wordt en hoe dit verschilt binnen één individu en tussen verschillende wulpen. Dit staat in direct verband met de hoeveelheid voedsel die een wulp nodig heeft, waarover we in hoofdstuk 6 enige speculaties hebben opgeschreven.

Welke methode de wulp het beste kan gebruiken om de gewenste prooidieren op te sporen en naar binnen te krijgen onder verschillende weersomstandigheden en wat de invloed van andere wulpen daarop is wordt besproken in hoofdstuk 7. Daarmee hangt de plek waar gezocht wordt nauw samen. Bekend is dat predatoren hun fourageersucces kunnen vergroten door in te spelen op de mikro-verspreiding van hun prooidieren (zie b.v. Smith, 1974, a,b) of gebruik te maken van terreinkennis. Enkele aspecten hiervan komen in hoofdstuk 8 aan de orde.

In hoofdstuk 9 geven we een beschrijving van de sociale interacties en gaan we in op de vraag waarom sommige wulpen wel en andere niet een territorium verdedigen en wat voor invloed dit heeft op hun verspreiding over het wad.

Ten slotte zal het duidelijk zijn dat we meer vragen hebben bedacht dan er opgelost konden worden. We zijn begonnen aan een oriënterend onderzoek. Op welke vragen we zijn ingegaan hangt niet alleen af van welke wij belangrijk vonden, maar ook welke in de complexe veldsituatie het "eenvoudigst" te beantwoorden bleken. De vele overige vragen dragen we bij deze op aan onze opvolgers.

figuur 1-2



## 1.2. Een situatieschets van het onderzoeksgebied en de wulpen

Dit wulpenonderzoek heeft zich voornamelijk afgespeeld in de al vanaf 1963 verwaarloosde landaanwinningsvakken langs de Friese kust tussen Moddergat en Wierum (zie fig. 1-3). De palenrijen tussen de bezinkingsvakken werden hier niet meer onderhouden, waardoor het lutumgehalte afneemt, maar nog steeds hoog is, nl. 5-7 %, terwijl 82 % van de Waddenzee 0-3 % lutum bevat (= klei-arm zand).

Op de grens van de landaanwinningsvakken 5 en 6 is een observatiehut gebouwd (zie fig. 1.4), waarvan het vloertje 6 meter boven het wad stond.

Rondom de hut zijn vakken uitgezet van 25 x 40 meter (= 0,1 hectare) aan 4 zijden: de kwadranten (zie fig. 1.5). Het landaanwinningsvak tussen de palen- en dammenrij ten noordoosten van de hut zal in het vervolg aangeduid worden met "landaanwinningsvak 5A" en het complex van 0,1 ha-vakken daarin met "noordoostkwadrant". Tot 12 september '78 betrof dit 21 0,1 ha-vakken nl. G1 t/m K3. Daarna is het noordoostkwadrant uitgebreid met de vakken K4, Q1, Q2, Q3, maar deze zijn niet meer bemonsterd.

In het noordoostkwadrant zijn 9 van die vakken (J, K, Q, 1 t/m 3) verder onderverdeeld in "lettervakjes" van 4,17 x 6,67 meter = 27,8 m<sup>2</sup> (zie fig. 1.5).

In fig. 1.6 a en b staan de hoogtegegevens en het lutumpercentage vermeld van het populaire noordoostkwadrant. Om een idee te krijgen van hoe het getij op dit wad verloopt, is de waterstand van één dag als voorbeeld gegeven (fig. 1.6.c).

In de slenk, die het gehele tij met water gevuld was, werd de waterstand gemeten (zie hoofdstuk 2.5). Het water gaat heel langzaam af van zuidoost naar noordwest en komt heel snel op van noordnoordwest naar zuidoost. Het wad ligt per tij zo'n 250 tot 350 minuten droog. Bij krachtige noorden- of westenwind kan de droogligtijd veel korter zijn of zelfs kan het wad dan helemaal niet droog komen. In zo'n geval konden we met ons apparatenpark weer huiswaarts keren.

Vanuit de hut hadden we uitzicht op talloze fouragerende vogels o.a. wulpen, scholeksters, bonte strandlopers en tureluurs in de vakken.

In de slenk dikwijls zwarte- en groenpootruiters. Op de wierdammen steenlopers en langs de rand de regenwulpen. Aan het begin en eind van de laagwaterperiode kwamen de storm-, kap- en zilvermeeuwen fourageren. Ten noorden van de landaanwinningsvakken, achter een geultje ligt een uitgestrekte zandplaat. In fig. 1.4 ongeveer op de plek waar de tekening van de hut staat. Hier wordt ook veel gefourageerd door wulpen, scholeksters en meeuwen en wordt in dit verslag "de zandbank" genoemd.

Eind juni keren de ~~QQ~~ wulpen uit hun broedgebied terug naar de Waddenzee. Het voornaamste broedgebied ligt in Finland (Glutz von Blotzheim u.a. '75). De ~~OO~~ blijven daar om voor de jongen te zorgen en die komen pas een maand later in de Waddenzee. De piek in de wulpen-doortrek valt de laatste week van juni en/of de eerste week van juli als er zo'n 90.000 wulpen in de Nederlandse Waddenzee verblijven. De Friese en Groningse kust zijn de belangrijkste fourageergebieden. In fig. 2.3. staan de maandgemiddelden van de eerste 10 landaanwinningsvakken tussen Moddergat en Wierum. Een deel van de wulpen trekt na juli door naar zuidelijker overwinteringsgebieden. De blijvers ruien tussen juli en oktober achtereenvolgens de slagpennen, de handpennen, de staartveren en de lichaamsveren. De tweede kalenderjaar's wulpen vormen de kleine populatie, die overzomert in het Waddengebied en zij beginnen in juni al met de rui.



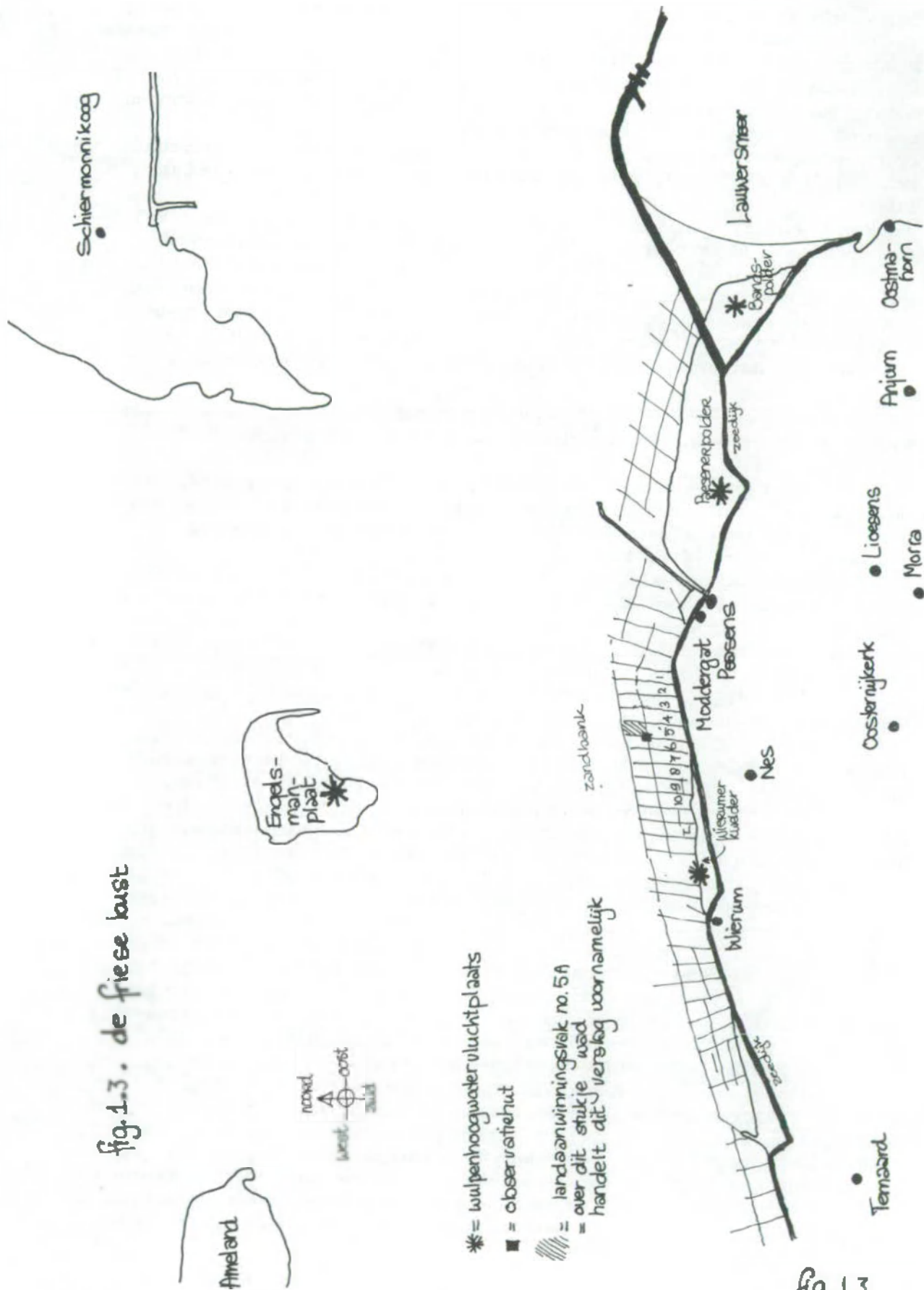
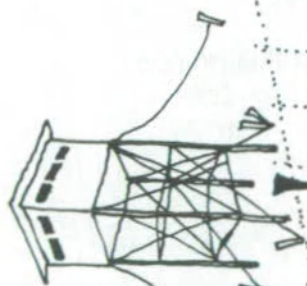


fig.1.3. de friese kust

fig.1.3



↑ 5 km uit de kust:  
Engelsenplaat



observatie  
hut

wierumer wad

verwaarloosde  
landaankwinning

- 1
- 2
- 3
- 4
- 5
- 6
- 7
- 8
- 9
- 10
- 11
- 12
- 13

kwelder

zeedyk

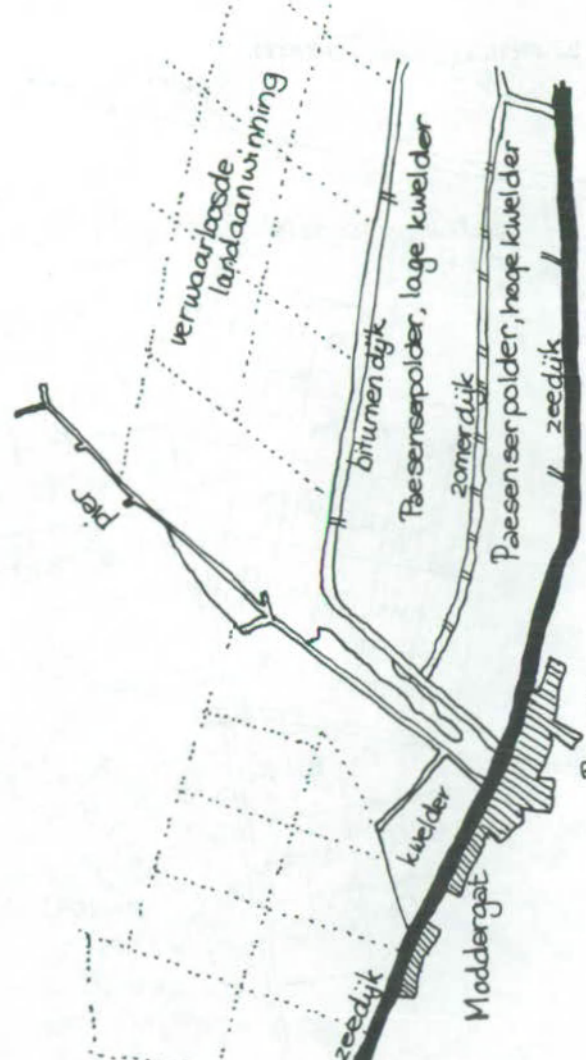
gemeente Westdongeradeel  
provincie Friesland



fig. 1.4

fig 1.4 de landaankwinningwerken

wierumer wad



verwaarloosde  
landaankwinning

bitumen dijk

Paesenserpolder, lage kwelder

20mer dijk

Paesenserpolder, hoge kwelder

zeedyk

kwelder

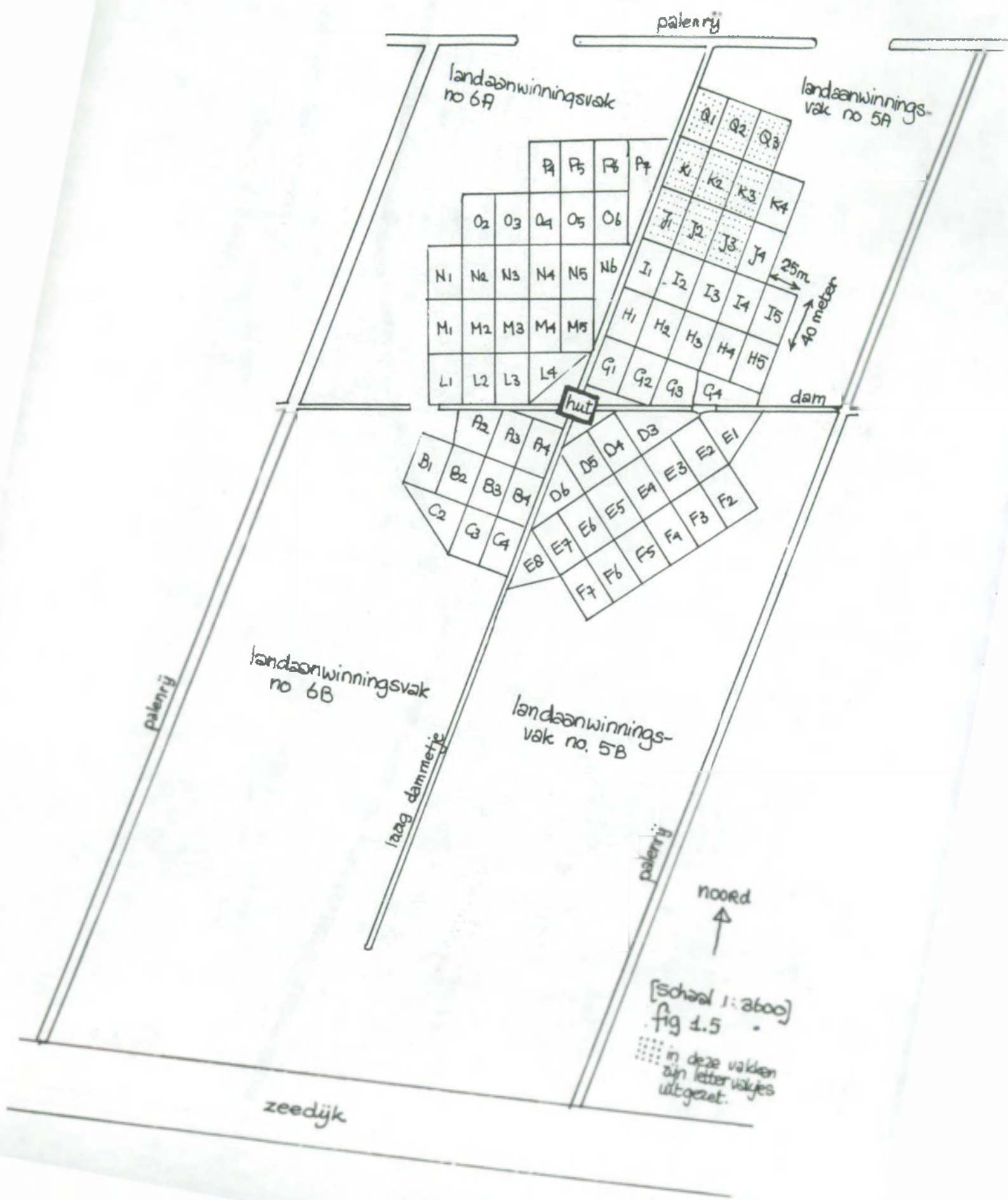
Moddergat

Paesens

noord  
↑

gemeente Westdongeradeel  
[schaal 1:25.000]

fig 1.5 landaanwinningsvak 5 en 6



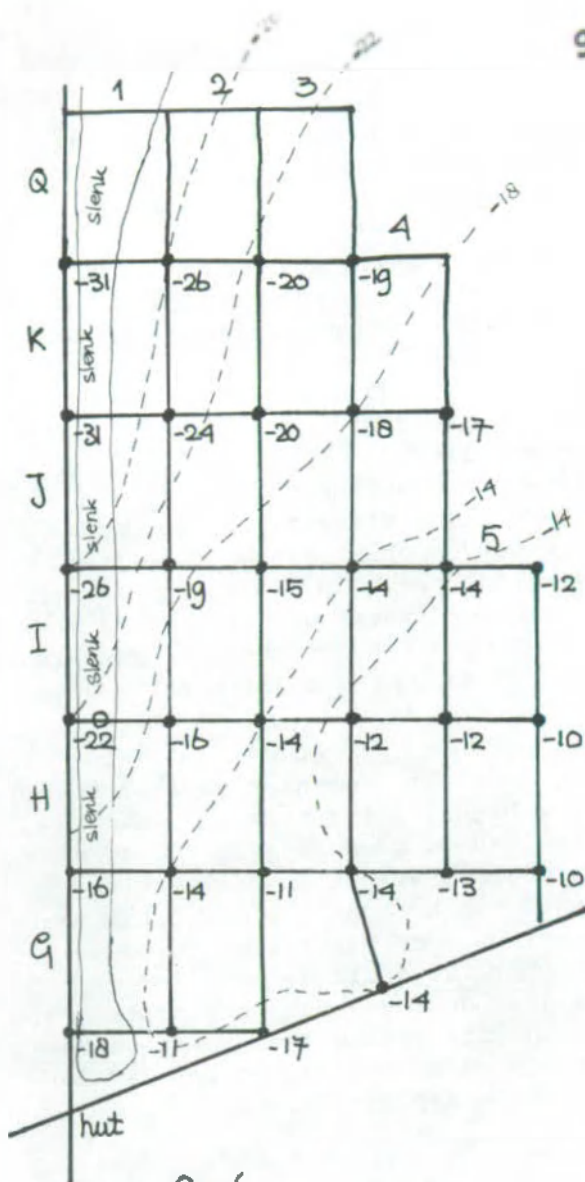


fig. 1.6.a

hoogte in cm t.o.v. NAP  
van de vakhoekpunten  
1978 0 = waterhoogtemeetstok

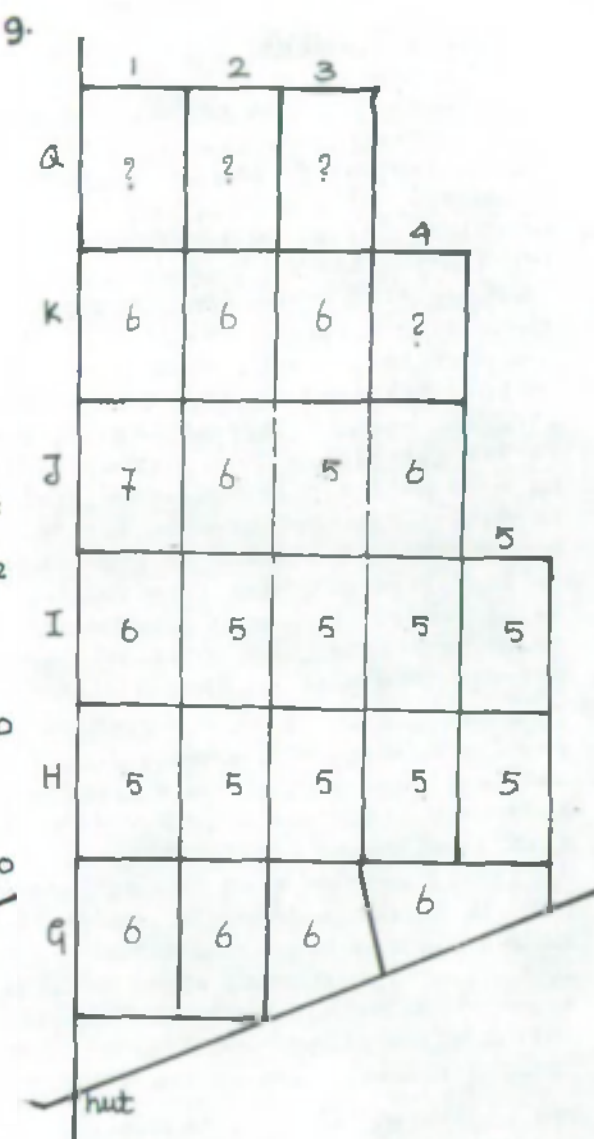


fig. 1.6.b

persentase lutum 1978  
 $\leq 5\%$  is zand  
 $> 5\%$  is slik

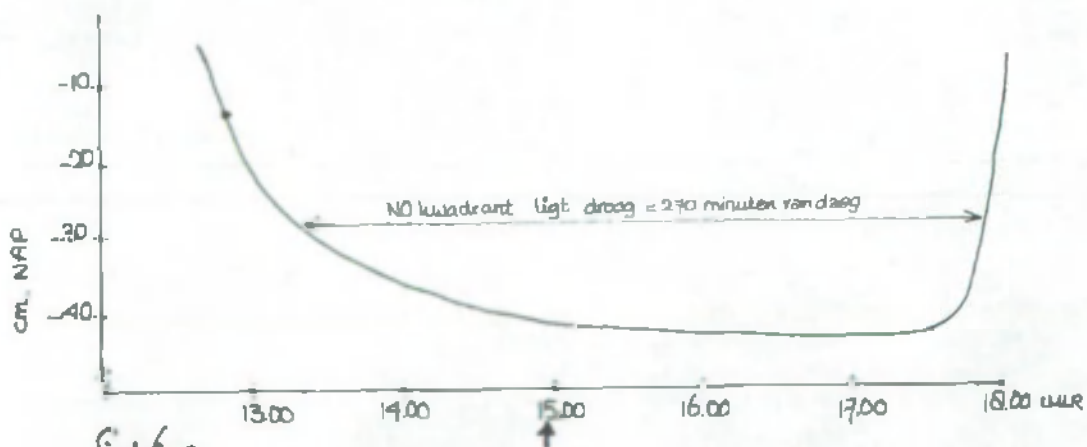


fig. 1.6.c

voorbeeld van het verloop van de waterstand bij de waterhoogtemeetstok in het NO-kwadrant. 29/9/78  
de pijl geeft de laagwatertijd te Louwersoog aan volgens de getijdetabel.



De wulpen, die rond de hut fourageerden overtuigen op Engelsmanplaat, in de Paesenerpolder of op het Wierumerkweldertje (zie fig. 1.3). Bij verstoring van de hvp (= hoogwatervluchtplaats) willen ze ook wel naar de Bandpolder vliegen.

Het bleek dat in de landaanwinningsvakken sommige wulpen een voedsel-territorium hadden en anderen niet. In de Paesenerpolder zijn in de loop van 1977/1978 zo'n 90 wulpen met mistnetten gevangen en van individueel herkenbare kleurringen voorzien. Eén van die geringe wulpen had haar territorium in de vakken I1, I2, I3, J1, J2, J3, K1 en K2 bij de hut. Het was een vrouwtje, herkenbaar aan de lange snavel, en haar ringcode was 20Y (spreek uit: "twintig yellow").

Ze was geringd op 10 september '77 en had gedurende de winter '77/'78 op deze zelfde plek haar territorium en het laatste nieuws is dat ze in juli '79 na het broeden is teruggekeerd voor minstens het derde achtereenvolgende jaar op precies dezelfde plek. Op 15 oktober '78 is ze tijdelijk uit haar territorium verjaagd geweest en heeft ze de vakken I5, J4 en J5 verdedigd. Dit heeft ten minste tot december '78 geduurd; daarna was fourageren niet meer mogelijk doordat een flink pak ijs het wad twee maanden lang bedekte.

In maart '79 is ze weer gezien in de vakken H3, I3 en J4.

Van 20Y hebben we de meeste gegevens, omdat zij de enige gekleurde wulp was, die vanwege haar territorium bijna altijd aanwezig was.

Andere territoriale vogels rond de hut hadden geen ring, zodat ze niet altijd met zekerheid te herkennen waren. Zij worden in dit verslag aangeduid met "de baas van H2"; de baas van K2" enz., afhankelijk van het vak in het midden van hun territorium. Andere geringde wulpen kwamen slechts af en toe binnen kijkerbereik vanuit de hut.

20Y vloog bij opkomend water meestal naar de Engelsmanplaat om te overtuigen, behalve met harde noordwestenwind als de Engelsmanplaat vermoedelijk bijna geheel zou onderstromen. In zo'n geval vloog ze naar de Paesenerpolder, waar ze ook gevangen is in september 1977.

Het onderzoek, waar dit verslag over handelt heeft plaatsgevonden van juli '78 tot dec. '78 met het accent in augustus t/m oktober '78. In 1979 wordt het onderzoek voortgezet.



## hoofdstuk 2: methode

### 2.1. Geringde wulpen

Om in het bezit te komen van een gekleurringde populatie wulpen zijn vanaf 10 september 1977 (toen voor het eerst met succes wulpen gevangen werden) regelmatig wulpen gevangen of pogingen daartoe ondernomen. Als het hoogwater 's nachts viel, werden mistnetten gebruikt. Als het hoogwater overdag viel, werden kanonnetten ingezet. In beide gevallen was de Paesenerkwelder vangplaats, alwaar de wulpen regelmatig over-tijden.

Van de gevangen wulpen werden de volgende maten in ieder geval genomen:

- leeftijd (alleen onderscheid mogelijk tussen eerste kalenderjaar en ouder);
- gewicht, onder vermelding van vangtijd en weegtijd i.v.m. een eventuele latere korrelatie;
- maximale vleugellengte;
- snavellengte (gemeten vanaf veerbasis tot aan de snavelpunt);
- gedetailleerde beschrijving per veer, van de rui van grote en kleine slagpennen en staartveren, alsmede een opmerking over de lichaamsrui;

Later werden hier nog aan toegevoegd:

- kromming van de snavel;
- tarsuslengte, teenbreedte en teenlengte;
- keelbreedte (afstand tussen de "mondhoeken" bij een gesloten snavel).

Tot slot werden de vogels van een aluminium trekking en twee kleurringen voorzien en weer vrijgelaten. De kleurringen bestonden uit een "normale" kleurring en wat wij de "Code-ring" genoemd hebben. Op de code-ring (die 2½ cm lang is) kunnen zich op drie plaatsen al of niet horizontale streepjes bevinden, die smal of breed kunnen zijn. Geen streepje wordt gelezen als een 0, een smal streepje als een 1 en een brede streep als 2. De codering wordt van boven naar beneden gelezen.



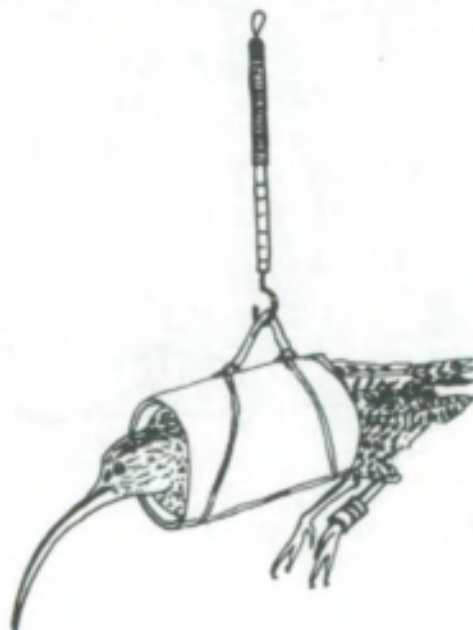


$$= \frac{w_{20}}{y} = 20y$$

fig. 2.1 20Y en haarringkombinatie

De kleuren, die zowel bij de kleurring als de codering kunnen variëren, worden aangeduid met de eerste letter van het Engelse woord voor de betreffende kleur. Omdat ook de plaats aan de poot van de kleurringen van belang is, worden met een kruis de vier "pootdelen" van de vogel aangegeven. Het linker-bovenvak stelt dan de linkerbovenpoot van de vogel voor, etc. In figuur 2.1. is te zien hoe de door ons veel waargenomen (en daarom kortweg met 20Y aangeduide) wulp er in het veld uitziet en hoe haar ringcombinatie "officieel" genoteerd moet worden.

Het grote voordeel van waarnemingen doen aan gekleurringde wulpen is, dat je hun vanggewicht en hun snavel lengte kent. Wat betreft de snavel-lengte kunnen we echter opmerken, dat het voor een geoefende waarnemer goed mogelijk is een redelijk nauwkeurige schatting te maken in het



veld. Als bewijs kan figuur 2.2. dienen. Hierin is de geschatte snavellengte uitgezet tegen de werkelijke snavellengte. Dit gebeurde aan gekleurde wulpen, die op het moment van waarnemen "onbekend" waren aan de betreffende waarnemer. Kenden twee of meer waarnemers de wulp (en daarmee zijn snavellengte) niet, dan geschieden de schattingen onafhankelijk van elkaar. We zien dat de fouten gering zijn en dat nooit een wulp een verkeerd geslacht is toegekend, op grond van de snavellengte.

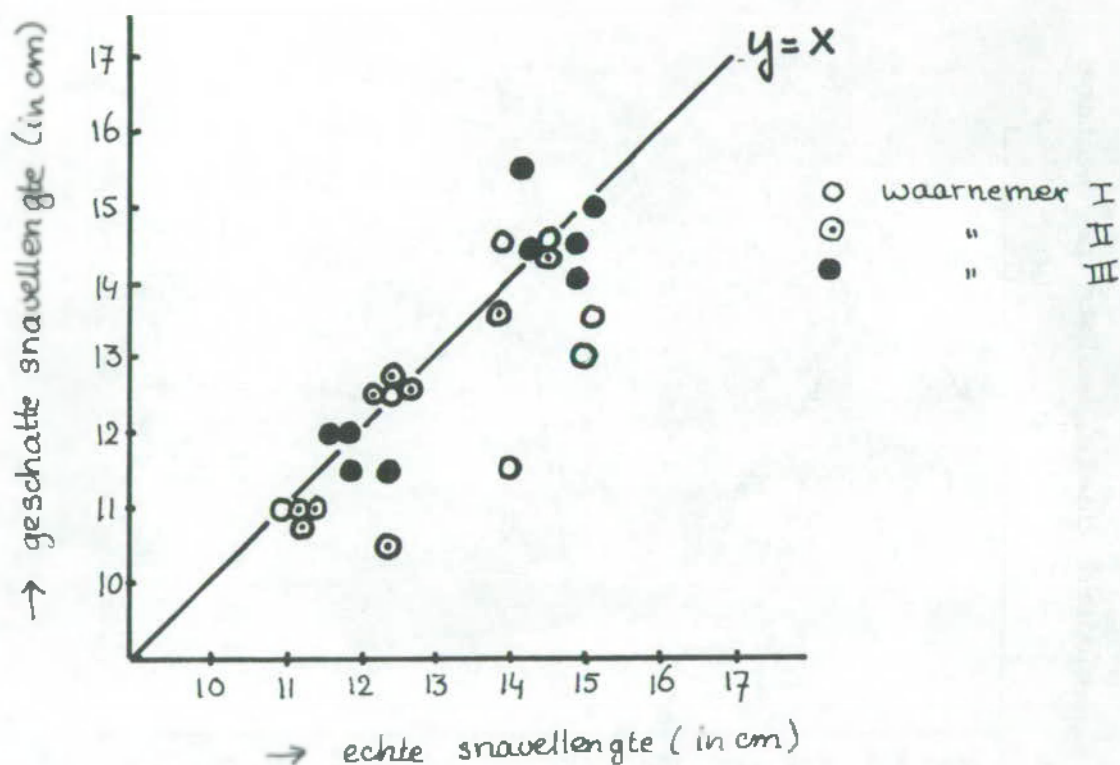


fig. 2.2. Het verband tussen de geschatte en de echte snavellengte.

## 2.2. Seizoensfluctuaties in het aantal wulpen in de landaanwinningsvakken

Elke 14 dagen zijn de landaanwinningsvakken tussen Moddergat en Wierum geteld op fouragerende vogels door Leo Zwarts en Piet Zegers met af en toe hulp van anderen (zie fig. 1-4). Deze gegevens geven een beeld van het seizoensverloop van diverse wadvogelsoorten. Voor de wulp is dit weergegeven in fig. 2.3.

Verder werden van de geringde wulpen zo mogelijk korte protokollen gemaakt, zodat we een beeld kregen van de voedselkeus en het al of niet territoriaal zijn (zie hoofdstuk 5 resp. hoofdstuk 9).

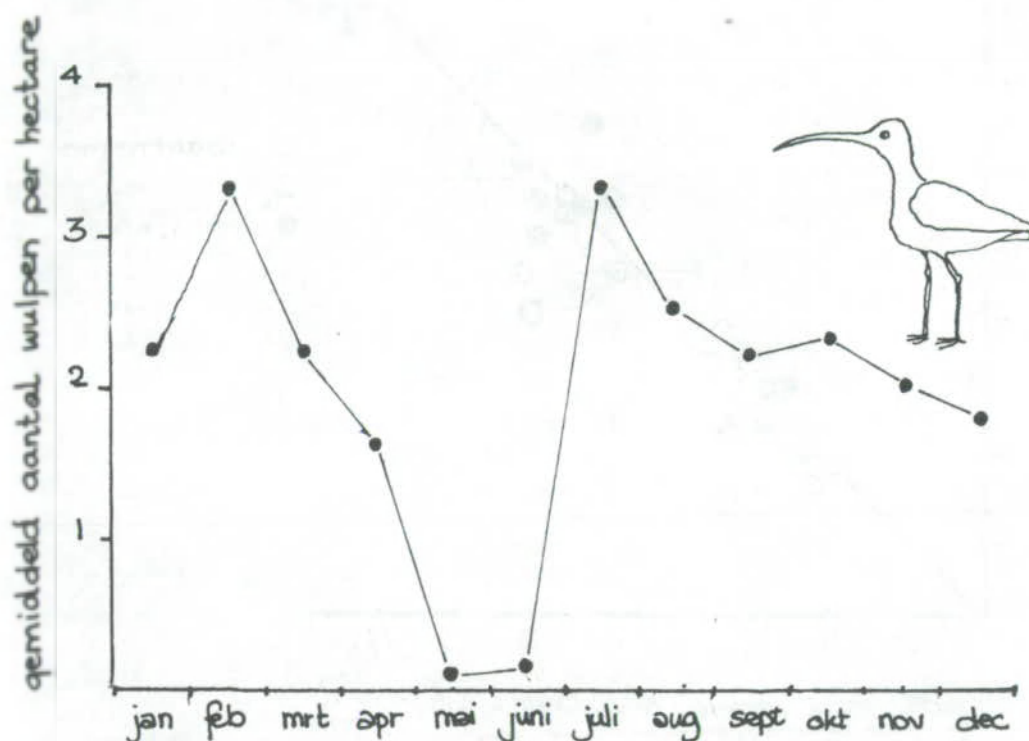


fig: 2.3

het gemiddeld aantal wulpen per hectare en per maand is berekend mbv. tellingen om de 14 dagen van de landaanwinningsvakken 1 t/m 10 tussen Moddergat en Wierum (zie kaartje fig 1.3 totaal  $\pm 150$  ha) in 1978.



### 2.3. Waarnemingen vanuit de observatiehut

#### a. "De vakjestellingen"

Elk kwartier werd het aantal wulpen en hun activiteit (dwz. fourageren incl. agressie of pitten of poetsen incl. kijken) in elk 0.1 ha-vak van het NO-kwadrant genoteerd gedurende het gehele tij. Waterstand en bodemtemperatuur en het vak waar 20Y zich in bevond, werden daarbij vermeld. Hieruit kan een beeld over de verspreiding en de activiteit van de wulpen gevormd worden.

#### b. "De basisprotokollen"

Gedurende het gehele tij werd één individuele wulp (meestal 20Y) met een telescoop gevolgd en daarvan werd beschreven per 0.1 ha-vak: de daarin doorgebrachte tijd, het aantal andere vogels in het vak, de afstand tot de dichtsbijzijnde wulp minstens om de 5 minuten, de prooi-soort, prooigrootte, de tijd besteed per prooi, tijd besteed aan andere activiteiten dan fourageren, de waterstand, de bodem-temperatuur en het weer.

Een handeling van dit protokolleer-systeem is te vinden in de Appendix

#### c. "De esterline protokollen"

De esterline is een apparaat waarin een rol papier met constante snelheid onder een rij schrijvers loopt. Met behulp van een toetsenbord kon een heel gedetailleerde gedragsbeschrijving in de tijd op de rol papier gemaakt worden:

het aantal stappen, pikken, boren, snebberen, het kijken, poetsen, de agressies, de lettervakjes-overschrijdingen en de voedselopname.

Deze protokollen werden gemaakt van één individu, gedurende de tijd die hij/zij binnen de lettervakjes doorbracht (zie fig. 1.5.) m.b.v. een 40x vergrotende telescoop (de "Questar"). Deze protokollen zijn gebruikt om over het zoekpad en de fourageermethode informatie te verkrijgen. Een overzicht van de vogels en tijden dat deze protokollen gemaakt zijn is te vinden in de appendix nr 2.

Een voorbeeld van zo'n protokol staat in hoofdstuk 2.10.

### 2.4. De verwerkingsmethode

Zowel de "vakjestellingen" als de "basis"- en "esterlineprotokollen" zijn m.b.v. de computer (SPSS) verwerkt.

De basisprotokollen zijn voor een groot deel met de hand verwerkt.

Daarnaast is een deel via de computer verwerkt, echter alleen zover ze betrekking hadden op 20Y; de "baas van H2" en "Flipje" zijn met de hand gedaan en de rest is onuitgewerkt gebleven door tijdgebrek. Evenals het aspect tijdsbesteding.

Het esterlinecomputerprogram is te verkrijgen bij de schrijvers, hierin worden de gebruikte afkortingen uitgelegd, die onder de grafieken van esterlinegegevens tussen vierkante haken staan.

## 2.5. Abiotische factoren

Tijdens onze waarnemingen hebben we geprobeerd zoveel mogelijk de onderstaande abiotische factoren te meten.

### 1. Bodemtemperatuur

Daar er soms zeer grote fluctuaties kunnen optreden in de temperatuur van het bovenste laagje wadbodem tijdens laag water (b.v. snel opwarmen door zon) is geprobeerd dit zo veel mogelijk te meten i.v.m. de reacties van de bodem-fauna op deze temperatuurverschillen (Goss-Custard, 1969). Hiervoor is een thermometer aan een lat bevestigd, en aan de lat een dwars latje (zie fig. 2-4) zodat de thermometer steeds op de zelfde diepte in de wadbodem gestoken kon worden. Op deze manier werd de bodemtemperatuur op  $\pm 3$  cm diepte gemeten. De thermometer werd 15-20 meter vanaf de waarnemingshut opgesteld zodat we hem met de telescoop tijdens het waarnemen konden aflezen. Er is naar gestreefd dit ieder kwartier te doen.

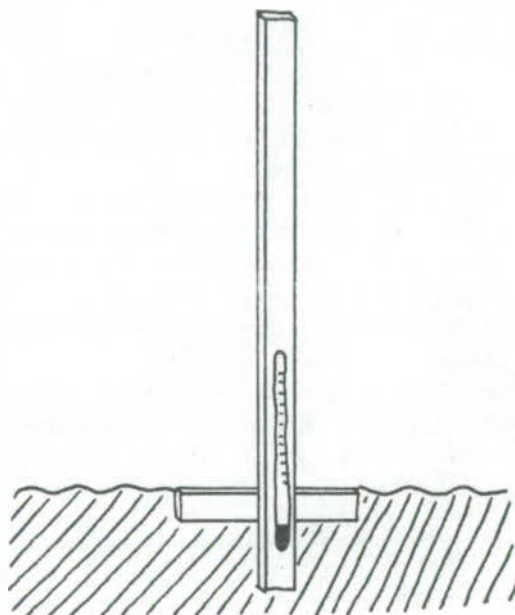


fig. 2-4. De thermometer waarmee we de bodemtemperatuur metten

### 2. Waterstand

Daar de waterstand van invloed kan zijn op de activiteiten van de bodemfauna (Vader, 1964) werd ook deze steeds per kwartier of half uur vanuit de waarnemingshut gemeten.

Hiervoor hadden we een stok (zie fig. 2-5) met cm-verdeling in de slenk voor de hut geplaatst (zie ook hst 1. situatieschets) die m.b.v. een telescoop vanuit de hut afgelezen werd. Doordat de stok in de slenk stond konden we nog een daling in de waterstand waarnemen, terwijl de platen waar onze wulpen fourageerden droog lagen. Dit kan een indicatie zijn voor de mate van uitdrogen van de bovenste wadbodemlaag, hetgeen van belang is voor de bereikbaarheid van sommige prooidieren (Vader, 1964).

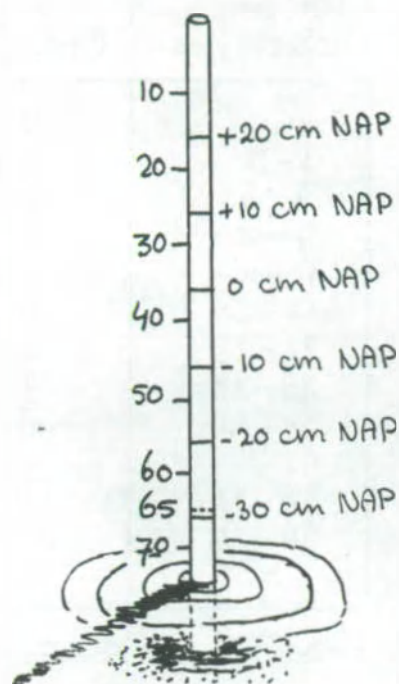


fig. 2-5. de stok met  
cm-verdeling  
om de waterstand  
te meten.

De schaal op onze stok is geijkt aan het N.A.P. m.b.v. hoogtegegevens (zie hst. 1, situatieschets) en bovendien met de waterstandsgegevens van Lauwersoog (op 9 km afstand) en van Engelsmanplaat (op 6 km afstand).  
Onze waterstand 37 = 0 cm N.A.P.  
Onze waterstand 65 = -28 cm N.A.P.

### 3. Wind

Ook is geprobeerd gegevens over de wind vast te leggen, omdat we vermoedden dat dit van invloed zou kunnen zijn op het zoekgedrag van wulpen (Evans, 1976).

Helaas is dit met wat natte-vinger-werk gebeurd:

Tijdens de waarnemingen probeerden we zo goed mogelijk de richting te bepalen en voor de windkracht onderscheidden we windstil, weinig wind, matige wind, krachtige wind, storm (dan stond de hut te trillen ....). Ter controle zijn de windgegevens van Lauwersoog (station 605 op 9 km afstand; hier werd de windkracht en windrichting op 10 meter boven de grond gemeten) opgevraagd. Dit zijn uurgemiddelden voor windkracht en windrichting, waardoor helaas de vrij plotselinge veranderingen in windkracht vrijwel steeds verloren zijn gegaan. Bovendien heeft het apparaat te Lauwersoog van 6 juli t/m 9 augustus niet gewerkt. De uurgemiddelden voor de windkracht zijn uitgedrukt in halve meters per seconde ( $\approx$  knopen); ter vergelijking met de schaal van Beaufort zie onderstaande tabel (tabel 2-1).

| knopen $\approx$<br>halvem/sec | schaal van<br>Beaufort | omschrijving       |
|--------------------------------|------------------------|--------------------|
| < 1                            | 0                      | windstil           |
| 1-3                            | 1                      | zwakke wind        |
| 4-6                            | 2                      |                    |
| 7-10                           | 3                      | matige wind        |
| 11-16                          | 4                      |                    |
| 17-21                          | 5                      | uig krachtige wind |
| 22-27                          | 6                      | krachtige wind     |
| 28-33                          | 7                      | harde wind         |
| 34-40                          | 8                      | stormachtige wind  |
| 41-47                          | 9                      | storm              |
| 48-55                          | 10                     | zware storm        |
| 56-63                          | 11                     | zeer zware storm   |
| > 63                           | 12                     | orkaan             |

tabel 2-1. De schaal van Beaufort.

#### 4. Verdere weergegevens

Ten slotte is nog geprobeerd over het weer 't volgende te noteren: zon, bewolkt, miezer, regen, stortregen, maar helaas is dit niet regelmatig genoeg gedaan.

De neerslag-gegevens van Ballastplaat (in het Lauwersmeer op 10 km afstand) bleken weinig bruikbaar: aantal mm per uur zegt weinig over de soort regen, terwijl juist dát de meeste invloed op het vulpenonderzoek-gedrag zal hebben: bij 10 minuten stortregen zie je vrijwel niets terwijl een uur miezer-regen het zicht niet zoveel verslechtert. Bovendien bleek dat afhankelijk van de windkracht en -richting de regenbuien soms enige uren eerder of later op Ballastplaat neervielen dan bij ons.



## 2.6. Bodemfauna-bemonstering

Er is op verschillende manieren naar verschillende prooi-soorten gemonsterd, zoals hieronder te lezen valt:

### 1. Bemonstering van alle bodem-macrofauna

methode: met een steekbus ( $1/56 \text{ m}^2 = 0,018 \text{ m}^2 \emptyset$ ) werden monsters gestoken tot + 40 cm diep. Deze werden ter plaatse uitgezeefd. We gebruikten zeven met maaswijdte van 1 mm.

In het laboratorium van de R.I.J.P. te Baflo werden de monsters gedetermineerd, geteld, gemeten en gewogen.

Een overzicht van de monsterdata en het aantal  $\text{m}^2$  dat bemonsterd is staat hieronder: (tabel 2-2).

| datum    | aantal<br>prikken<br>in NO-kw. | aantal<br>prikken<br>per 0,1<br>ha vak | aantal<br>$\text{m}^2$ be-<br>monsterd<br>in NO-kw. | totaal<br>aantal<br>prikken in<br>4 kwadr. |
|----------|--------------------------------|----------------------------------------|-----------------------------------------------------|--------------------------------------------|
| 18/8/77  | 4                              |                                        | 0,07                                                | 16                                         |
| 9/12/77  | 21                             | 1                                      | 0,375                                               | 73                                         |
| 7/5/78   | 16                             | 4*                                     | 0,286                                               | 40*                                        |
| 31/7/78  | 84                             | 4                                      | 1,5                                                 | 292                                        |
| 13/11/78 | 21                             | 1                                      | 0,375                                               | 73                                         |
| 27/3/79  | 21                             | 1                                      | 0,375                                               | 73                                         |

\* er werden toen alleen de volgende vakjes bemonsterd: H<sub>2</sub>, H<sub>3</sub>, I<sub>2</sub>, I<sub>3</sub>, M<sub>3</sub>, M<sub>4</sub>, N<sub>3</sub>, N<sub>4</sub>, O<sub>3</sub> en O<sub>4</sub>.

tabel 2-2. Overzicht van de monsterdata en het aantal  $\text{m}^2$  dat bemonsterd is.

Het NO-kwadrant (NO-kw) bestaat uit 21 0,1 ha-vakken van 25 x 40 meter. Het oppervlak van het bemonsterde gebied (NO-kwadrant) is dus 21.000  $\text{m}^2$ . De 4 kwadranten samen tellen 73 0,1 ha-vakken; dus 73.000  $\text{m}^2$  (zie voor kaartje hst. 1, situatieschets).

Op 8 september '78 zijn in het NO-kwadrant nog 4 vakken erbij gemaakt nl. K<sub>4</sub>, Q<sub>1</sub>, Q<sub>2</sub>, Q<sub>3</sub> en deze zijn niet bemonsterd.

### 2. Het monstere van strandgapers

Om het driedimensionale verspreidingspatroon van de strandgapers op kleine schaal te achterhalen werd er in de tweede helft van oktober alleen strandgapers gemonsterd.

methode: met onze steekbus ( $1/56 \text{ m}^2 = 0,018 \text{ m}^2 \emptyset$ ) waren we in staat dankzij het ventiel stevige cylinders wadbodem uit te prikken (zie fig. 2-6).

De uitgeprikte "wadcilinders" legden we voorzichtig op een omgekeerde wadzeef en braken ze open, zodat van de aanwezige strandgapers de preciese diepte ter plekke gemeten kon worden (diepte werd steeds vanaf de bovenkant van de schelp gemeten).

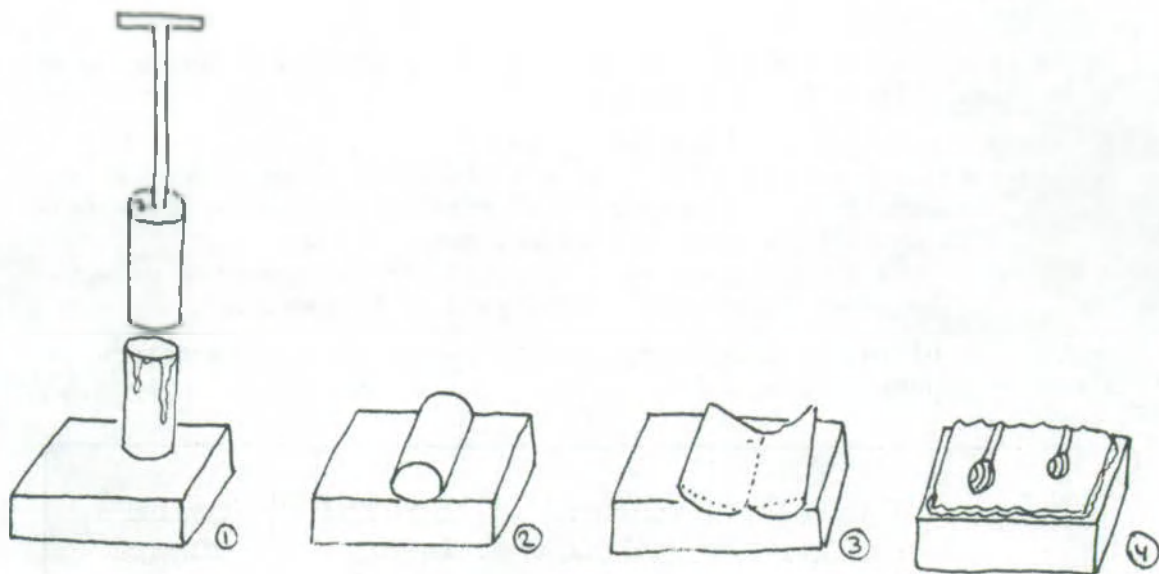
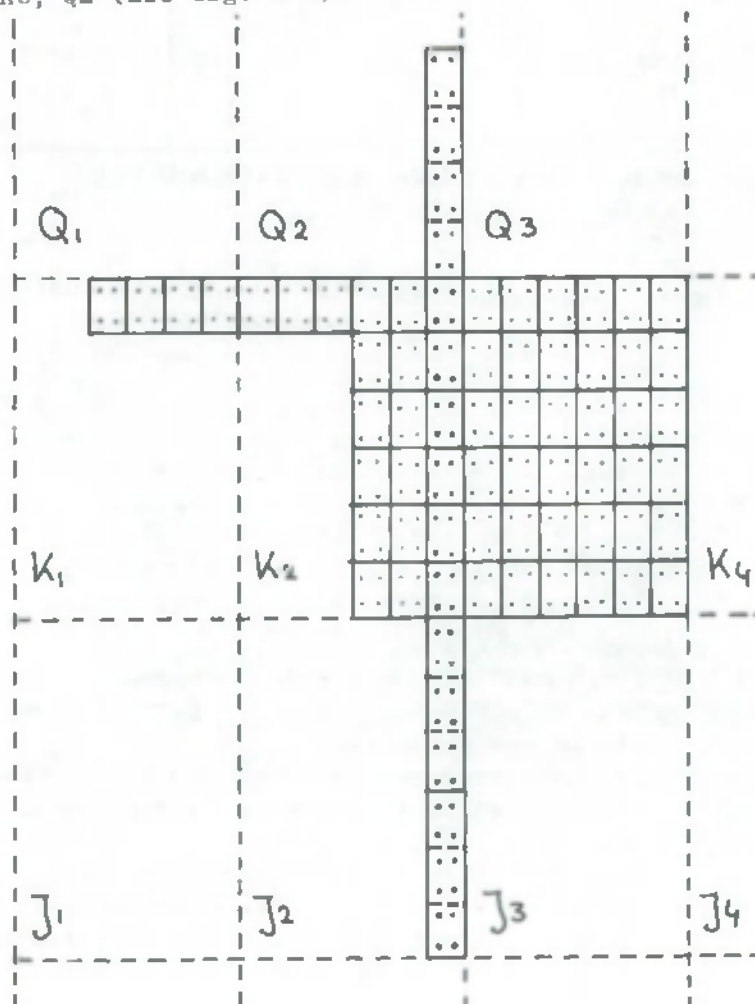


fig. 2-6. De methode om de diepte van de strandgapers te meten.

We hebben dit gedaan in een aantal zgn. lettervakjes ( $\pm 28 \text{ m}^2$ ) in de vakken J2, K1, K2, K3, Q2 (zie fig. 2-7).

fig. 2-7

Kaartje van de gaper-monsterrij op kleine schaal.



Per lettervakje werden steeds 4 prikken genomen.

De monsterpunten zijn homogeen over de proefvlakte gekozen. Er zijn 2 transekten gemaakt, 1 van west naar oost en een van noord naar zuid. Bij het west-oost transekt werd steeds + om de 2 meter geprikt, bij noord-zuid steeds + om de 3 meter.

Ten slotte werd een gebied van 0,15 ha (40 x 37 m) (de helft van K2 en K3) bemonsterd: steeds per lettervakje van + 28 m<sup>2</sup> 4 prikken, homogeen over het oppervlak verdeeld. Zo zijn in totaal 284 prikken genomen, d.w.z. 5,07 m<sup>2</sup>.

### 3. Het krabben monstereen

Omdat er zo weinig krabben waren dat we deze nauwelijks bij de steekbus monstereen aantreffen hebben we deze proef nog een paar keer apart bemonsterd.

methode: per plek werd steeds een 1/4 of een 1/2 m<sup>2</sup> van de bovenste + 4 cm wadbodem met een schep afgeschept. Dit werd ter plekke uitgezeefd en op krabben onderzocht. Krabben, kleiner dan 1 cm werden niet geteld.

Een overzicht van de monsterdata en het aantal m<sup>2</sup> dat bemonsterd is staat op bijgaande tabel (tabel 2-3).

| datum   | per plek           | per valk           | aantal<br>valken in<br>NO-kw. | aantal<br>m <sup>2</sup> in<br>NO-kw. | aantal<br>m <sup>2</sup> in<br>4 kwadr. |
|---------|--------------------|--------------------|-------------------------------|---------------------------------------|-----------------------------------------|
| 14/7/78 | 1/4 m <sup>2</sup> | 1 m <sup>2</sup>   | 17                            | 17                                    | 17                                      |
| 3/8/78  | 1/2 m <sup>2</sup> | 2 m <sup>2</sup>   | 21                            | 42                                    | 135                                     |
| 22/8/78 | 1/2 m <sup>2</sup> | 2 m <sup>2</sup> * | 10                            | 22,5                                  | 22,5                                    |

\* behalve I<sub>2</sub>: 4,5 m<sup>2</sup> i.u.m. proef ter verhoging van de lokale proefdichtheid (zie hoofdstuk 3-3).

tabel 2-3: overzicht van de krabben-monsterdata en het aantal m<sup>2</sup> dat bemonsterd is.

### 4. Monstereen op de zandbank

Er is nooit systematisch gemonsterd op de zandbank, maar omdat wulpen bij uitstek daar wadpieren gingen eten is toch geprobeerd de wadpierendichtheid daar te bepalen (zie fig. 2-8) op 8 sept. '78.

methode: per m<sup>2</sup> werden de wadpieroepjes door 2 personen onafhankelijk van elkaar geteld. Deze aantallen verschilden meestal 1 à 2 pieroepjes, zodat we het gemiddelde als maat namen. Ter controle werden er per plek ook steeds 4 prikken met de steekbus genomen en op de bekende manier uitgezeefd. Deze pieren werden mee naar huis genomen en thuis werd de lengte van het borststuk gemeten.

Onze resultaten waren vrij goed in overeenstemming met de verwachting. Verwey ('78 pag. 38) noemde pieroepjes tellen op zekere hoogte een maat voor de wadpierendichtheid, als je aannam dat + 50% actief is. In bijgaande tabel is te zien dat we met de steekbus steeds + 2x zoveel aantreffen als bij het tellen.

| zandbank<br>vale nummer | hoopjen<br>per m <sup>2</sup> | wadpiere<br>per m <sup>2</sup><br>(met steekb.) |
|-------------------------|-------------------------------|-------------------------------------------------|
| I                       | 37                            | -                                               |
| II                      | 40                            | 91                                              |
| III                     | 50                            | 105                                             |
| IV                      | 42                            | 84                                              |

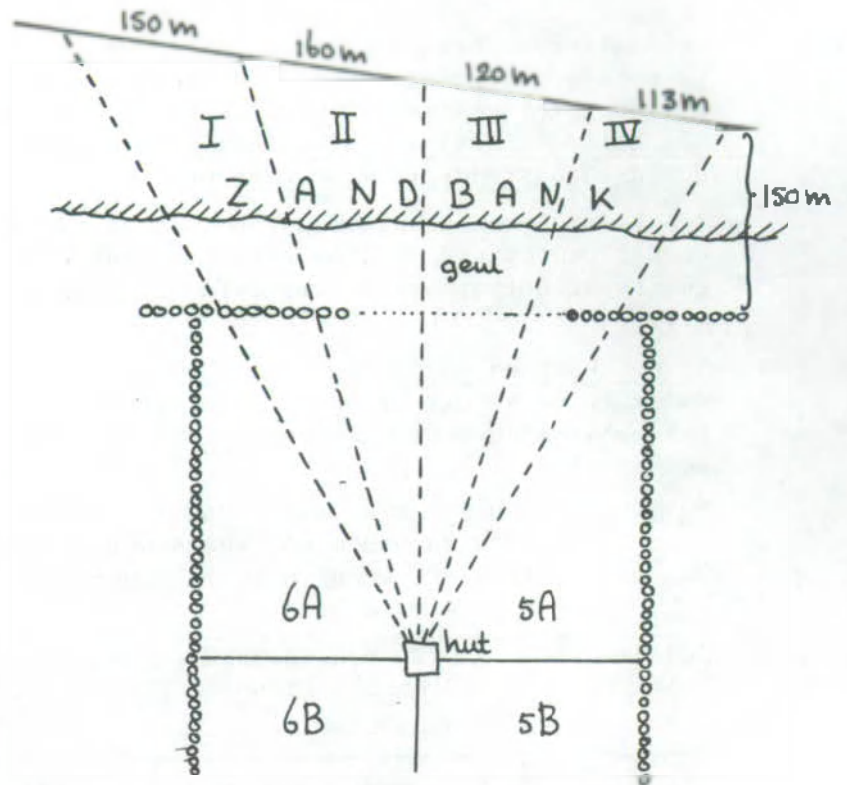


fig. 2-8. Wadpiemonstering op de zandbank op 8/9/78, d.m.v.  
het tellen van de pierehoopjes en m.b.v. de steekbus.



### 2.7. Het berekenen van de opgegeten biomassa Strandgaper

Om de biomassa-opname te schatten was het nodig te weten hoeveel een wulp per gegeten gaper binnen kreeg.

Dit was moeilijk te zien omdat de schelp diep onder de oppervlakte van het wad zit. De wulp trekt er brokken vlees uit die met de snavel mee naar boven genomen worden en ingeslikt zonder dat we de grootte daarvan kunnen bepalen. We zijn toen op zoek gegaan naar een indirecte biomassa bepaling aan de hand van makkelijker te meten parameters. Om hiervoor een ijklijn te maken moesten we van een aantal gegeten gapers weten hoeveel biomassa vlees uit de schelp gegeten werd. We hebben daar 't volgende op gevonden:

Wanneer de door ons gevolgde wulp in het gebied met de lettervakjes een gaper at, werd zo nauwkeurig mogelijk bij het bijbehorende esterline-protocol genoteerd waar dat binnen dat vakje was m.b.v. geschatte coördinaten (deze methode werd vooral eind september en in oktober toegepast). Zo wisten we op  $\pm$  een  $m^2$  precies de plek vast te leggen. Enige tijd voordat het water weer opkwam werd met waarnemen gestopt en de gegeten gapers opgezocht door op de vermoedelijke plaats de "kratertjes" te zoeken die ontstaan bij 'thannessen van de wulp (zie fig. 2-9).

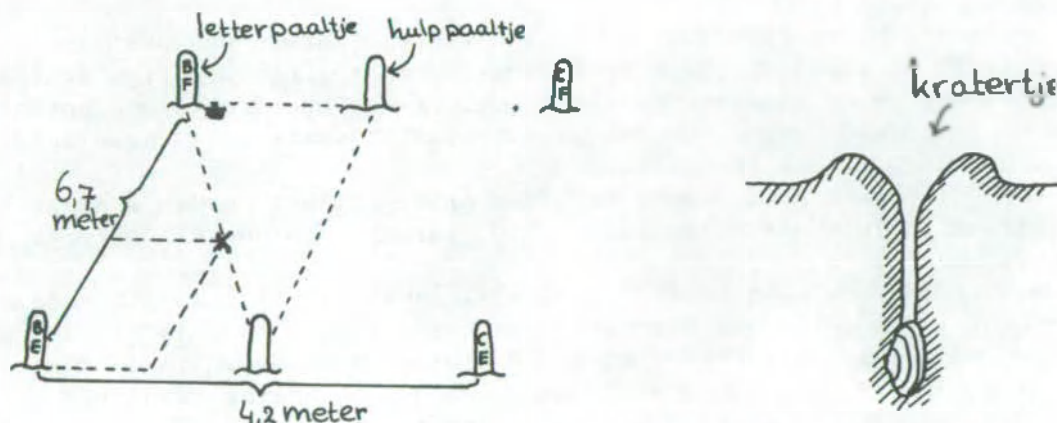


Fig. 2-9. Het nauwkeurig vaststellen van de plaats waar een gaper gegeten is. Later vonden we op die plaats vaak een "kratertje" die ontstond tijdens het hantessen.

Met behulp van de steekbus kon nu de "leeg"gegeten gaper opgegraven worden. We vonden het juiste kratertje in meer dan de helft van de gevallen.

Zo komen we aan 90 opgegraven gapers, waarvan de diepte, grootte, hantestijd, de hantestboortijd, het aantal brokjes en de moordenaar bekend is. De meeste gapers waren op de sluitspier na leeg (10-20% van het vlees), van andere was slechts de sifho gegeten. Van de vleesresten werd in Ballo per schelp het asvrij-drooggewicht bepaald.

Met behulp van de schelpgrootte en de ijkgrafiek grootte-biomassa van oktober '78 (fig. 3-5) konden we een schatting maken van de oorspronkelijke biomassa in mg asvrij-drooggewicht. Het vleesrestant hiervan afgetrokken levert een schatting op van de opgegeten biomassa (zie tabel in appendix no .1.).

Voor de vogels waarvan we meer dan 15 gapers vonden, dit zijn 20Y en Nero, hebben we gezocht naar een correlatie tussen het opgegeten gewicht en grootheden, die bekend waren uit het protocol.

De grootste correlatie werd gevonden tussen de hannes-boortijd (definitieelijstje in hst. 2.10) en opgegeten biomassa: 20Y met  $r = 0,94$  en Nero met  $r = 0,94$ . De hannesboortijd is echter alleen bij de esterline-protokollen te meten. De correlatie tussen hannestijd en gegeten biomassa was bij 20Y:  $r = 0,91$  en bij Nero:  $r = 0,92$ . We vonden het voordeel, dat nu ook alle hannestijden uit de basisprotokollen omgerekend konden worden, opwegen tegen dit kleine beetje minder nauwkeurigheid. De berekende relaties voor 20Y en Nero staan in fig. 2-10. Voor andere vogels dan 20Y en Nero gebruiken we de hannes-mg-relatie van 20Y omdat deze op de meeste punten is gebaseerd.

Hoewel we erg blij waren een methode te hebben gevonden om een schatting voor de biomassa opname te kunnen maken, moeten we nog enkele kanttekeningen maken:

1. De biomassa per schelpgrootte is niet konstant. In augustus bevat een gemiddelde schelp van b.v. 4 cm groot 323 mg vlees en in oktober is het gemiddelde van een 4 cm grote schelp 271 mg (zie fig. 3.5). We weten niet of er in augustus ook langer gehannest is. Misschien is de opname per tijd in augustus dus hoger dan wij met de oktobergegevens berekend hebben.
2. De spreiding in biomassa tussen individuele gapers van dezelfde grootte is aanzienlijk. Deze spreiding is ook verantwoordelijk voor de negatieve gegeten biomassa in tabel Ap.1. Er was meer restvlees gevonden dan de gemiddelde gaper van die grootte ooit bevatte; dit waren dus veel slankere gapers dan gemiddeld.
3. Voor elke wulp moet deze ijkgrafiek apart gemaakt worden vanwege mogelijke individuele verschillen, b.v. verschil in snavelengte en "handigheid".
4. Het is ons ook niet bekend of de efficiëntie van een wulp steeds konstant is. Mogelijk is dit afhankelijk van factoren zoals windkracht, bodemtemperatuur, waterstand en al of niet andere wulpen in de buurt. J. Hulscher '76 vond b.v. dat de hannestijd (= handling time) van kokkels afneemt bij grotere kokkeldichtheid, ofte wel bij kortere zoek-tijden.



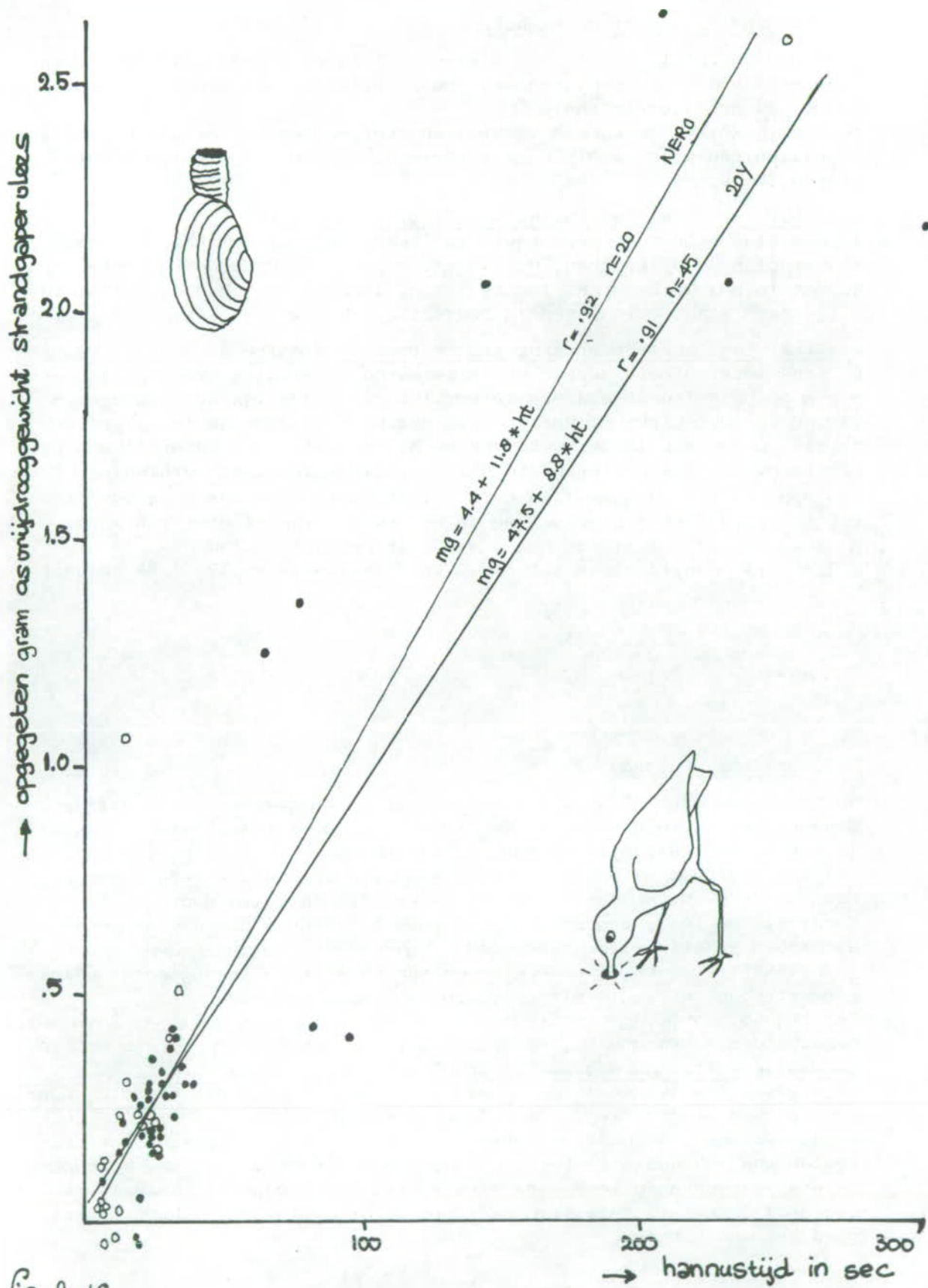


fig. 2-10

de relatie tussen hannustijd van de gaper en opgeeten vlees  
 voor 2 verschillende wulpen n<sup>o</sup>. 20Y = • en NERO = o



## 2.8. Manipulaties met dichtheden

Zoals in de inleiding uiteen is gezet, waren we vooral geïnteresseerd naar de achtergrond van eventuele correlaties tussen prooidichtheid, succes en predatordichtheid.

Om meer gegevens te kunnen verkrijgen over extreme situaties bij hoge prooidichtheden en/of bij hoge predatordichtheden zijn enige kunstgrepen toegepast.

### 1. Proef ter locale verhoging van de prooidichtheid

In augustus hebben we geprobeerd om lokaal de krabbdichtheid kunstmatig te verhogen, door krabben, die we elders verzameld hadden op gezette tijden in het NO-kwadrant los te laten. Wanneer en hoe dit precies is uitgevoerd staat beschreven in hoofdstuk 3-3.

### 2. Proef ter locale verhoging van de predatordichtheid

De predatordichtheid hebben we enige keren kunstmatig trachten te verhogen op de volgende manier: we verkleinden tijdelijk het fourageergebied van de wulpen tijdens de waarnemingsuren door de fouragerende vogels op het wad in de buurt van de hut te verstoren, doordat een paar mensen over het wad liepen die d.m.v. walky-talkies in verbinding stonden met de waarnemers in de observatiehut. Hierdoor ging een deel van de opgejaagde buurwulpen nu in het NO-kwadrant fourageren zodat hier de predatordichtheid hoger werd dan normaal.

Zulke verstoringensdagen waren: 17 en 27 augustus en 12 en 28 oktober.

## 2.9. Braakbalanalyses

Wulpen produceren tijdens het poetsen op de hoogwatervluchtplaats enkele braakballen en vele poepjes. We hebben + om de 2 weken verse braakballen op de hvp verzameld en soms enkele poepjes. We wisten niet door welke individuen de ballen gemaakt waren, noch waar ze gefourageerd hadden. Deze zijn in het lab van de R.I.J.P. in Baflo door

Tonny van Dellen gedroogd en in alcohol bewaard en uit elkaar geplozen. Herkenbaar daarin zijn krabresten, Nereiskaken, Arenicolaborstels, garnalensprietten en diverse kleppen van schelpen. Strandgapers, slijkgapersiphos en Lanice als prooi geven geen braakbalresten.

Met behulp van de ijkgrafieken, die Tonny en Yolande Holthuizen voor het braakbalonderzoek gemaakt hebben, kan van de krabben en Nereis-resten de prooigrootte en de biomassa gegeten vlees berekend worden.

De gegevens hebben we alleen kwalitatief gebruikt in dit verslag omdat ze nog niet op tijd kwantitatief beschikbaar waren.

We hebben een paar keer geprobeerd om ballen te vinden, waar voedselresten van 's nachts fouragerende wulpen in te vinden waren. We hebben ze niet gevonden en weten nog steeds niet of wulpen 's nachts fourageren of 's nachts iets eten dat geen ballen oplevert of dat we niet goed gezocht hebben.



## 2.10 Definities

### Pikken

= met de snavelpunt het wad aanraken, al of niet iets oppikken en kop weer omhoog ( $\leq 1$  sec.).

### Snebben

= heel snel achter elkaar met iets geopende snavel het wad aanraken, kop iets naar voren gericht. Einde bij kop oprichten al of niet met succes ( $> 1$  sec.).

### Boren

= de snavel tot minstens een derde van de lengte in het wad steken en e.v. op en neer bewegen. Soms met enkele passen rondom de snavel in het gat lopen voor een andere positie. Deze passen worden niet meegeteld bij de pasfrequentie.

### Kijken

= stilstaan, met de kop omhoog, d.w.z. snavel minstens horizontaal.

### Poetsen

= met de snavel veren schikken, met de poot langs de snavel strijken, veren schudden of vleugel strekken.

### Poetspauze

= pauze tussen het fourageren, waarin gepoetst of gepit (=slapen) wordt.

### Agressie

= interacties met andere vogels (zie elders, in hst. 9.3). Hieronder vallen b.v. jodelen, weggagen, grensincidenten en roofaanvallen.

### Hannessen

= bezig zijn met een grote prooi om er hapklare brokjes van te maken en op te eten. Vanaf het begin van de 1e boring of pik, die tot succes leidt, tot het laatste ingeslikte stukje vlees. Passen, om een brokje vlees af te spoelen in een nabijgelegen plasje, tellen niet mee met de pasfrequentie en de hannestijd.

### Hannestijd

= (vgl "handling time" in de Engelse literatuur) = de tijd die de vogel per prooi besteedt aan hannessen.

### Hanneskijken

= tijdens het hannessen opkijken (zie fig. 2.11).

### Hannesboren

= tijdens het hannessen boren (zie fig. 2.11).

### Fourageertijd

= totale tijd of bezoektijd:  
agressietijd - kijktijd - poetstijd - hanneskijktijd - pittijd. (zie fig. 2.11).

### Zoektijd

= fourageertijd - hannestijd (zie fig. 2.11).

### Looptijd

= zoektijd - hoortijd (zie fig. 2.11).

### Piktijd

= looptijd - snebbertijd (zie fig. 2.11).

### Agressieloze bezoektijd

= bezoektijd - agressietijd.

### Bezoektijd zonder agressie

= bezoektijd waarin geen agressie voorkomt.

### Pasfrequentie

= aantal passen per sec. looptijd.

### Pikintensiteit

= aantal pikken per sec. piktijd.

### Boorintensiteit

= aantal boren per sec. zoektijd.

### Snebberpercentage

= percentage snebbertijd in de looptijd.

### Boorpercentage

= percentage hoortijd (zonder succes) in de zoektijd.

### Zoekintensiteit

= combinatie van pasfrequentie en pik- en boorintensiteit.



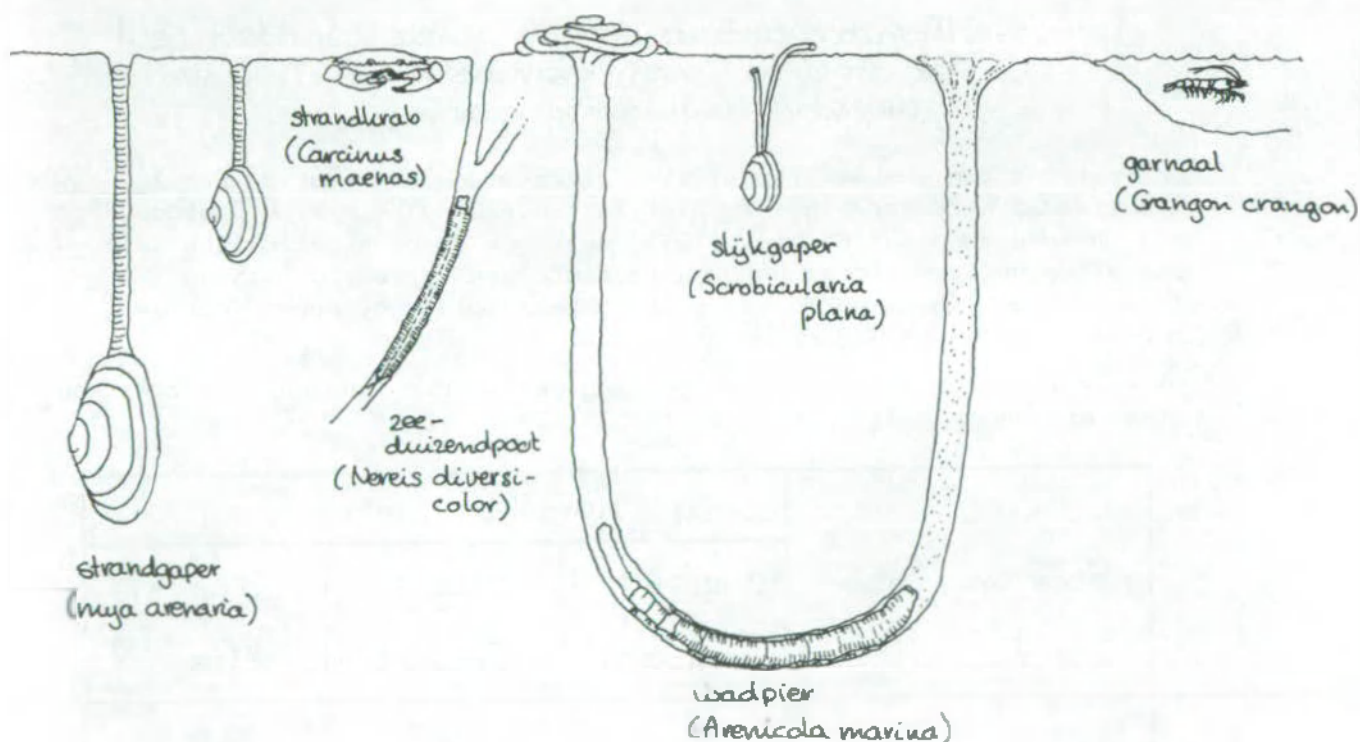
# hoofdstuk 3: prooiaanbod

## 3.1. Algemeen

In dit hoofdstuk wordt de aanwezigheid, m.n. de prooidichtheid en de prooi-verspreiding, aan de orde gesteld. Over de verspreiding van wadbodem-organismen in relatie tot milieufactoren is nog zeer weinig bekend (Barnes, 1974). De bereikbaarheid van de prooien komt elders aan de orde, daar dit per wulpen-individu (variatie in snavellengte) kan verschillen. Zie voor de monstermethodes hoofdstuk 2-6. In het gebied waar wij onze waarnemingen deden, kwamen o.a. de volgende prooi-soorten voor (zie fig. 3-1):

- Strandgaper (*Mya arenaria*)
- Strandkrab (*Carcinus maenas*)
- Wadpier (*Arenicola diversicolor*)
- Garnaal (*Crangon crangon*)
- Zeeduizendpoot (*Nereis diversicolor*)
- Slijkgaper (*Scrobicularia plana*)

fig 3-1. De prooien van de wulpen: de diverse wadorganismen, zoals ze bij laagwater "in" de wadbodem zitten.



Bovendien kwamen hier nog als talrijk de volgende soorten voor, waarvan we echter niet of nauwelijks waargenomen hebben dat de wulpen ze aten:

- Zandkokerworm (*Lanice conchilega*)
- Nonnetje (*Macoma balthica*)
- Kokkel (*Cardium edule*)
- Nephtys
- + diverse kleinere wormensoorten w.o. *Heteromastis*

Ter vergelijking van de door ons gevonden prooidichtheden met de gehele Waddenzee staan hieronder enige gegevens van andere onderzoekers: (biomassa in gram per  $m^2$ ; aantal per  $m^2$ ) in tabel 3-1.

| Soorten                    | gehele Ned. Waddenzee |               |                |
|----------------------------|-----------------------|---------------|----------------|
|                            | Beukema (1976)        |               | Swennen (1960) |
|                            | biomassa/ $m^2$       | aantal/ $m^2$ | aantal/ $m^2$  |
| <i>Mya arenaria</i>        | 4,6                   | 8             | 5-50           |
| <i>Carcinus maenas</i>     | 0,2                   | 3             | -              |
| <i>Arenicola marina</i>    | 5,0                   | 17            | 30-70          |
| <i>Crangon crangon</i>     | 0,1                   | 7             | -              |
| <i>Nereis diversicolor</i> | 1,4                   | 36            | 10-100         |
| <i>Scrobicularia plana</i> | <0,15                 | ?             | 10-50          |
| <i>Lanice conchilega</i>   | 0,7                   | 14            | -              |

Tabel 3-1. Monstergegevens voor de gehele Waddenzee.  
De gegevens over biomassa betreffen steeds grammen asdrooggewicht.

De gegevens van Beukema (1976) zijn jaargemiddelden voor de gehele Nederlandse Waddenzee, d.w.z. hier zitten ook de hele arme gebieden bij. Bovendien wijst Beukema (1974) zelf ook op de aanzienlijke seizoensfluctuaties, die in deze jaargemiddelden verrekend zitten. Ceas Swennen (1960) geeft wat grovere gemiddelden eveneens voor de gehele Nederlandse Waddenzee.

Om onze gegevens te kunnen vergelijken met andere landaanwinningswerken staan hieronder enige gegevens (tabel 3-2).

| Soorten                    | biomassa / $m^2$ |         |         |
|----------------------------|------------------|---------|---------|
|                            | aug.'76          | aug.'77 | aug.'77 |
|                            | Groningen        | Ferwerd | Nes     |
| <i>Mya arenaria</i>        | 16,1             | 1,3     | 33,0    |
| <i>Carcinus maenas</i>     | 5,9              | 0,1     | 0,4     |
| <i>Arenicola marina</i>    | -                | -       | -       |
| <i>Crangon crangon</i>     | -                | -       | -       |
| <i>Nereis diversicolor</i> | 11,8             | 4,3     | 5,5     |
| <i>Scrobicularia plana</i> | 20,9             | 2,5     | 9,7     |
| <i>Lanice conchilega</i>   | -                | -       | -       |

Tabel 3-2. Monstergegevens van landaanwinningswerken.



Deze getallen betreffen alleen die gedeeltes die tussen de - 20 en 0 cm N.A.P. liggen en een lutumgehalte hebben van 4-8 %, dus vrijwel gelijk aan het door ons bemonsterde gebied. De gegevens van Groningen en Ferwerd betreffen wad dat gedeeltelijk binnen en gedeeltelijk buiten onderhouden landaanwinningswerken ligt. De gegevens van Nes betreffen wad bij volledig verwaarloosde landaanwinningswerken.

### 3.2. Strandgaper - Mya arenaria

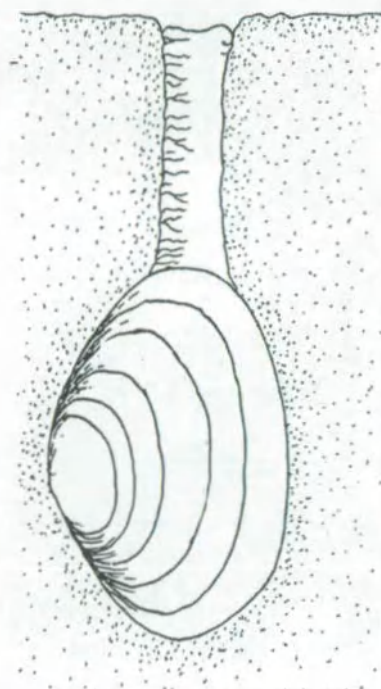


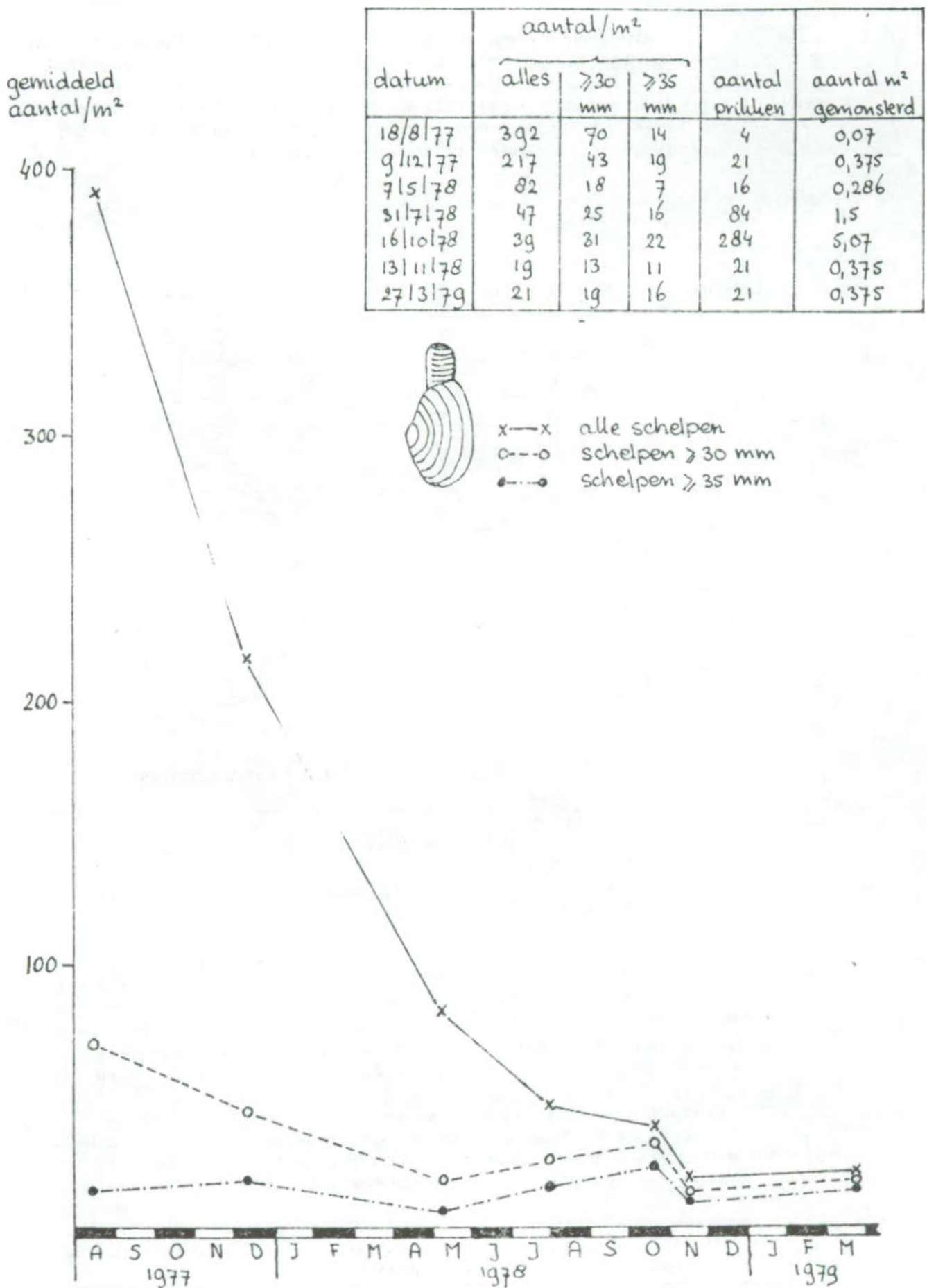
fig.3.2. Strandgaper

#### Algemeen

De strandgaper leeft ingegraven in de wadbodem, zo'n 2 tot 60 cm (Green, 1968) diep, met z'n siffo omhoog tot aan het wad-oppervlak (zie fig. 3-2). Ze kunnen erg oud worden, maar de leeftijd is vrij moeilijk te bepalen, zodat de geleerden het er niet helemaal over eens zijn: Green (1968) zegt meer dan 8 jaar; Munch-Petersen (1973) uit Dene-marken noemt als maximum leeftijd 10 jaar en Brousseau (1978) die in de V.S. aan de Atlantische Oceaan onderzoek deed, noemt zelfs 14 jaar als maximum leeftijd. Hun resultaten over de relatie tussen grootte en leeftijd vertonen grote verschillen, hetgeen waarschijnlijk ook samenhangt met kwaliteit van het substraat, goed of slecht seizoen etc. Green (1968) noemt als maximum grootte 15 cm. Wij vonden als grootste een strandgaper van 10,2 cm.

De levensgeschiedenis van een strandgaper is als volgt: één of twee keer per jaar is er broedval. Pfitzenmeyer (1962 in Green 1968) constateerde dat dit begint als de watertemperatuur boven de 10° à 15°C komt. De tijd van het jaar waarop de broedval plaatsvindt, varieert per plaats.

Munch-Petersen (1973) noemt voor Roskilde Fjord juni, Kuhl (1954) voor de Duitse Waddenzee juli en Brousseau (1978) voor de V.S.-kust van de Atlantische Oceaan april/mei en september/oktober. Er zijn ook jaren zonder broedval (Brousseau, 1978).

fig. 3-3 Strandgapers in het NO-kwadrant.

Beukema (1978) zegt dat er tussen 1968 en 1977 3 jaren waren met goede broedval, maar dat slechts weinigen door de eerste winter zijn gekomen. De strandgapers vestigen zich als 2 tot 3 mm kleine schelpen (Kuhl, 1954). Ze kunnen zich nog enige keren elders vestigen dankzij hun voet, die ze als boorapparaat gebruiken (Verwey, 1978), maar bij adulte strandgapers is deze voet grotendeels gereduceerd, zodat het dier, als het bloot komt te liggen niet meer in staat is zich opnieuw in te graven. Bij deze prooi-soort hebben we dus niet te maken met tussen-tijdse hergroepering/verspreiding. De sipho van de ingegraven strand-gaper reikt tot het wadoppervlak voor ademhaling en voedsel (water-filtreerders).

#### Prooidichtheid

Hoeveel strandgapers zitten er eigenlijk op een vierkante meter?

Aantallen per  $m^2$

We hebben vooral het gebied bemonsterd dat voortaan NO-kwadrant genoemd wordt ( $2100 m^2$ ) en gapers bekeken die groter dan 10 mm waren. In fig. 3-3 zijn de gemiddelde aantallen per  $m^2$  weergegeven in de loop der tijden. Wanneer je alle grootte-klassen samenneemt (de getrokken lijn) dan is een zeer sterke afname in aantallen te zien (van + 400 tot + 40 per  $m^2$ ; dwz. gedecimeerd in 14 weken).

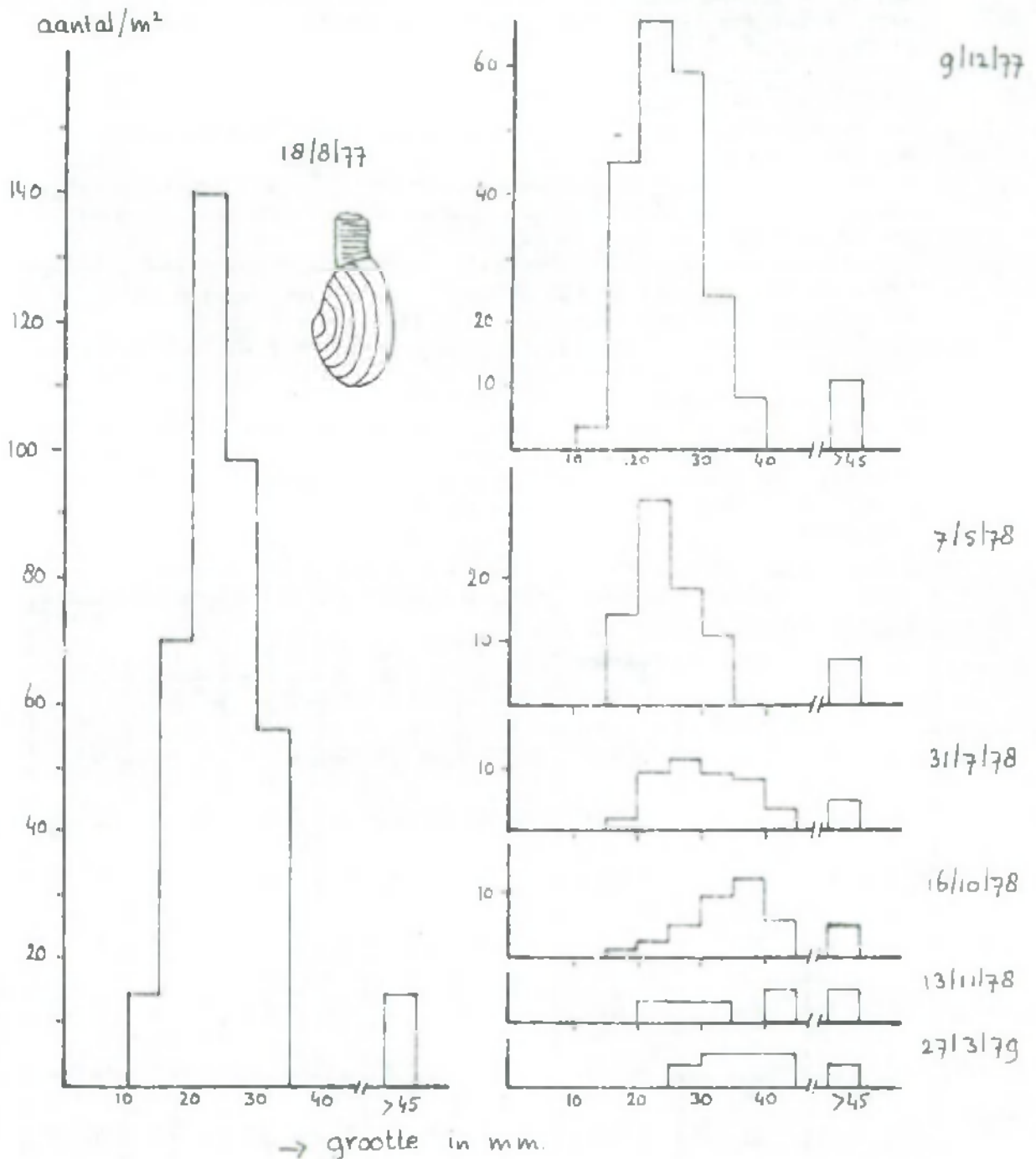
De aantalsafname van oktober-maart kan voor een deel ook veroorzaakt worden door scholekster-predatie (de scholekster-dichtheid in deze periode is vrij hoog).

Bovendien is er in begin '78 een vorstperiode geweest waardoor ook de nodige strandgapers gestorven kunnen zijn. Maar vergeleken met de gemiddelde waarden voor de Waddenzee van Beukema (1976) en Swennen (1960), resp.  $8/m^2$  en  $5-50/m^2$  is ons gebied eind '78 nog steeds rijk. (zie tabel 3-3).

| datum    | aantal<br>pijlen<br>(1/56 m <sup>2</sup> ) | aantal<br>m <sup>2</sup> ge-<br>monsterd | aantal gapers per m <sup>2</sup> in grootte-classes<br>(mm) |       |       |       |       |       |       |       |     |     | totaal<br>aantal<br>per m <sup>2</sup> |     |
|----------|--------------------------------------------|------------------------------------------|-------------------------------------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-----|-----|----------------------------------------|-----|
|          |                                            |                                          | 11-15                                                       | 16-20 | 21-25 | 26-30 | 30-35 | 36-40 | 41-45 | 46-50 | >50 | ≥30 |                                        | ≥35 |
| 18/8/77  | 4                                          | 0,07                                     | 14                                                          | 70    | 140   | 98    | 56    | -     | -     | -     | 14  | 70  | 14                                     | 392 |
| 9/12/77  | 21                                         | 0,375                                    | 3                                                           | 45    | 67    | 59    | 24    | 8     | -     | 3     | 8   | 43  | 19                                     | 217 |
| 7/5/78   | 16                                         | 0,286                                    | -                                                           | 14    | 32    | 18    | 11    | -     | -     | -     | 7   | 18  | 7                                      | 82  |
| 31/7/78  | 84                                         | 1,5                                      | -                                                           | 2     | 9     | 11    | 9     | 8     | 3     | 1     | 4   | 24  | 15                                     | 47  |
| 16/10/78 | 284                                        | 5,07                                     | -                                                           | 1     | 2     | 5     | 9     | 12    | 6     | 2     | 3   | 31  | 22                                     | 39  |
| 13/11/78 | 21                                         | 0,375                                    | -                                                           | -     | 3     | 3     | 3     | -     | 5     | -     | 5   | 13  | 11                                     | 19  |
| 27/3/79  | 21                                         | 0,375                                    | -                                                           | -     | -     | 3     | 5     | 5     | 5     | -     | 3   | 19  | 16                                     | 21  |

tabel 3-3. Aantallen strandgapers door ons gemonsterd in het NO-kwadrant.

fig.3-4. Strandgapers in het NO-luwadrant - frequentie verdeling van de grootte klassen in de loop der tijden. (zie voor de getallen tabel 3-3.)





Volgens Green (1968) bereiken jonge strandgapers 30 mm tegen hun eerste winter. Dat zou inhouden dat vooral de broedval die er geweest is in 1977 (en nog een deel van 1976 - de groeisnelheid is zeer variabel - in 1976 was er een spectaculaire broedval-mond. med. K. Essing) voor een groot deel de winter niet doorkomt. En bovendien dat er in 1978 vrijwel geen broedval heeft plaatsgevonden.

Opvallend is ten slotte nog dat het aantal gapers  $\geq 50$  mm inderdaad afneemt zoals Beukema verwachtte, maar het aantal gapers  $\geq 35$  mm toch vrij constant is. Dit is vooral voor ons van belang, daar de kleinste gapers (vrijwel) niet door wulpen gegeten worden en juist die  $\geq 35$  vrij veel (zie verder hier over hoofdstuk 5). De afname van vooral de kleine gapers en ook de groei zijn ook goed te zien in fig. 3-4.

#### Relatie Grootte - Biomassa

Deze relatie is afhankelijk van de tijd van het jaar: de schelp groeit in het voorjaar en de zomer, en in de herfst en winter blijft de schelp-grootte constant, maar neemt het gewicht langzaam af door interen op reservevoorraden. Vergelijken we aug. '78 en okt. '78 (fig. 3-5) dan is duidelijk een afname van het gewicht in oktober te zien.

Swan (1952) geeft ditzelfde verband weer. Beukema (1974) constateert ook deze gewichtsafname in het winter-halfjaar. De zo verkregen ijk-grafieken voor de relatie grootte - biomassa hebben we steeds gebruikt voor het berekenen van de biomassagegevens.

#### Biomassa per m<sup>2</sup>

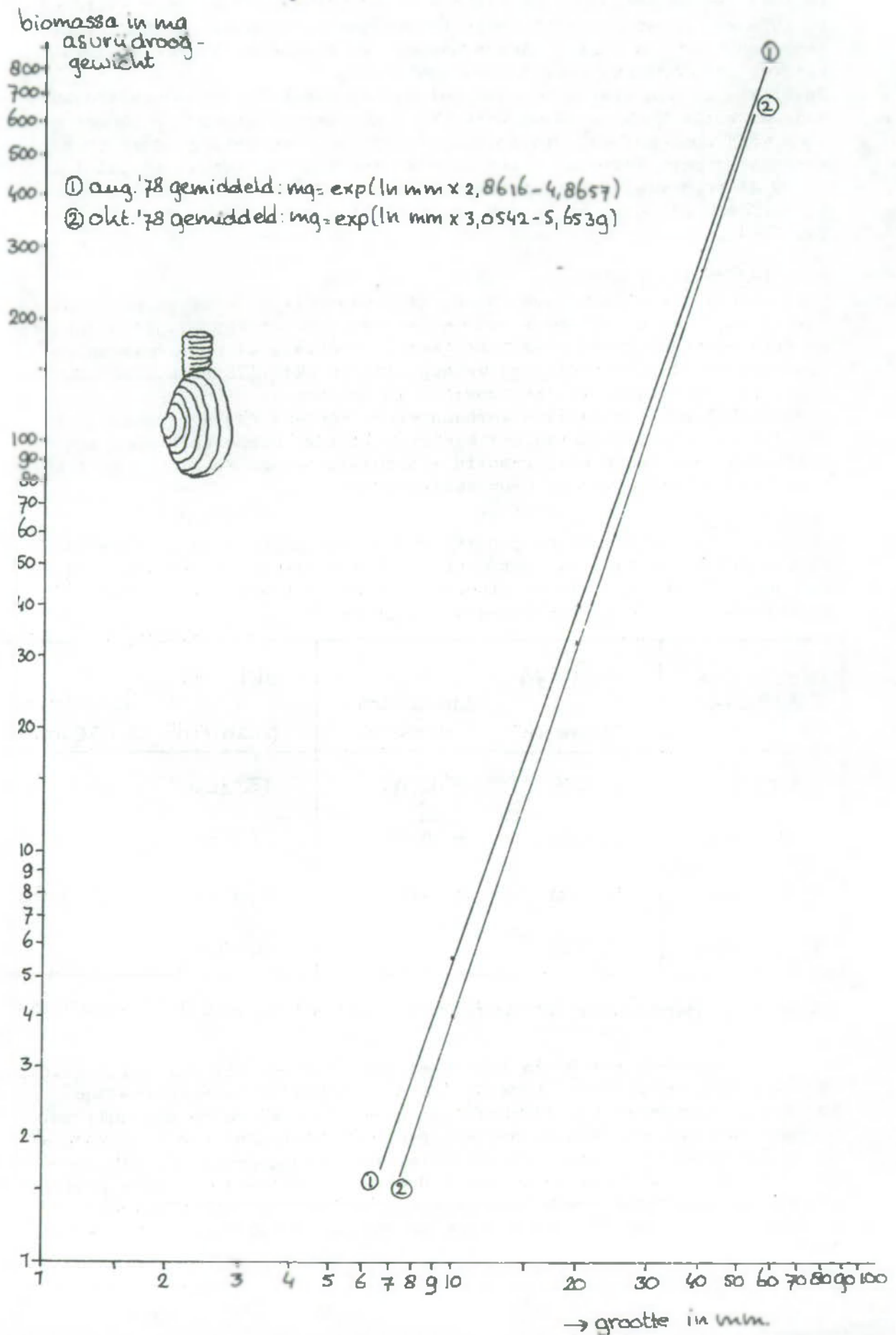
Omdat de relatie tussen de grootte van de strandgaper en de biomassa fluctueert in de loop van het jaar kunnen we alleen met de ijkgrafieken van aug. '78 en okt. '78 de biomassa per m<sup>2</sup> voor aug. '78 en okt. '78 uitrekenen. Dit is in tabel 3-4 weergegeven.

| grootte van<br>de schelp | aug. '78            |                        | okt. '78            |                        |
|--------------------------|---------------------|------------------------|---------------------|------------------------|
|                          | gram/m <sup>2</sup> | standaard-<br>deviatie | gram/m <sup>2</sup> | standaard-<br>deviatie |
| alles                    | 13,426              | $\pm 11,97$            | 13,306              | $\pm 15,876$           |
| $\geq 30$ mm             | 12,001              | $\pm 12,52$            | 12,880              | $\pm 15,959$           |
| $\geq 35$ mm             | 10,448              | $\pm 11,81$            | 11,608              | $\pm 16,084$           |
| $< 30$ mm                | 1,425               |                        | 0,426               |                        |

tabel 3-4. Biomassa strandgaper per m<sup>2</sup> in het NO-kwadrant.

De totale biomassa per m<sup>2</sup> is iets meer dan 13 gram. Dit verschilt weinig voor augustus en oktober. Beukema (1974) beschrijft de seizoensfluctuaties in biomassa: van februari tot juli een toename en van juli tot februari een afname. Wij vinden wel een heel kleine afname (13,426 g/m<sup>2</sup> en 13,306 g/m<sup>2</sup> resp.) maar de spreiding is ook erg groot. De afname wordt volgens hem zowel veroorzaakt door aantalsafname als door gewichtsafname van individuele schelpen (consumptie van reserve materiaal). In tabel 3-3 en fig. 3-5 is te zien dat beide factoren bij ons ook meespelen.

fig. 3-5 Relatie grootte - biomassa voor Strandgaper in  
aug. '78 en okt. '78



De gemiddelde biomassa van 13 gram per  $m^2$  in het NO-kwadrant is aanzienlijk meer dan Beukema (1976) geeft als gemiddelde voor de hele Nederlandse Waddenzee: 4,6 gram/ $m^2$ . Echter het is veel minder dan het jaar daarvoor (1977) als gemiddelde voor het stuk wad tussen Moddergat en Schoor werd gevonden nl. 33 gram per  $m^2$ . De strandgaperbiomassa zal ook in onze NO-kwadrant in '77 hoger zijn geweest omdat, zoals in tabel 3-3 te zien is, het aantal grote strandgapers is afgenomen.

In tabel 3-5 is duidelijk te zien welk aandeel de grote en de kleine gapers in de biomassa hebben; in aug. '78 is de helft van het aantal gapers kleiner dan 30 mm, maar dit is slechts 10% van de biomassa. In oktober wordt vrijwel de gehele biomassa bepaald door schelpen groter dan 30 mm (96,8 %).

| grootte van de schelp | aug. '78   |          | okt. '78   |          |
|-----------------------|------------|----------|------------|----------|
|                       | % biomassa | % aantal | % biomassa | % aantal |
| alles                 | 100%       | 100%     | 100%       | 100%     |
| ≥ 30 mm               | 89,4%      | 51%      | 96,8%      | 79%      |
| ≥ 35 mm               | 77,8%      | 31,9%    | 87,2%      | 56%      |
| < 30 mm               | 10,6%      | 49%      | 3,2%       | 21%      |

tabel 3-5. Het aandeel van de grote en de kleine strandgapers in de totale biomassa van de gapers.

#### Prooiverspreiding - waar zitten zoal die strandgapers?

##### Diepte

Bij ons zaten de gapers tussen 2-25 cm diep. De grootste zitten diep, de kleinere ondiep, zie fig. 3-6. Bij de grotere schelpen is een grotere spreiding in de diepte, d.w.z. de grote zitten ook wel eens ondiep! Green (1968) noemt als maximale diepte 2 voet (+ 60 cm). We hebben dit in ons gebied nooit aangetroffen. Misschien is de oorzaak hiervan de laag schelpengruis die vrijwel overal aanwezig was op een diepte van 30-40 cm. Grote strandgapers zijn aan het oppervlak makkelijk te herkennen (aan 't grote gat waar de sifho het oppervlak bereikt). Als we rondom zo'n groot gat een monster staken werd altijd binnen 30 cm diep een grote gaper gevonden. Het is ons geheel onbekend of elke gaper gedurende het gehele tijd zijn sifho aan de wad-oppervlakte heeft. Dit is wel van belang bij de vindbaarheid voor de predator (zie hiervoor ook hoofdstuk 5).

Daar de gapers niet in staat zijn omhoog of omlaag te migreren, zal de spreiding bij de grotere (en dus oudere) schelpen, voornamelijk veroorzaakt worden door aan- en afslibbing van het wad waar ze zich in bevinden.

fig 3-6. Strand gaper

relatie grootte - diepte

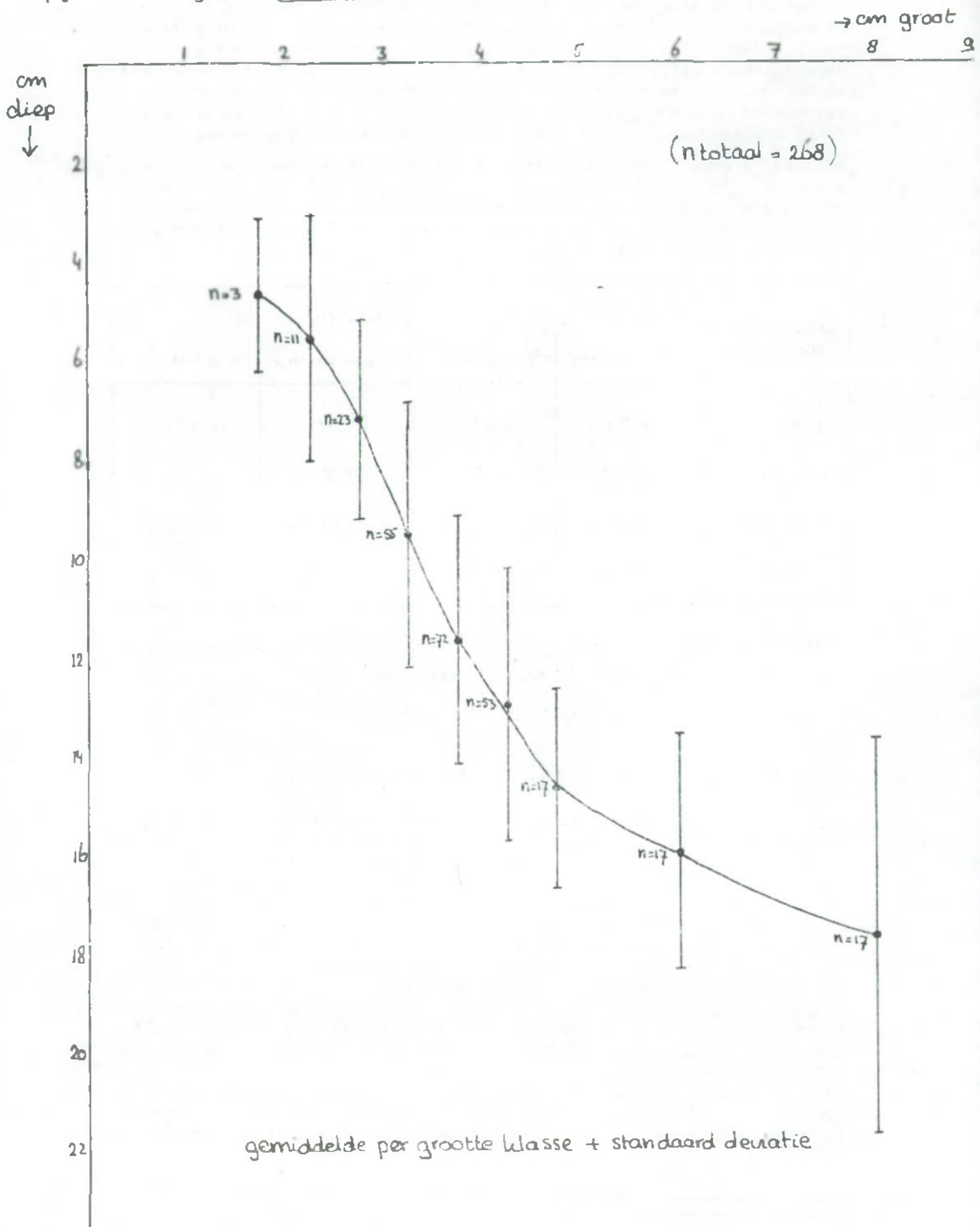
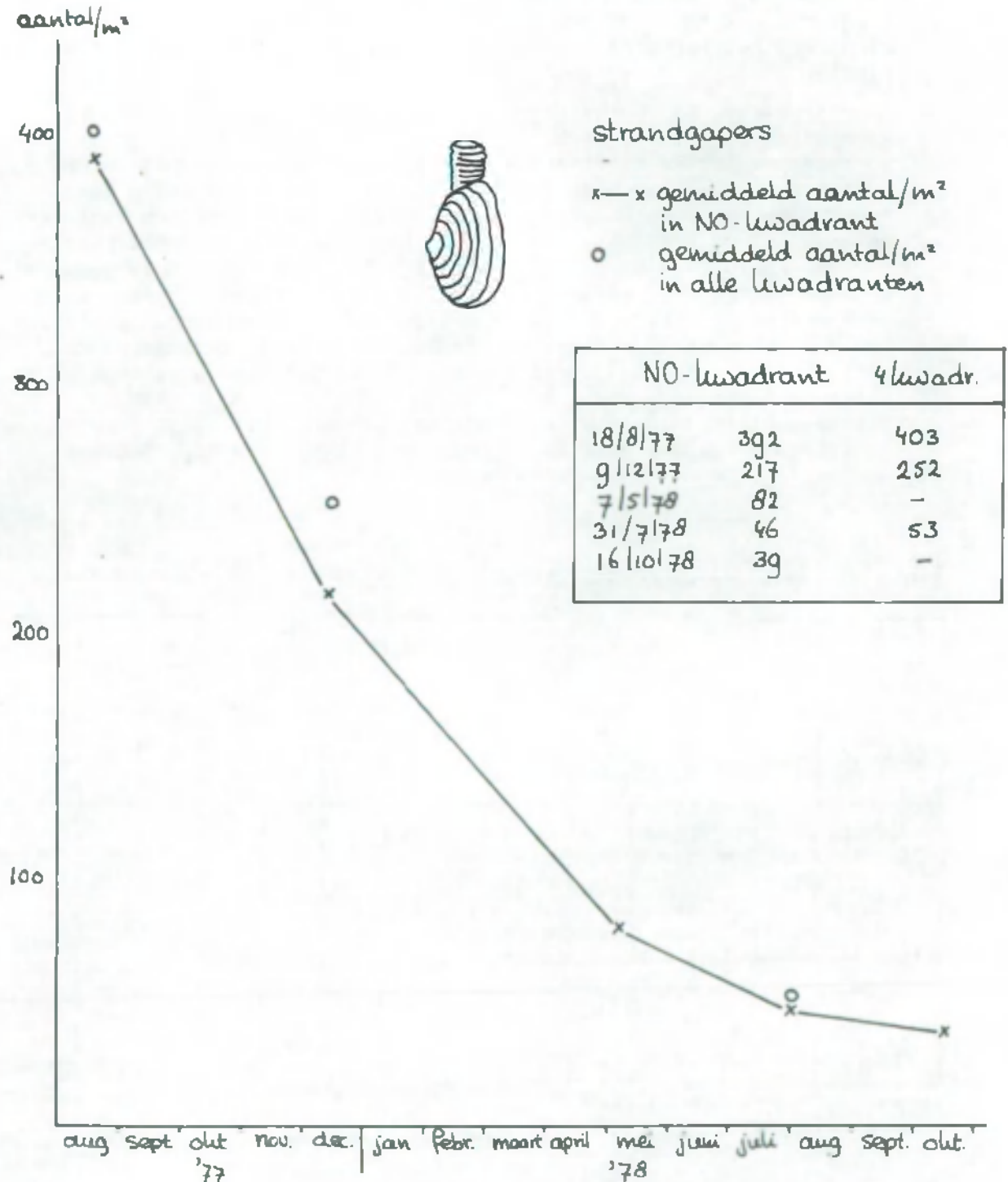




fig 3-7.

Strandgaperdichtheid in het NO-luwadrant vergeleken met de  
dichtheid in alle luwadranten.



Plaats - zijn er goede en slechte plekken?

Bekijken we het NO-kwadrant t.o.v. de omgeving, dan blijkt het (wat aantal betreft) iets onder 't gemiddelde van vak 5 en 6 te liggen (zie kaartje fig. 1-5). De aantalsafname in de loop der tijden blijkt vrijwel gelijk te verlopen in het hele gebied en in het NO-kwadrant, zie fig. 3-7. Het NO-kwadrant is rijk ten opzichte van de zandbank (veel zandiger!) waar we vrijwel geen gaper aantreffen. Kuhl (1954) vindt patches van 300-1000 meter in doorsnee, d.w.z. dat onze NO-kwadrant in z'n geheel een patch zou kunnen zijn. Gaucher ( ) vindt ook gegroepede gapers, maar binnen de groep een random-verspreiding.

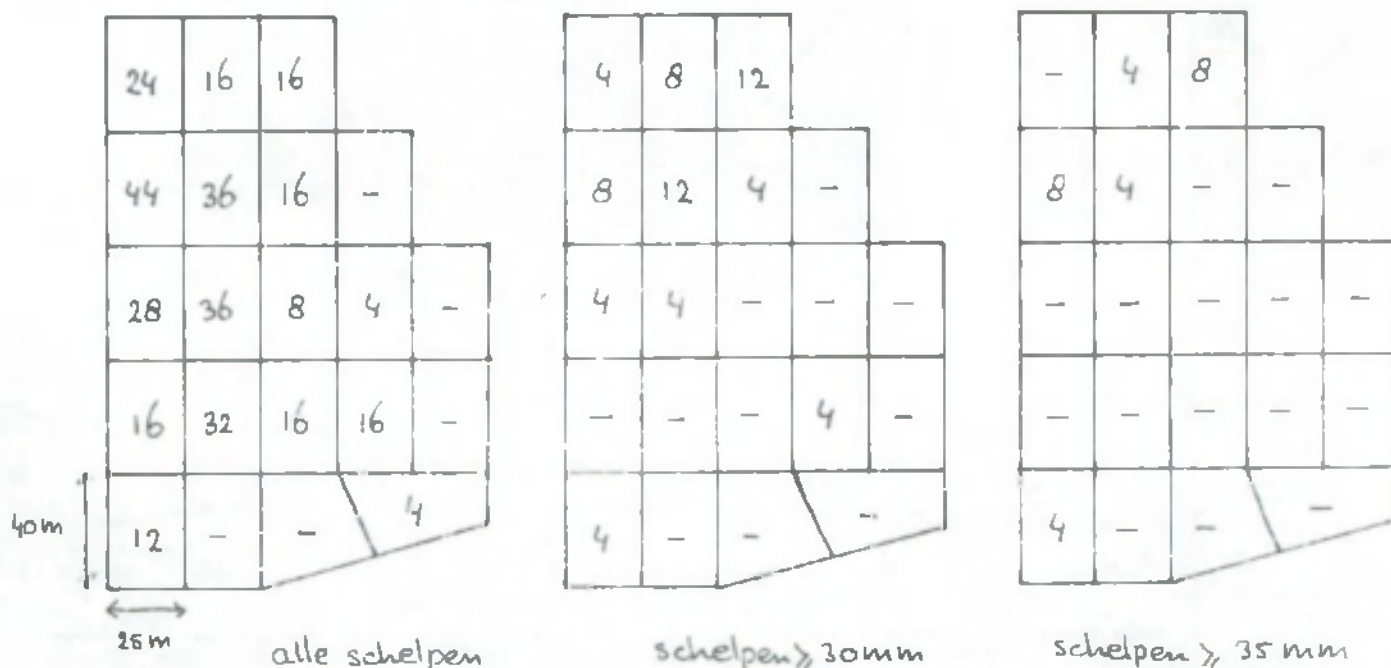
Zijn er binnen het NO-kwadrant goede en slechte plekken?

Monstering per 1000 m<sup>2</sup> vak

In december '77 is er in ieder 1000 m<sup>2</sup> vak 1/56 m<sup>2</sup> gemonsterd. De resultaten zijn weergegeven in fig. 3-8. Of deze verspreiding verschilt van random is op de volgende manier bekeken: onze getallen zijn vergeleken met de Poisson-verdeling die berekend is voor een populatie met een gemiddelde dichtheid die gelijk is aan die van onze populatie. De mate waarin onze verdeling afweek van de Poisson-verdeling is getest met een X<sup>2</sup>-toets. Dit is dezelfde methode die Hughes (1970) gebruikte om de verspreiding van *Scrobicularia plana* te onderzoeken. De verdeling van alle gapers in dec. '77 blijkt zeer duidelijk af te wijken van random.

Het NW-deel is duidelijk beter dan het ZO-deel. Dit blijkt ook wanneer je alleen de gapers  $\geq 30$  mm en  $\geq 35$  mm bekijkt (zie fig. 3-8).

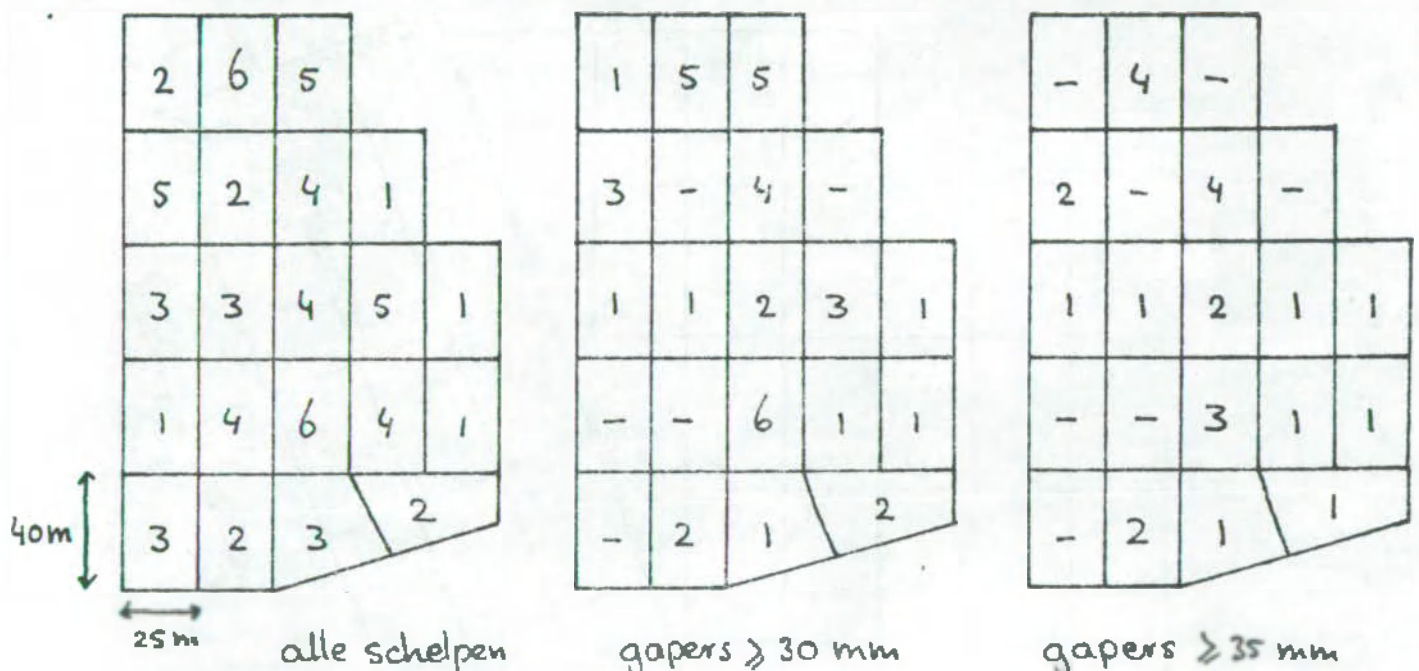
fig. 3-8 Gapermonstering december '77 in het NO-kwadrant



De aantallen betreffen steeds 1/14 m<sup>2</sup>; er is steeds 1 priël (1/56 m<sup>2</sup>) per 1000 m<sup>2</sup> vak genomen (zie ook fig. 1-5 en 3-10 voor de situatie schets)

In augustus '78 is er in ieder 1000 m<sup>2</sup> vak 1/14 m<sup>2</sup> gemonsterd. De resultaten hiervan zijn weergegeven in fig. 3-9. De aantallen zijn nu veel lager. Maar wanneer de verdeling van alle gapers (groot en klein, diep en ondiep) samen vergeleken wordt met de Poissonverdeling met dat zelfde gemiddelde, dan blijkt na toetsing met  $\chi^2$  deze verdeling niet af te wijken van random. Het NW-deel is niet meer zo goed t.o.v. het ZO-deel. Voor ons zijn echter vooral de gapers  $\geq 30$  mm en/of  $\geq 35$  mm van belang daar de kleinere nauwelijks door de wulpen gegeten worden. Wanneer we alleen deze schelpen bekijken, dan blijkt de verdeling hiervan ook niet af te wijken van random. Hier kunnen we dus niet spreken van goede en slechte plekken.

Fig. 3-g Gapermonsterij in augustus '78 in het NO-kwadraant



De getallen betreffen steeds 1/14 m<sup>2</sup>; er zijn steeds 4 prikken (4 x 1/56 m<sup>2</sup>) per 1000 m<sup>2</sup> vak genomen.

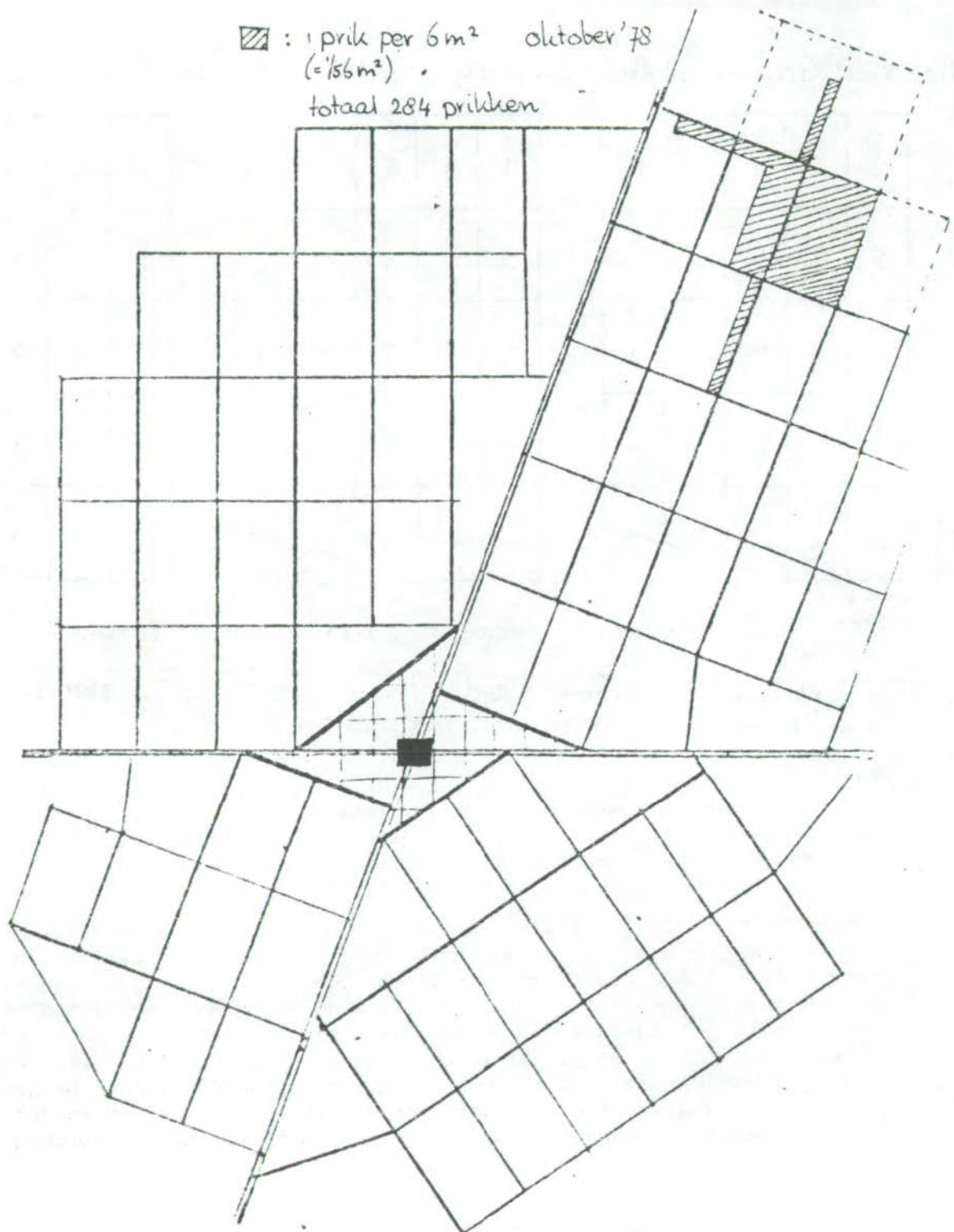
Omdat de aantallen per vakje in aug. '78 vrij klein zijn, moet hier rekening gehouden worden met een wat toevallig beeld door monsterfouten. Daarnaast zou het verschil in verspreidingspatroon met dec. '77 veroorzaakt kunnen worden door enerzijds groei van kleintjes en sterfte van grote (dit laatste b.v. door selectieve predatie).

Munch-Petersen (1973) vindt in Roskilde-Fiord een gegroepeerde verdeling van *Mya* binnen een gebied van 5000 m<sup>2</sup>: ("clearly aggregated"!); maar zijn steekbus heeft een oppervlakte van 1/8 m<sup>2</sup> (0,125 m<sup>2</sup>) en die van ons daarentegen van 1/56 m<sup>2</sup> (0,0179 m<sup>2</sup>). Hij bemonstert 1,875 m<sup>2</sup> van de 5000 m<sup>2</sup>, wij in augustus slechts 0,357 m<sup>2</sup> (1/5 van zijn oppervlak) in 21.000 m<sup>2</sup>. Het lijkt interessant om te weten of wij met een grotere steekbus niet ook een duidelijker beeld zouden kunnen krijgen over de verspreiding van de gapers, op de schaal van 1000 m<sup>2</sup> vakjes, en bovendien op de schaal van 24 m<sup>2</sup> vakjes, dat hieronder besproken wordt.

Monstering op kleine schaal: per 24 m<sup>2</sup> vak

In oktober '78 zijn er binnen het NO-kwadrant 70 vakjes van 4 x 6 m<sup>2</sup> bemonsterd om het verspreidingspatroon van de strandgaper nader te bestuderen, zie fig. 3-10.

fig3-10. Het gebied rond de hut. In het NO-kwadrant is aangegeven waar in 24 m<sup>2</sup> vakjes is gemonsterd.





In ieder  $24 \text{ m}^2$  zijn 4 prikken ( $1/14 \text{ m}^2$ ) bemonsterd. Het resultaat van deze arbeid is te zien in fig. 3-11, 12, 13.

Wanneer de verdeling van alle gapers samen aan de Poissonverdeling getoetst wordt blijkt dit niet af te wijken van random. Om achter de schaal te komen waarop de gapers eventueel geklonterd zitten zijn achtereenvolgens 1, 4, 9, 16 en 24 prikken samen genomen, echter op geen van deze niveau's wordt een afwijking van random aangetroffen. Bekijken we alleen de gapers  $\geq 35 \text{ mm}$  dan vinden we bij 1, 4, 9 en 16 prikken ook geen afwijking van random.

De resultaten van vergelijking met de Poisson-verdeling en toetsing met  $X^2$  zijn weergegeven in tabel 3-6. De verdeling wijkt significant af van random als de berekende waarde van  $X^2$  groter is dan de gegeven waarde voor  $X^2$  bij een bepaald aantal vrijheidsgraden (vlg) en 5% overschrijdingskans.

TABEL 3-6 toetsing van de verdeling van de aantallen gapers

| datum                     | categorie gapers          | berekende $X^2$ | aantal klassen | aantal vlg. | waarde voor $X^2$ bij 5% overschrijdingskans |
|---------------------------|---------------------------|-----------------|----------------|-------------|----------------------------------------------|
| dec. '77                  | alle gapers               | 11,37 s!        | 3              | 1           | 3,84                                         |
|                           | $\geq 30 \text{ mm}$      | 0,40            | 3              | 1           | 3,84                                         |
|                           | $\geq 35 \text{ mm}$      | 0,35            | 2              | 0           | —                                            |
| aug. '78                  | alle gapers               | 0,056           | 3              | 1           | 3,84                                         |
|                           | $\geq 30 \text{ mm}$      | 1,37            | 3              | 1           | 3,84                                         |
|                           | $\geq 35 \text{ mm}$      | 0,25            | 3              | 1           | 3,84                                         |
| kleine valies<br>okt. '78 | 1 prikk<br>alle gapers    | 0,833           | 4              | 2           | 5,99                                         |
|                           | $\geq 35 \text{ mm}$      | 0,118           | 3              | 1           | 3,84                                         |
|                           | 4 prikken<br>alle gapers  | 4,80            | 5              | 3           | 7,81                                         |
|                           | $\geq 30 \text{ mm}$      | 6,82            | 5              | 4           | 9,49                                         |
|                           | $\geq 35 \text{ mm}$      | 5,48            | 5              | 3           | 7,81                                         |
|                           | 9 prikken<br>alle gapers  | 0,529           | 4              | 2           | 5,99                                         |
|                           | $\geq 35 \text{ mm}$      | 1,129           | 3              | 1           | 3,84                                         |
|                           | 16 prikken<br>alle gapers | 0,019           | 2              | 0           | —                                            |
|                           |                           |                 |                |             |                                              |
|                           |                           |                 |                |             |                                              |

Aantallen per prik, oktober monstening '78

71 vakjes, 4 prikken per vakje: 284 prikken

Fig. 3-11

Strandgapers

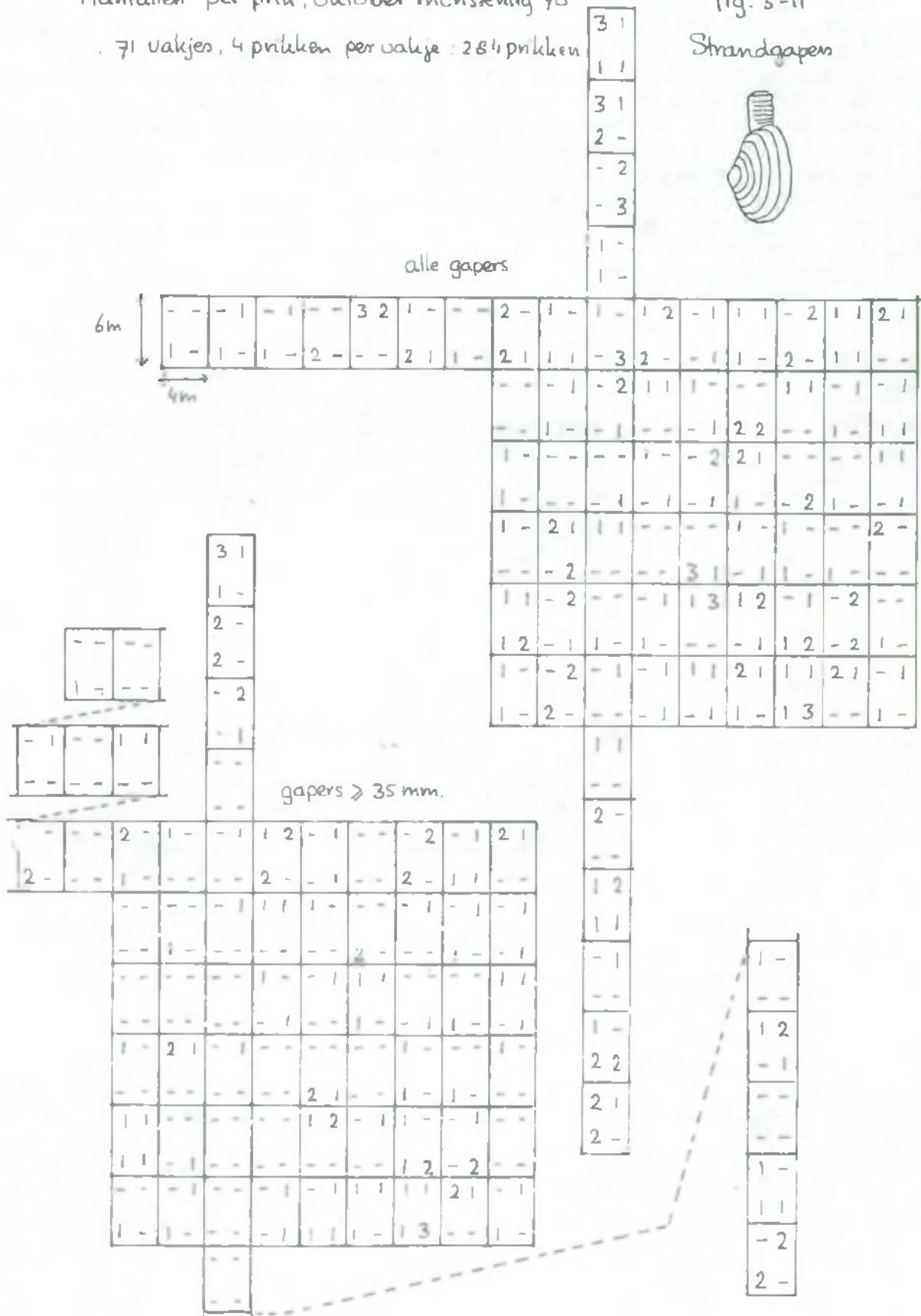




fig. 3-13. Strandgaper monsterij in okt. '78 op kleine schaal

|   |   |   |    |    |   |
|---|---|---|----|----|---|
| 7 | 8 | 8 | 5  | 8  | 7 |
| 3 | 2 | 2 | 12 | 4  | 5 |
| 5 | 7 | 5 | 9  | 4  | 4 |
| 7 | 5 | 4 | 7  | 11 | 6 |

alle gapen

|   |   |   |   |    |   |
|---|---|---|---|----|---|
| 4 | 2 | 8 | 2 | 6  | 7 |
| 1 | - | 2 | 6 | 3  | 4 |
| 5 | 2 | 3 | 4 | 4  | 2 |
| 4 | 2 | 3 | 5 | 11 | 5 |

gapen  $\geq 35$  mmaantal bij  
9 prikken  
samen

|   |    |    |    |
|---|----|----|----|
| 9 | 11 | 13 | 12 |
| 8 | 9  | 10 | 7  |
| 9 | 11 | 18 | 10 |

alle gapers

|   |    |    |   |
|---|----|----|---|
| 4 | 10 | 7  | 6 |
| 4 | 6  | 6  | 6 |
| 3 | 8  | 14 | 8 |

gapen  $\geq 35$  mmaantal bij  
16 prikken  
samen

|    |    |    |
|----|----|----|
| 17 | 18 | 18 |
| 11 | 15 | 11 |
| 16 | 19 | 20 |

alle gapers

|   |    |    |
|---|----|----|
| 7 | 12 | 15 |
| 5 | 9  | 9  |
| 8 | 12 | 18 |

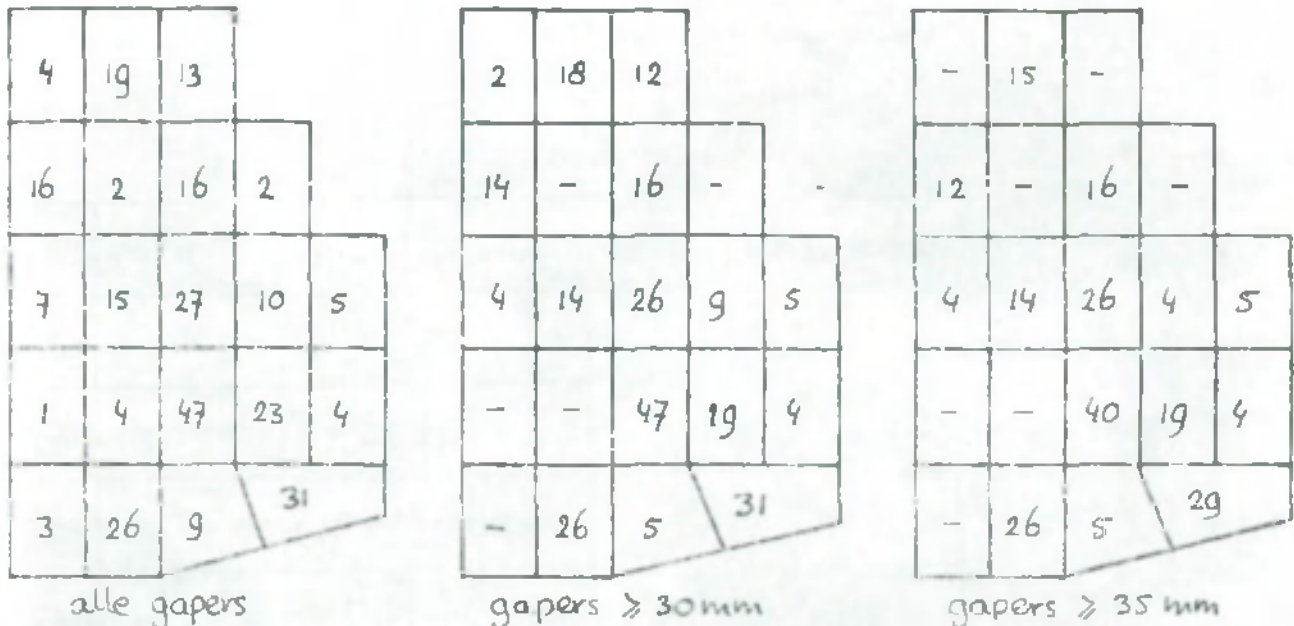
gapers  $\geq 35$  mm.aantal bij  
24 prikken  
samen



Zijn er goede en slechte plekken wat betreft biomassa?

Wanneer we voor de gegevens van aug. '78 per 1000 m<sup>2</sup> vak de biomassa per m<sup>2</sup> per vak uitrekenen, dan krijgen we de getallen die in fig. 3-14 weergegeven zijn. We bekijken weer afzonderlijk alle gapers, gapers  $\geq 30$  mm en gapers  $\geq 35$  mm.

fig. 3-14. De verdeling van de Strandgaper biomassa (gram/m<sup>2</sup>)



Deze verdeling is vergeleken met de negatief-exponentiële verdeling, waarbij ieder stukje grond een even grote kans heeft op een "stukje" biomassa. De biomassa-gegevens zijn in klassen verdeeld,  $x$  is steeds een klassegrens,  $u$  is het geschatte gemiddelde:

$$P(x \leq x) = 1 - e^{-\frac{x}{u}}$$

De verwachte waarden voor de klassen zijn als volgt uitgerekend:

$$P(x \leq x_3) - P(x \leq x_2) = e^{-\frac{x_2}{u}} - e^{-\frac{x_3}{u}}$$

voor klasse  $x_2 - x_3$  etc.

De zo verkregen verwachte waarden zijn vergeleken met de gevonden waarden en getoetst met de  $\chi^2$  toets. Voor alle gapers samen en voor de gapers  $\geq 30$  mm week de verdeling niet af van random. Voor de gapers  $\geq 35$  mm echter wel! Dat wil zeggen dat de grote gapers enigszins gegroepeerd zitten!, ten minste als je naar de biomassa kijkt. Echter daar verdeling van de aantallen gapers niet significant afwijkt van random lijkt dit effect ook veroorzaakt te kunnen zijn, door de enkele hele dikke gapers, waarvan de biomassa uiteraard gegroepeerd is ....

fig 3-15. De verdeling van de Strandgaver biomassa over de kleine (24m<sup>2</sup>) valies in oktober '78

(biomassa:  $\text{mg} / 1/4 \text{ m}^2$ )



alle gaps

|     |     |      |     |      |     |    |      |      |     |      |      |      |      |      |     |
|-----|-----|------|-----|------|-----|----|------|------|-----|------|------|------|------|------|-----|
| 318 | 240 | 1233 | 187 | 2246 | 738 | 28 | 1086 | 536  | 584 | 1229 | 1144 | 256  | 5787 | 1098 | 846 |
|     |     |      |     |      |     |    | -    | 393  | 518 | 933  | 432  | 2653 | 421  | 1787 | 971 |
|     |     |      |     |      |     |    | 212  | -    | 44  | 743  | 443  | 1074 | 351  | 253  | 866 |
|     |     |      |     |      |     |    | 234  | 1726 | 338 | -    | 5496 | 147  | 840  | 216  | 345 |
|     |     |      |     |      |     |    | 1091 | 275  | 114 | X    | 949  | 613  | 5163 | 2104 | 167 |
|     |     |      |     |      |     |    | 485  | 836  | 114 | 468  | 913  | 1830 | 1564 | 2030 | 571 |

გაგრძელება 35-ზე

|      |   |      |
|------|---|------|
| 1151 | - | 1854 |
|------|---|------|

|     |   |
|-----|---|
| 318 | - |
|-----|---|

|      |
|------|
| 1754 |
| 948  |
| 761  |
| -    |

open > 35 min

|      |     |     |              |      |      |      |      |      |     |     |
|------|-----|-----|--------------|------|------|------|------|------|-----|-----|
| 318  | -   | 914 | 318          | 199  | 1229 | 1144 | -    | 5797 | 984 | 846 |
| -    | 342 | 274 | 933          | 318  | 1747 | 295  | 1787 | 947  |     |     |
| -    | -   | -   | 743          | 199  | 997  | 199  | 253  | 866  |     |     |
| 234  | 161 | 199 | -            | 5329 | -    | 840  | 216  | 253  |     |     |
| 1009 | 199 | -   | <del>X</del> | 782  | 199  | 5163 | 2001 | -    |     |     |
| 318  | 517 | -   | 460          | 968  | 1797 | 1553 | 2030 | 571  |     |     |

|      |      |     |              |      |      |      |
|------|------|-----|--------------|------|------|------|
| 234  | 1726 | 338 | -            | 5496 | 147  | 840  |
| 1091 | 275  | 114 | <del>X</del> | 949  | 613  | 5163 |
| 425  | 846  | 114 | 468          | 963  | 1830 | 1564 |

|      |
|------|
| 190  |
| 349  |
| 1814 |
| 139  |
| 908  |
| 972  |

|      |
|------|
| 182  |
| 1711 |
| -    |
| 734  |
| 820  |

TABEL 3-7 toetsing van de verdeling van de biomassa van de gapers.

| grote valken<br>(1000m <sup>2</sup> ) | berekenende<br>$\chi^2$ | aantal<br>klassen | aantal<br>vlg | waarde voor $\chi^2$<br>bij 5% overschrij-<br>dingskans |
|---------------------------------------|-------------------------|-------------------|---------------|---------------------------------------------------------|
| alle gapers                           | 0,233                   | 3                 | 1             | 3,84                                                    |
| gapers $\geq 30$ mm                   | 0,141                   | 3                 | 1             | 3,84                                                    |
| gapers $\geq 35$ mm                   | 4,728 s!                | 3                 | 1             | 3,84                                                    |
| kleine valken<br>(24 m <sup>2</sup> ) |                         |                   |               |                                                         |
| alle gapers                           | 1,128                   | 3                 | 1             | 3,84                                                    |
| gapers $\geq 35$ mm                   | 0,755                   | 3                 | 1             | 3,84                                                    |

Goede en slechte plekken op kleine schaal

De verdeling van de biomassa over de kleine vakjes (24 m<sup>2</sup> vakjes) van de oktober monsterring is ook op deze wijze getoetst. Zowel wanneer alle gapers bekeken worden als, wanneer alleen de gapers bekeken worden, die groter dan 35 mm zijn, blijkt er geen afwijking van random te constateren.

Tot slot willen wij nog een vondst in de literatuur vermelden.

Voor de Noordkromp (*Arctica islandica* L.) werd door Taylor (1976) gevonden dat deze soort met korte siphon's, zich van tijd tot tijd dieper dan normaal ingraaft en dan anaeroob leeft. Dit kan vastgesteld worden zowel in het veld, als in het laboratorium. De periodes waarover dit gebeurde varieerden sterk binnen en tussen individuen en bedroegen over het algemeen 1 tot 7 dagen. Er was geen duidelijke ritmiek te ontdekken. Over de reden van dit gedrag tast de onderzoeker volledig in het duister, maar het lijkt hem niet onmogelijk dat vermindering van de kans op predatie belangrijk is.

Van strandgapers is in ieder geval bekend dat ze zeer lang anaeroob kunnen leven (Van Dam .....).

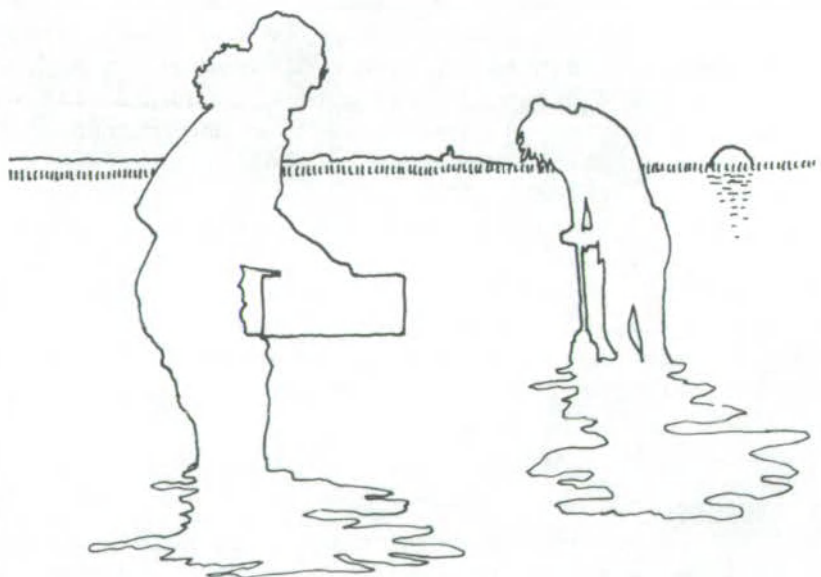
Na 35 dagen is de helft afgestorven. Als nu ook strandgapers van tijd tot tijd hun siphon intrekken, waarna het volgende getij, het spoor zou uitwissen, dan zou dit belangrijke consequenties hebben voor het aantal vindbare gapers per tij.

Samenvatting Strandgaper

Strandgapers leven ingegraven in de wadbodem. Bij volwassen dieren verdwijnt de voet en ze kunnen dan niet meer van plaats veranderen. Ze kunnen meer dan 10 jaar oud worden. De dichtheid van de gapers is in het NO-kwadrant in 14 maanden gedecimeerd (van 400/m<sup>2</sup> tot 40/m<sup>2</sup>) vooral door afname van de kleinere gapers ( $\leq 35$  mm). Met behulp van een ijkgrafiek voor de relatie grootte-biomassa is ook de biomassa per m<sup>2</sup> berekend: gemiddeld  $\pm 13$  gram/m<sup>2</sup>. Er is gekeken of er goede en slechte plekken

waren in het door ons onderzochte deel (21.000 m<sup>2</sup>). In dec. '77 is er inderdaad wat aantallen betreft een goed en een slecht deel te onderscheiden, maar bij de aug. en okt. gegevens van 1978 wijkt de verdeling zowel wat aantal betreft als wat biomassa betreft niet af van random. Dit is voor vakken met verschillende groottes en aantal prikken bekeken en voor alle gapers samen en apart voor gapers  $\geq 30$  mm en  $\geq 35$  mm.

Wel blijkt duidelijk dat kleine gapers ondiep zitten en grote gapers diep.





### 3.3. Strandkrab - *Carcinus Maenas*

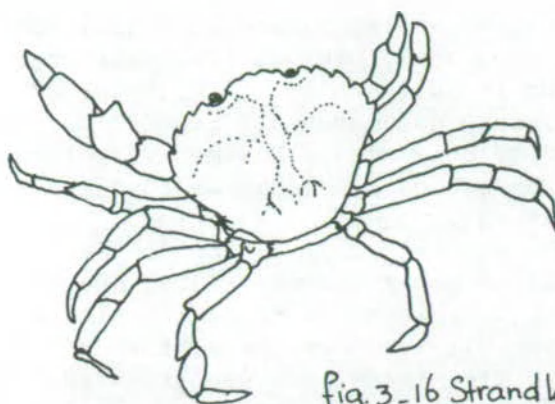


fig. 3-16 Strandkrab

#### Algemeen

Strandkrabben (zie fig. 3-16) leven in de geulen en op de platen: bij laagwater trekken de grote individuen naar de geulen, de kleine individuen blijven op de zandplaten en graven zich daar in (Verwey, 1978). De kleine blijven vooral op de platen om kannibalisme door grotere soortgenoten te mijden (Beukema in 't Waddenboek, 1976). Naylor (1962) zegt dat in de zomer soms ook de grotere achterblijven, verstopt onder stenen o.i.d. Bij hoog water trekken de grote krabben de platen weer op.

In oktober en november gaan steeds meer krabben definitief de geulen in (Klein Breteler, 1976 a.). Het winter-halfjaar verlaten ze de Waddenzee lopend (Verwey, 1978) en keren terug in het voorjaar bij watertemperatuur van  $8^{\circ} - 10^{\circ}\text{C}$  voor grotere krabben ( $\geq 30\text{ mm}$ ), en bij  $17^{\circ}\text{C}$  voor kleinere krabben ( $7 - 13\text{ mm}$ ).

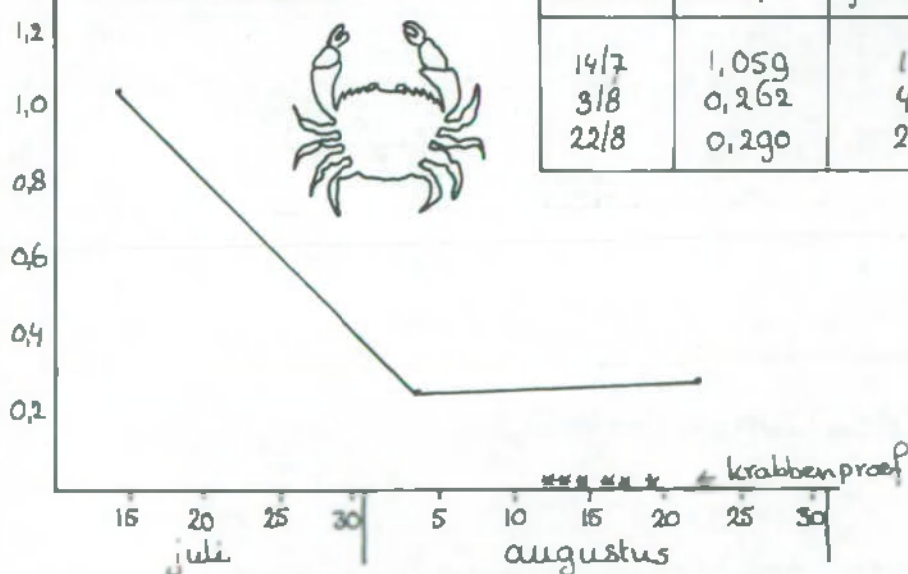
De jonge krabbebroedjes verschijnen op het wad van eind juni tot november (Klein Breteler, 1976 b.).

#### Prooidichtheid - hoeveel krabben zijn er eigenlijk?

In juli en augustus '78 zijn een paar keer de krabben gemonsterd, in het NO-kwadrant. De resultaten zijn weergegeven in fig. 3-17. Er is een

fig. 3.17

gem. aantal krabben/m<sup>2</sup>  
in NO-kwadrant

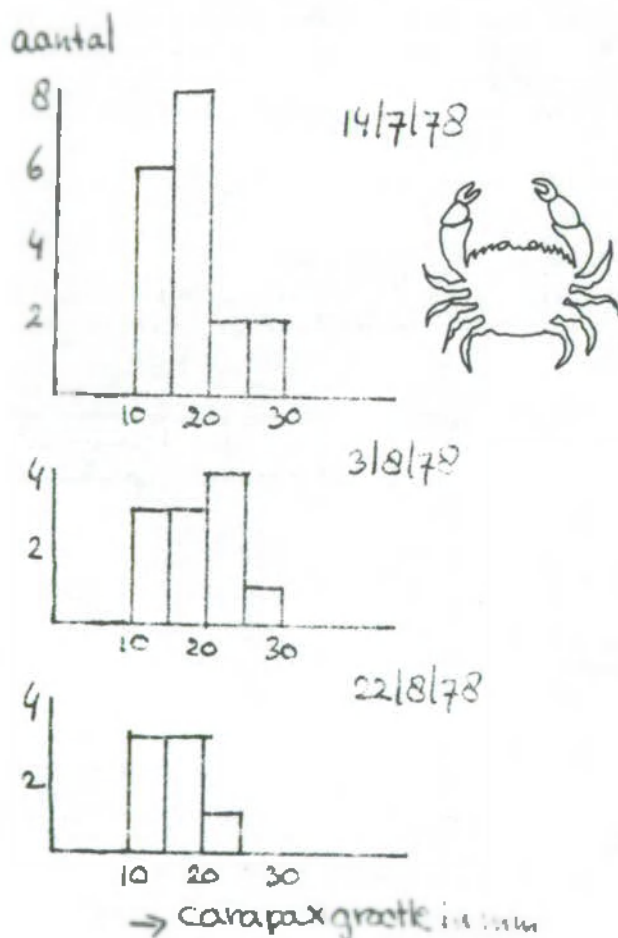


sterke aantalsafname eind juli, begin augustus (het betreft hier krabben  $\geq 1$  cm, over de krabbenbroedjes hebben we te weinig gegevens). Op 14 juli was er  $+ 1$  krab per  $m^2$ . Beukema (1976) geeft voor de Nederlandse Waddenzee een gemiddelde van 3 krabben per  $m^2$  (dit is exclusief de geulen). Daarmee vergeleken is ons gebied maar een matig krabben gebied. In augustus (3 aug.) treffen we nog maar 0,26 krab per  $m^2$  aan.

De grootste door ons op de platen bij laagwater gemonsterde krab is 26 mm groot. Verwey (1978) noemt als maximum-grootte van krabben die bij laagwater op de platen blijven 5 mm. Maar, zegt hij, grotere krabben blijven soms ook achter op terrein waar water blijft staan.

In fig. 3-18 is de grootte-verdeling te zien van de gemonsterde krabben. Helaas berusten onze getallen op slechts weinig gevonden krabben (een zeldzame prooi, dus). In fig. 3-18 staan alleen krabben  $\geq 10$  mm weergegeven.

fig. 3.18. Grootte-verdeling van de gemonsterde krabben  $\geq 1$  cm.



Relatie grootte-biomassa

Deze relatie is, zoals ook bij de strandgaper bleek, variabel, afhankelijk van de tijd van het jaar (als grootte wordt steeds de carapax-breedte genomen). Bij iedere vervelling worden krabben weer een stukje groter. In fig. 3-19 is te zien dat krabben van dezelfde grootte in juli lichter zijn dan in oktober, wrs. door opbouwen van reserves. Deze gegevens zijn verkregen door metingen aan krabben verzameld bij piertjes langs de Lauwersmeerdijk, dus aan onder stenen levende krabben. We zijn er van uitgegaan dat voor deze krabben hetzelfde verband bestaat als voor de krabben bij ons op het open wad.

Naast de relatie van de schildgrootte met de totale biomassa is ook een lijfgrafiek gemaakt voor de relatie schildgrootte en biomassa van lijf apart (fig. 3-20) en de relatie schildgrootte en biomassa van poten en scharen apart (fig. 3-20). Bij kleine krabben (30 mm schildbreedte) zijn de poten en scharen  $+ 1/3$  van de totale biomassa. Bij grote krabben ( $+ 60$  mm schildbreedte) zijn de poten en scharen samen  $+ de helft$  van de totale biomassa (zie ook tabel 3-8).

TABEL 3-8 Relatie grootte schild - biomassa krab

| grootte schild<br>in mm | mg AFDW<br>schild | mg AFDW<br>poten & scharen | % poten<br>& scharen |
|-------------------------|-------------------|----------------------------|----------------------|
| 26                      | 395               | 190                        | 32,5                 |
| 29                      | 421               | 238                        | 36,1                 |
| 30                      | 559               | 298                        | 34,8                 |
| 31                      | 608               | 348                        | 34,3                 |
| 32                      | 729               | 331                        | 31,2                 |
| 33                      | 828               | 409                        | 33,1                 |
| 34                      | 728               | 631                        | 46,4                 |
| 35                      | 858               | 452                        | 34,5                 |
| 36                      | 1064              | 490                        | 31,5                 |
| 37                      | 1376              | 643                        | 31,8                 |
| 38                      | 1104              | 624                        | 36,1                 |
| 39                      | 1181              | 653                        | 35,6                 |
| 41                      | 1714              | 764                        | 30,8                 |
| 42                      | 1568              | 787                        | 33,4                 |
| 43                      | 2131              | 995                        | 31,8                 |
| 44                      | 1934              | 960                        | 33,2                 |
| 45                      | 1802              | 1005                       | 35,8                 |
| 47                      | 2591              | 1188                       | 31,4                 |
| 51                      | 3222              | 2704                       | 45,6                 |
| 53                      | 2951              | 2533                       | 46,2                 |
| 54                      | 3180              | 2702                       | 45,9                 |
| 55                      | 3034              | 2395                       | 44,1                 |
| 57                      | 3451              | 3300                       | 48,9                 |
| 60                      | 3592              | 3196                       | 47,1                 |

fig. 3-19 Relatie grootte-biomassa voor strandkrab voor

① - 27 juli '78

② - begin okt '78

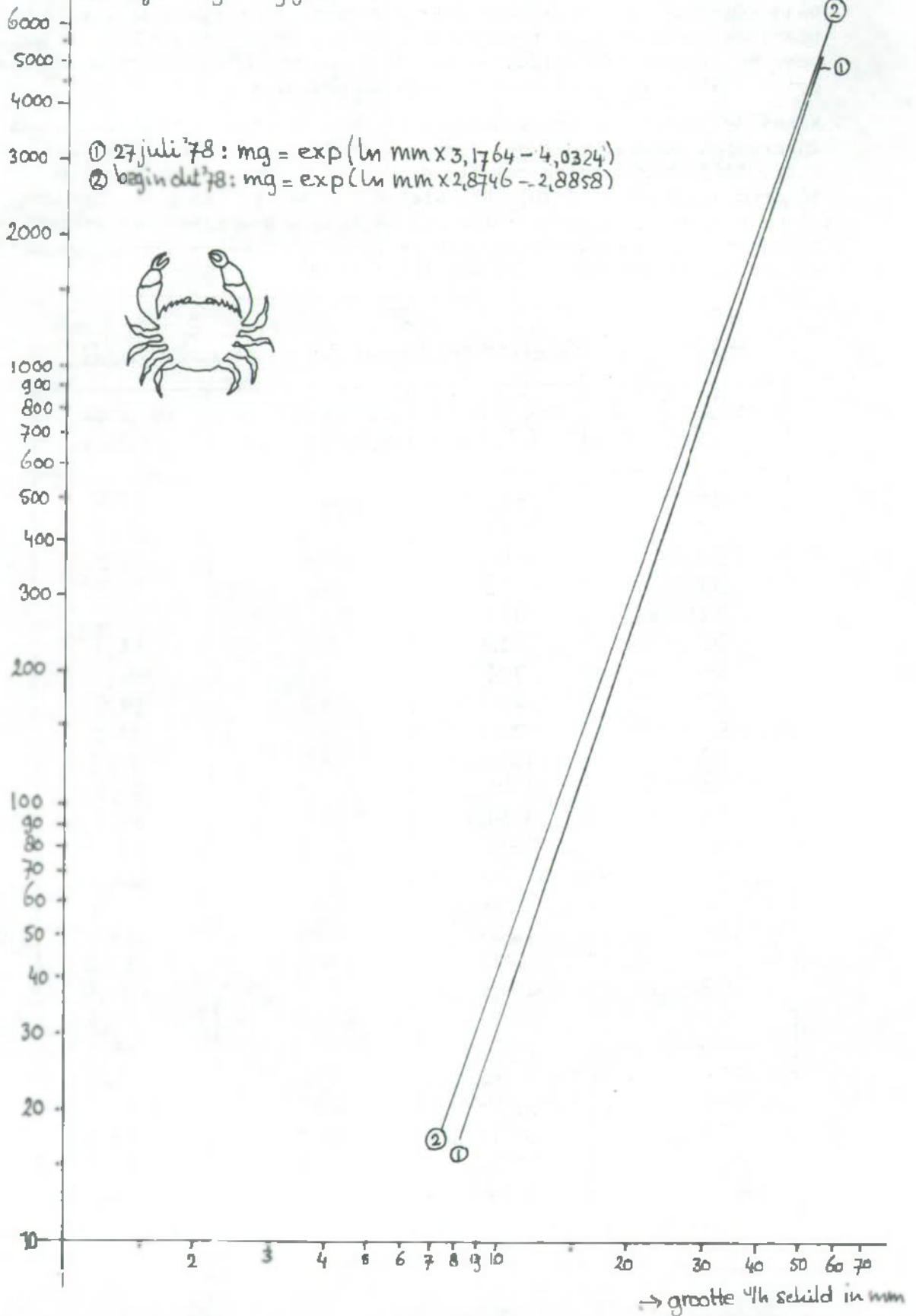
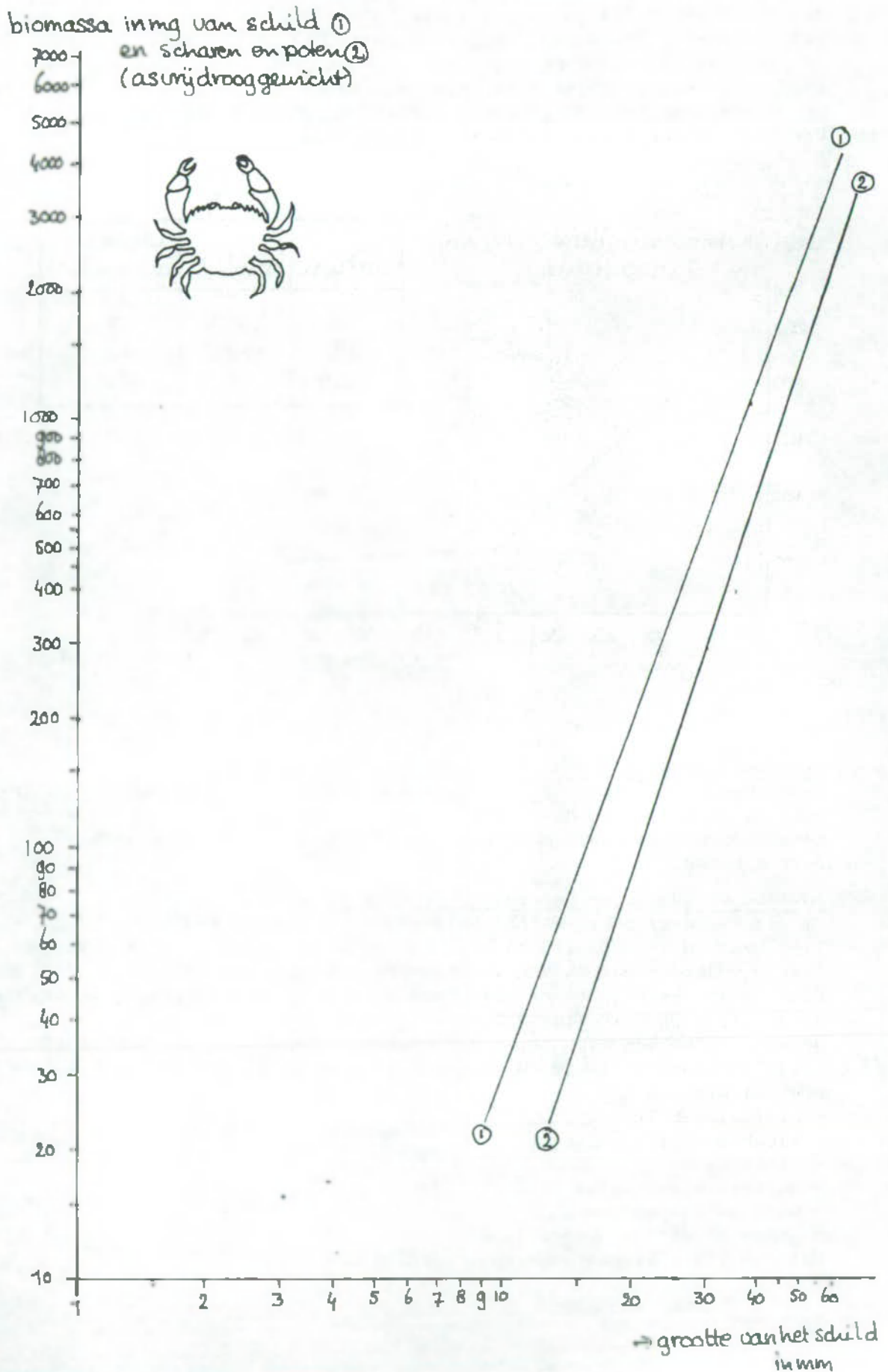
biomassa gehele krab  
in mg asij drooggewicht



fig. 3-20 Relatie grootte-biomassa voor strandkrab,  
apart voor schild en  
poten & scharen

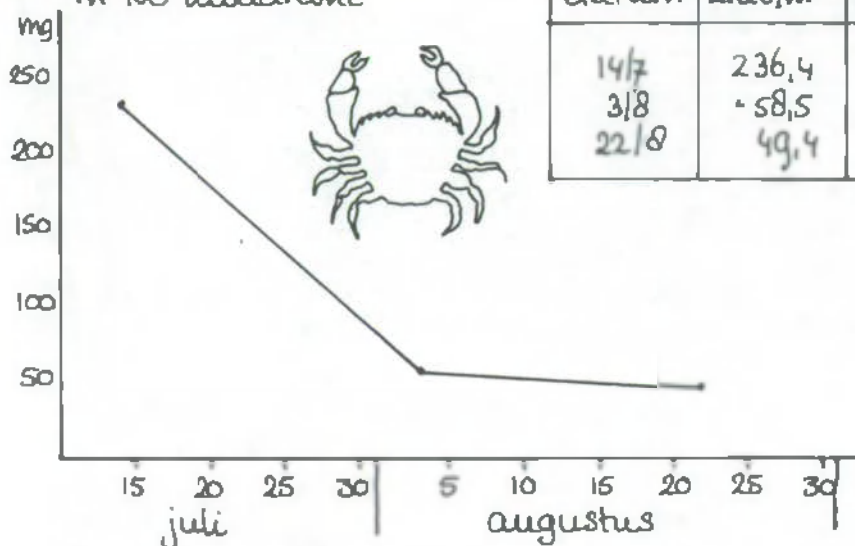


### Biomassa per m<sup>2</sup>

Met behulp van de ijkgrafiek voor 27 juli '78 is de biomassa per m<sup>2</sup> uitgerekend. De resultaten zijn weergegeven in fig. 3-21. Het is + hetzelfde beeld als de aantallen per m<sup>2</sup> gaven, daar de groottespreiding vrij klein is (1-2,6 mm). In juli wordt + 0,2 gram krab/m<sup>2</sup> aangetroffen, hetgeen vrij goed overeenkomt met het door Beukema (1976) gegeven gemiddelde. Het is echter iets lager dan wat vorig jaar in augustus ('77) in de omgeving van Nes gevonden werd (0,4 gram/m<sup>2</sup>). Bij ons daalt de biomassa in augustus '78 zelfs tot 0,05 gram/m<sup>2</sup>.

fig. 3.21

gem. biomassa (mg) krab/m<sup>2</sup> in NO kwadrant



### Prooiverspreiding - waar zit dat handje vol krabben dan?

We hebben alleen op de platen gemonsterd, dus niet de grote krabben in de geulen. De kleine op de platen zitten normaal ingegraven in de wadbodem (+ onzichtbaar), maar bij hogere temperaturen kan hierin verandering komen.

### Invloed van de bodemtemperatuur op de krabben

Om dit te onderzoeken is het volgende experimentje gedaan:

Tien krabben (+ 3 cm groot) zijn in een aquariumbak gezet waarin een laagje wadbodem zat en een thermometer die de bodemtemperatuur meette. Door de zonneschijn (voor het raam) liep de bodemtemperatuur in de bak geleidelijk op (zie fig. 3-22).

De krabben hebben zich (op 1 na) helemaal ingegraven in de wadbodem. (niet zichtbaar). In de nu volgende tijd wordt om de 5 minuten gekeken hoeveel krabben:

- niet zichtbaar
- slechts half ingegraven
- zichtbaar
- duidelijk zichtbaar
- half uit de modder
- helemaal uit de modder/lopen

Het resultaat is weergegeven in fig. 3-23.

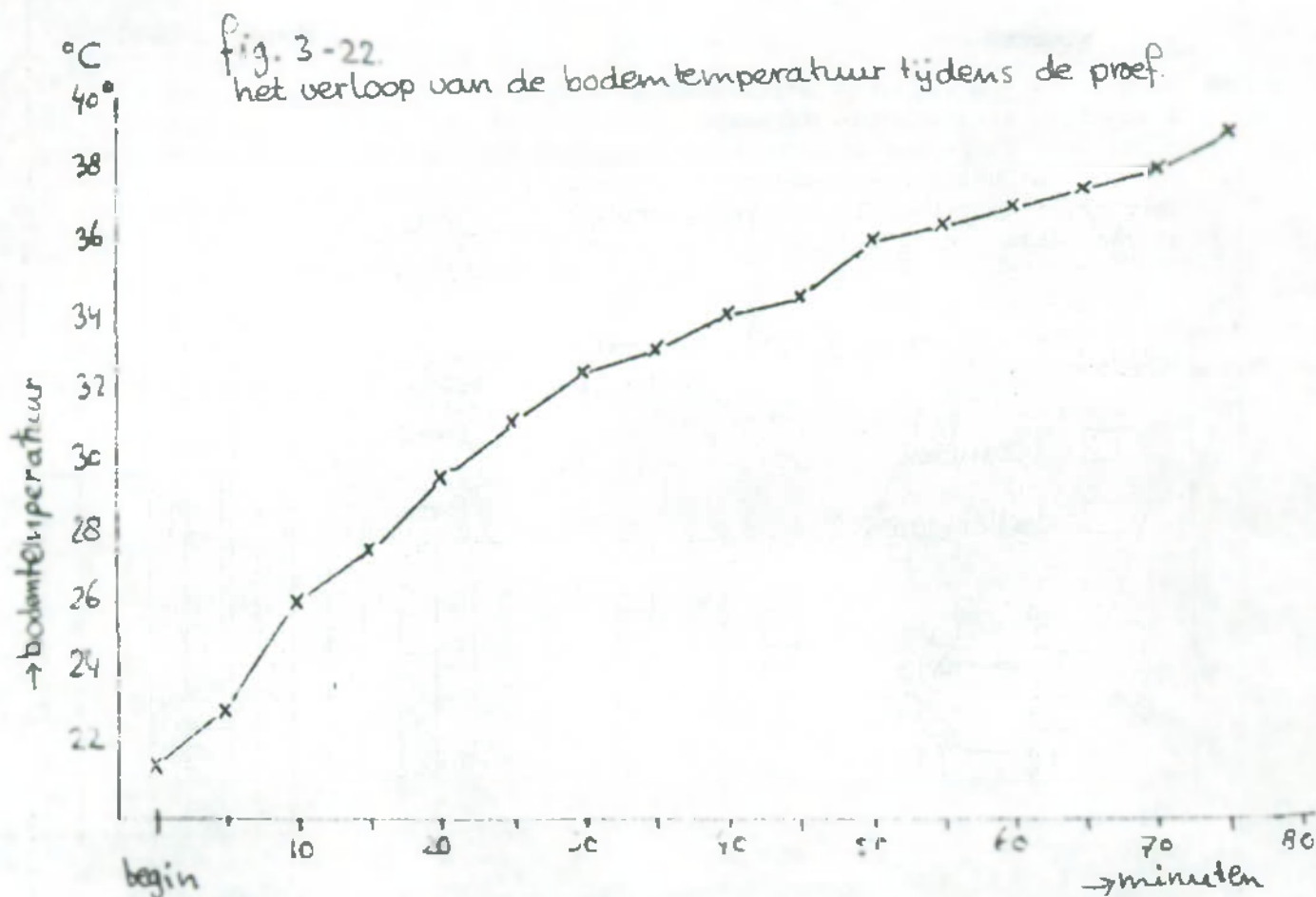
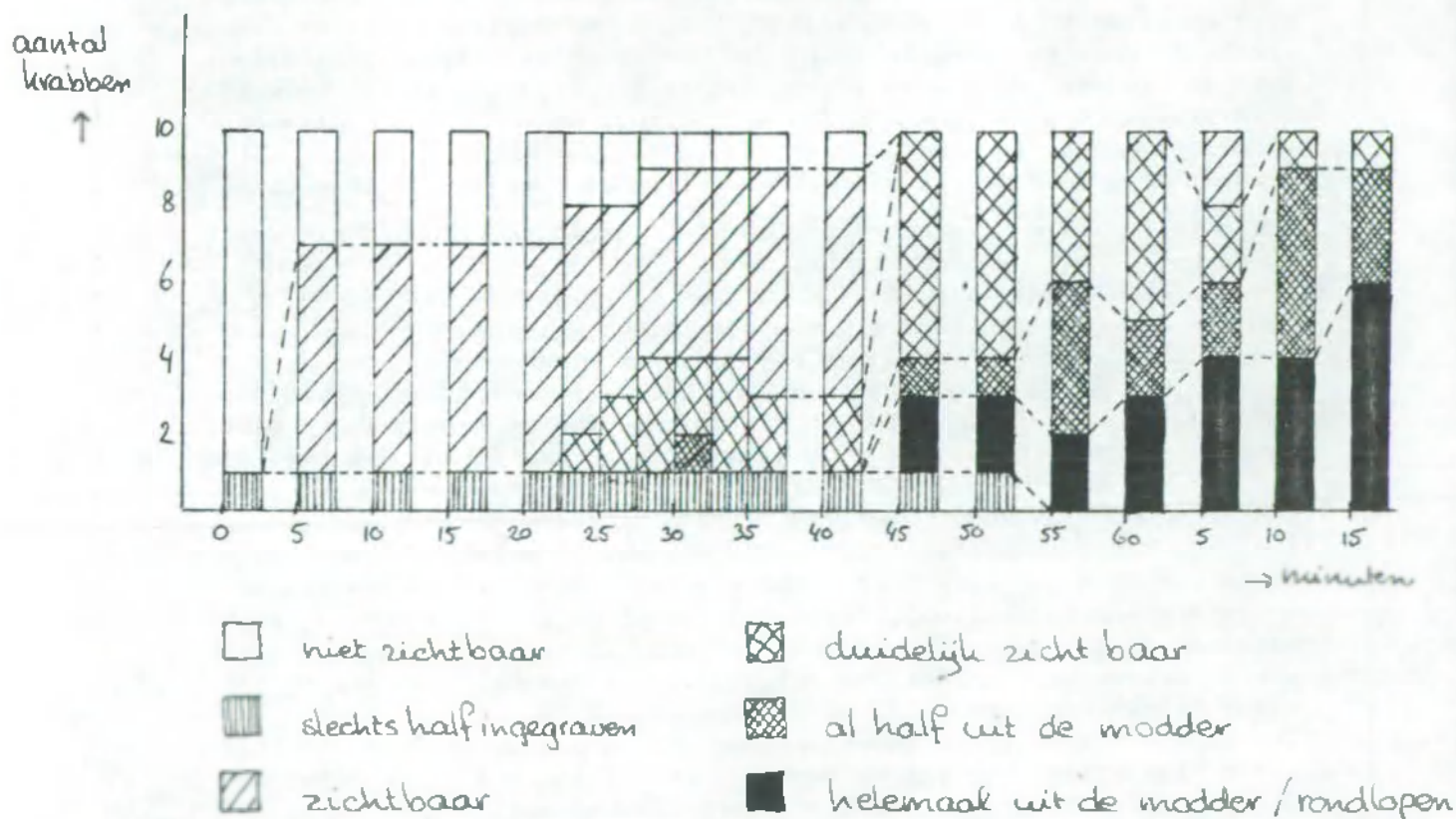
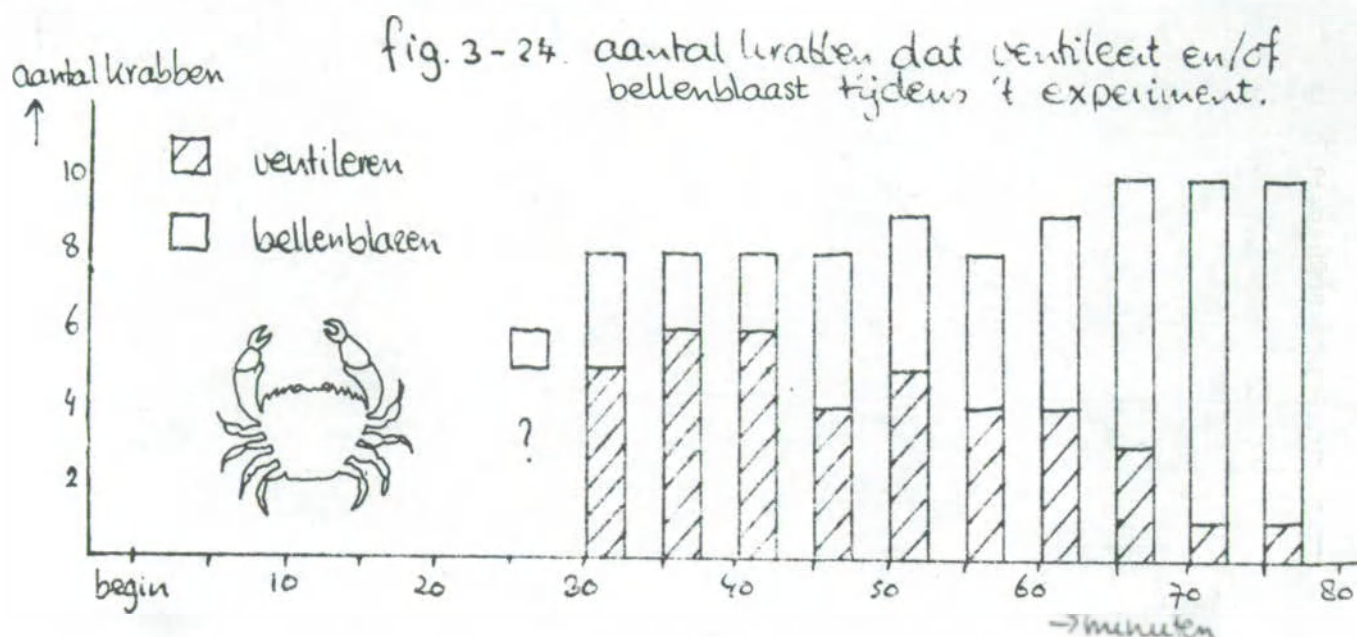


Fig. 3-23 resultaat van de "krabbenproef".



Na verloop van tijd kruipen steeds meer krabben uit de modder, worden duidelijk zichtbaar als de temperatuur oploopt en sommigen gaan zelfs rondlopen. Er is ook gekeken naar de manier van ademen van de krabben tijdens het experiment. Onderscheiden werd wanneer ze duidelijk zichtbaar water door hun kieuwen ventileerden en wanneer ze gingen "bellenblazen" (zie fig. 3-24).



Verwey (1978) noemt dit "bellenblazen" van krabben ook als een aanpassing onder ongunstige omstandigheden om van ademhaling in water over te schakelen op ademhaling in lucht: in ondiep water worden luchtbellens over de kieuwen gezogen in tegenovergestelde richting als de normale waterstroom. Bij stijgende bodem-temperatuur namen we waar dat aanvankelijk steeds meer krabben gingen ventileren, maar dit nam later weer af en gingen de krabben vrijwel allemaal over tot "bellenblazen".

Het eerste half uur is hier onvoldoende naar gekeken, zodat hier geen gegevens van zijn weergegeven.

Bij dit experiment is duidelijk te zien dat bij oplopende bodemtemperatuur de krabben problemen met hun ademhaling krijgen en steeds duidelijker zichtbaar worden (wrs. dus ook voor hun predatoren).

Dit zou kunnen komen door 3 oorzaken: ten eerste neemt de hoeveelheid  $O_2$  in met  $O_2$  verzadigd water af bij toename van de temperatuur, echter voor organismen is de  $O_2$  spanning van belang: het % van verzadiging en dit verandert bij evenwichtstoestand tussen atmosfeer en water niet. Een krab heeft hierdoor niet méér moeite bij hoge dan bij lage temperatuur met z'n ademhaling. (Verwey, 1978). Maar ten tweede neemt het verbruik van  $O_2$  bij hogere temperaturen wel toe door de toename van de stofwisselingsintensiteit, terwijl er absoluut gezien minder  $O_2$  in het water aanwezig is bij hogere temperaturen. Kortom, bij hogere temperaturen kan een krab korter toe met de hoeveelheid  $O_2$ , aanwezig in het water (Klein Breteler, 1975 en Spaargaren, 1977).

Ten slotte zullen al de andere aanwezige bodemorganismen om dezelfde reden bij hogere temperatuur meer  $O_2$  verbruiken, zodat het aanwezige  $O_2$  ook sneller op raakt dan bij lagere temperatuur.



Opgemerkt moet worden dat de hoogte van de temperatuur bij het experiment veel hoger is dan je op het wad kan verwachten (tot  $38^{\circ}\text{C}$ !) en dat de snelle stijging van de temperatuur ook niet erg natuurlijk is. Door deze 2 factoren is het niet helemaal met een natuurlijke situatie te vergelijken.

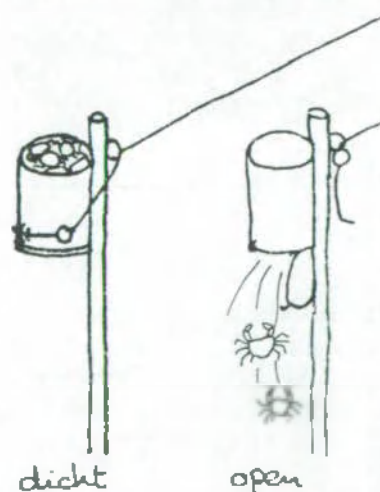
#### Zijn er goede en slechte plekken?

We hebben te weinig krabben gevonden om iets over de verspreiding te kunnen zeggen. Op 3 augustus vonden we gemiddeld  $0,26 \text{ krab/m}^2$ , dus 1 krab op de  $4 \text{ m}^2$ : een zeer zeldzame soort dus. Ook op de zandbank komen krabben voor. Hier hebben we helaas niet gemonsterd, dus dit kan ook niet vergeleken worden met het NO-kwadrant.

#### Proef ter locale verhoging van de prooidichtheid

Om in een van de  $1000 \text{ m}^2$  vakken het aantal krabben te verhogen hebben we tussen 12 en 19 augustus 5x aan het begin van het droogvallen van het wad een aantal krabben vrijgelaten (in totaal 1250) van grootte variërend tussen 1 en  $3,5 \text{ cm}$ . Hiervoor was een bakje gemaakt waarvan de bodem vanuit de observatiehut losgetrokken kon worden (zie fig. 3-25). Het bakje zat aan een paal en onder het bakje was een stuk gaas op het wad gelegd ( $10 \text{ m}^2$ ) zodat de krabben zich niet allemaal op de plek waar ze neerkwamen direct konden ingraven, maar eerst naar de rand van het gaas moesten lopen.

fig. 3.25. Proef ter locale verhoging van de krab-dichtheid



Op 22 augustus vinden we in het vak waar op deze manier in totaal 1250 krabben zijn losgelaten (vak I2) niet meer of minder krabben dan elders. (gemiddeld  $0,29 \text{ krab per m}^2$ ). De invloed van deze proef moet vooral verwacht worden tijdens de zelfde laagwater-periode als waarin de krabben losgelaten zijn, omdat bij het daaropvolgende hoogwater de meeste krabben vrij snel kunnen migreren; slechts weinige blijven op hun plaats (Edwards, 1958).

Ons idee was dat de verplaatsing in de loop van de laagwater-periode vrij gering was, daar de meeste krabben zich direct aan de rand van het gaas ingroeven (met telescoop waar te nemen!).

#### Samenvatting strandkrab

Vooraf de kleinere krabben (1-3 cm) graven zich bij laagwater in op de platen en zijn moeilijk te vinden voor hun predatoren. De dichtheid aan krabben neemt af van juli tot augustus en is laag, vergeleken met het gemiddelde van de Waddenzee. Ook de biomassa (0,2 - 0,05 gram/m<sup>2</sup>) is vrij laag. Over de verspreiding van de strandkrab binnen het NO-kwadrant zijn niet voldoende gegevens. In een aquariumbak blijken strandkrabben bij stijgende bodemtemperatuur moeilijker te gaan ademen en ten slotte uit de wadbodem te voorschijn te komen en rond te gaan lopen, waardoor ze een veel makkelijker te vinden prooi worden. Ten slotte is er een poging gedaan om lokaal de krabdichtheid kunstmatig te verhogen door het loslaten van ruim duizend krabben die elders verzameld waren.

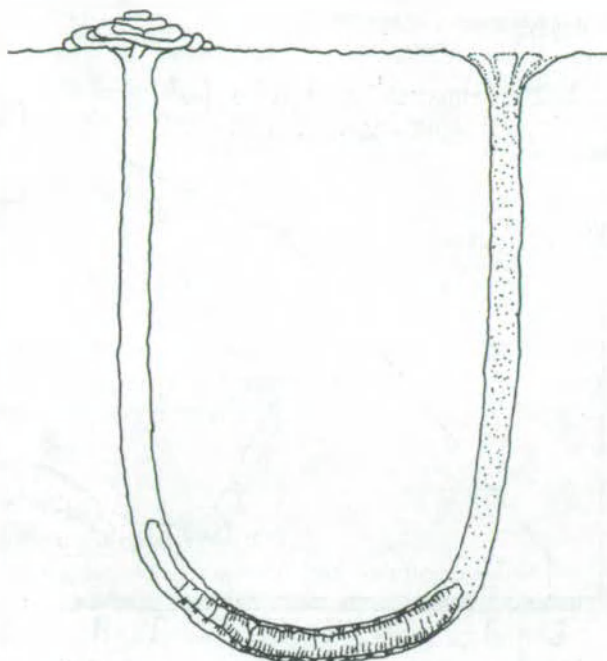
3.4. Wadpier - Arenicola marina

fig. 3.26. De wadpier in de "U-vormige" buis in de wadbodem

Algemeen

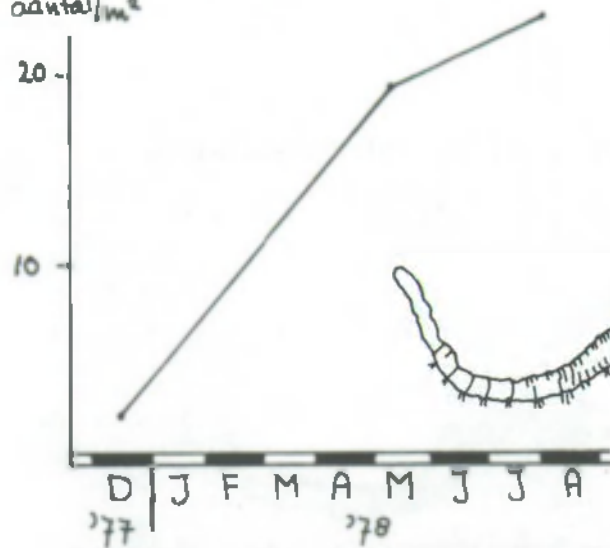
De wadpier leeft op laaggelegen slibarm wad in een U-vormige buis (20-40 cm diep) en is zo onbereikbaar voor predatoren (vogels, schol- len, zie fig. 3-26). Echter zo eens in de drie kwartier komt z'n staart naar het oppervlak om te defaecereren en ontstaat er een pierenhoopje op het wadoppervlak. Vrij snel hierna gaat hij weer terug naar het diepere deel van z'n buis (Green, 1968). Op het moment van defaecereren zijn ze goed bereikbaar voor predatoren.

Oorspronkelijk bestaat de staart van de wadpier uit 60-70 segmenten (Green, 1968), echter vaak is dit aantal bij volwassen beesten lager omdat door predatie (b.v. door jonge schol bij hoogwater) steeds 't laatste stukje opgegeten wordt (3-5 segmenten). Echter de wadpier schijnt hier geheel aan aangepast te zijn, de staart kan snel regenereren (Green, 1968).

Green (1968) noemt een defaecerfrequentie van eens in de 3 kwartier. Echter dit varieert bij verschillende omstandigheden; Evans (1976) zegt dat zowel bij lage bodemtemperatuur als bij winderige dagen de wadpier minder actief wordt. Hierdoor is hij minder beschikbaar voor predatoren, d.w.z. de dichtheid van de beschikbare prooi neemt zo af. Bovendien noemt Evans (1976) dat hoe langer een gebied droog ligt bij laagwater, des te moeilijker het is voor vogels om wadpieren te vangen, omdat er steeds meer hoopjes komen te liggen en hierdoor het vormen van een nieuwe steeds minder goed opvalt.

Er is drie keer de dichtheid van *Arenicola* per  $m^2$  bepaald in het NO-kwadrant. In december 1977 werden er erg weinig wadpieren aangetroffen ( $2/m^2$ ). Dit kan samenhangen met het wegtrekken van de wadpier in de winter, wanneer de watertemperatuur snel afneemt (Werner, 1956). In mei en juli zijn de dichtheden aanzienlijk hoger: 19,25 en 23 per  $m^2$ ,

fig. 3.27 Aantal wadpieren/m<sup>2</sup>  
in NO-kwadrant



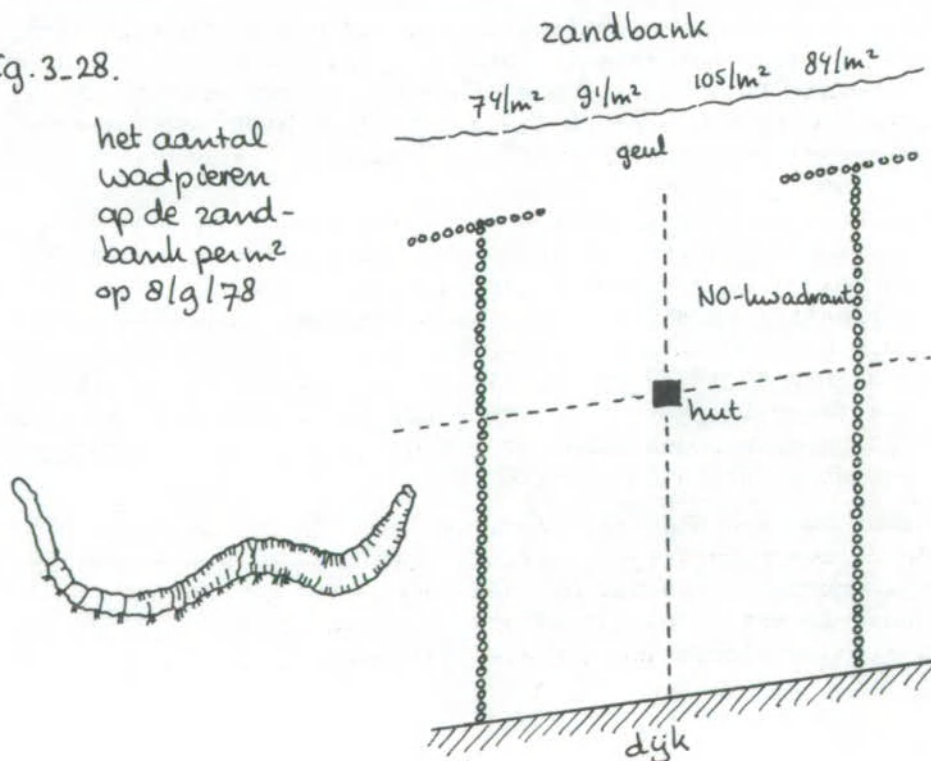
| datum    | aantal/m <sup>2</sup> | aantal m <sup>2</sup> gemonsterd |
|----------|-----------------------|----------------------------------|
| 12/12/77 | 2                     | 0,375                            |
| 5/5/78   | 19,25                 | 0,286                            |
| 31/7/78  | 23                    | 1,5                              |

respectievelijk. Dit is iets hoger dan het jaargemiddelde dat Beukema (1976) voor de Nederlandse Waddenzee geeft (nl. 17/m<sup>2</sup>). Ten opzichte van de andere kwadranten wijkt het NO-kwadrant nauwelijks af; het gemiddelde voor alle kwadranten op 31/7/'78 is 23,24 per m<sup>2</sup>.

#### Wadpieren op de zandbank

Ten noorden van onze "kwadranten" is een gebied wat we de zandbank genoemd hebben (zie fig. 3-28). Omdat hier wulpen wadpieren aten hebben we op 8/9/'78 hier ook gemonsterd.

fig. 3-28.





Hier vonden we een gemiddelde dichtheid van 88,5 per  $m^2$ ! De aanblik van het wad was dan ook niets anders dan pierehoopjes! (op één plaats zelfs 105 per  $m^2$ ).

Dit stijgt dus hoog uit boven het gemiddelde van Beukema (17/ $m^2$ ). Cees Swennen (1960) geeft voor de Waddenzee aantallen van 30-70 per  $m^2$ . Ook daar zitten we boven. Verwey (1978) noemt als maximum dichtheid voor de Waddenzee 100/ $m^2$ . Onze zandbank is dus een wadpierenstekje bij uitstek!

In begin september zitten er dus + 4 keer zoveel wadpieren op de zandbank als begin augustus in het NO-kwadrant.

We hadden de indruk dat de wadpieren in het NO-kwadrant over het algemeen kleiner waren dan die op de zandbank. Dit is in overeenstemming met de gegevens van Beukema (1978): kleine wadpieren vestigen zich in het voorjaar in kustgebieden (< 3 km uit de kust) in hoge dichtheden en bevolken van hieruit door migratie in de winter (dit geldt voor exemplaren, die ten minste 1 zomer in het kustgebied geleefd hebben) de gebieden verder van de kust afgelegen.

Over de wadpierverspreiding binnen het NO-kwadrant is weinig te zeggen vanwege de lage aantallen die gemonsterd zijn (zie fig. 3-29). In dec. '77 waren er nauwelijks wadpieren aanwezig, maar het is bekend (Warner, 1956, Beukema 1974), dat wadpieren in de winter bij zeer lage temperaturen hun U-vormige buis kunnen verlaten en zich door het water mee laten drijven naar plekken met minder lage temperaturen. (meestal iets verder uit de kust, Beukema 1978).

Het lijkt er een beetje op dat in augustus het ZO iets beter is dan het NW-deel.

|   |   |   |   |   |
|---|---|---|---|---|
| - | - | 1 |   |   |
| - | - | - | 1 |   |
| - | - | - | - | - |
| 1 | - | - | - | - |
| - | - | - | - |   |

fig. 3-29

|     |     |     |     |     |
|-----|-----|-----|-----|-----|
| 1   | -   | 3,5 |     |     |
| -   | 1   | 0,5 | 1,5 |     |
| 0,5 | 1   | -   | 2   | 2,5 |
| 0,5 | 4,5 | 3,5 | 4   | 2,5 |
| -   | 1,5 | 2   | 2,5 |     |

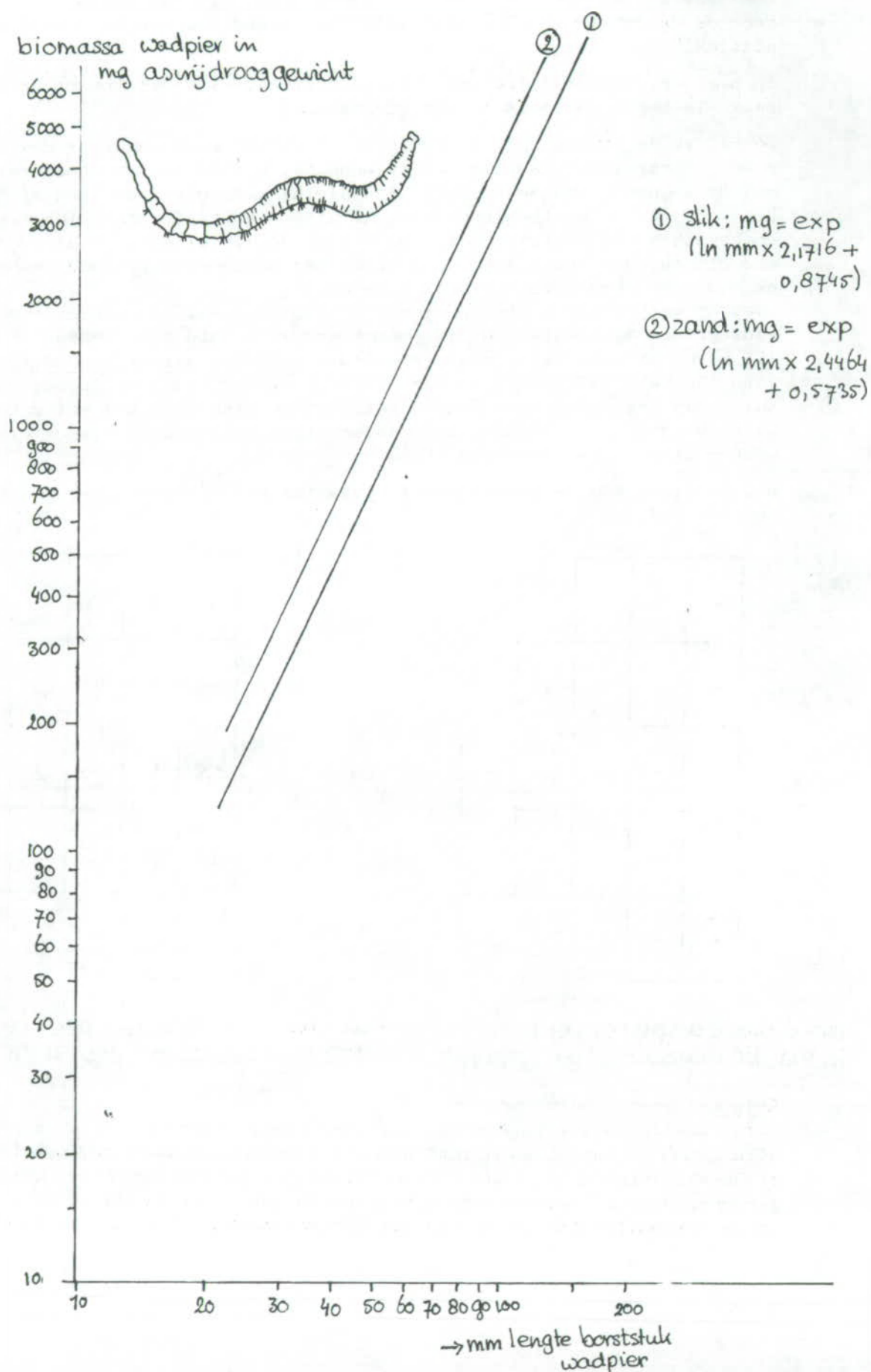
aantal wadpieren per  $1/14 m^2$   
in het NO-kwadrant op 12/12/77.

aantal wadpieren per  $1/14 m^2$  in het  
NO-kwadrant op 1/8/78

#### Relatie grootte-biomassa

Deze relatie is weergegeven in fig. 3-30 voor augustus '78 en voor zand en slik apart; de wadpieren in zand hebben een grotere biomassa bij dezelfde lengte als de wadpieren in het slik. Voor de lengte is steeds de lengte van het borststuk genomen. Daar de gemonsterde aantallen zo laag zijn is de biomassa per  $m^2$  in de verschillende vakjes van het NO-kwadrant niet meer uitgerekend.

fig. 3-30 relatieve grooite-biomassa wadprier voor zand en slik, aug '78



### Samenvatting Wadpier

In het NO-kwadrant is de dichtheid in de zomer '78 + gelijk aan het jaargemiddelde van de hele Waddenzee, nl. + 20 per  $m^2$ . In dec. '77 waren er veel minder. Op de zandbank treffen we echter veel meer aan: gemiddeld 88 per  $m^2$ . De pieren op de zandbank zijn ook groter dan de pieren in het NO-kwadrant.

Binnen het NO-kwadrant zijn nauwelijks goede en slechte plekken aan te wijzen door de lage aantallen die gemonsterd zijn. De wadpieren in het zand hebben een grotere biomassa bij dezelfde lengte als de wadpieren in het slik.

### 3.5. Garnaal - Crangon crangon

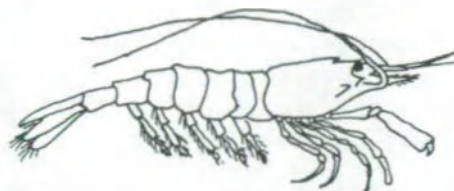


fig. 3-31 de garnaal (*Crangon crangon*).

#### Algemeen

Bij laagwater zitten de garnalen (zie fig. 3-31) vooral in de geulen tussen de drooggevalle platen of in kleine plasjes die op de platen blijven staan (Verwey, 1978). Garnalen verplaatsen zich in de loop van een paar dagen zeer veel, maar vaak niet over hele grote afstanden. In oktober trekken ze massaal naar de Noordzee, waar ze 's winters verblijven (Verwey 1978, Boddeke 1975), en in het voorjaar (maart) trekken ze weer de Waddenzee in, om daar de zomer door te brengen.

#### Prooïdichtheid

Deze prooïdichtheid hebben we niet kunnen meten, maar varieert wrs. ook sterk in de loop van het getijd: wanneer de geulen vol stromen, komen de garnalen met het binnenstromende water mee. Per dag zullen er gezien de zeer sterke verplaatsing van de garnalen (Verwey 1978) ook grote verschillen zijn. Helaas kunnen we hier niets concreets over zeggen.

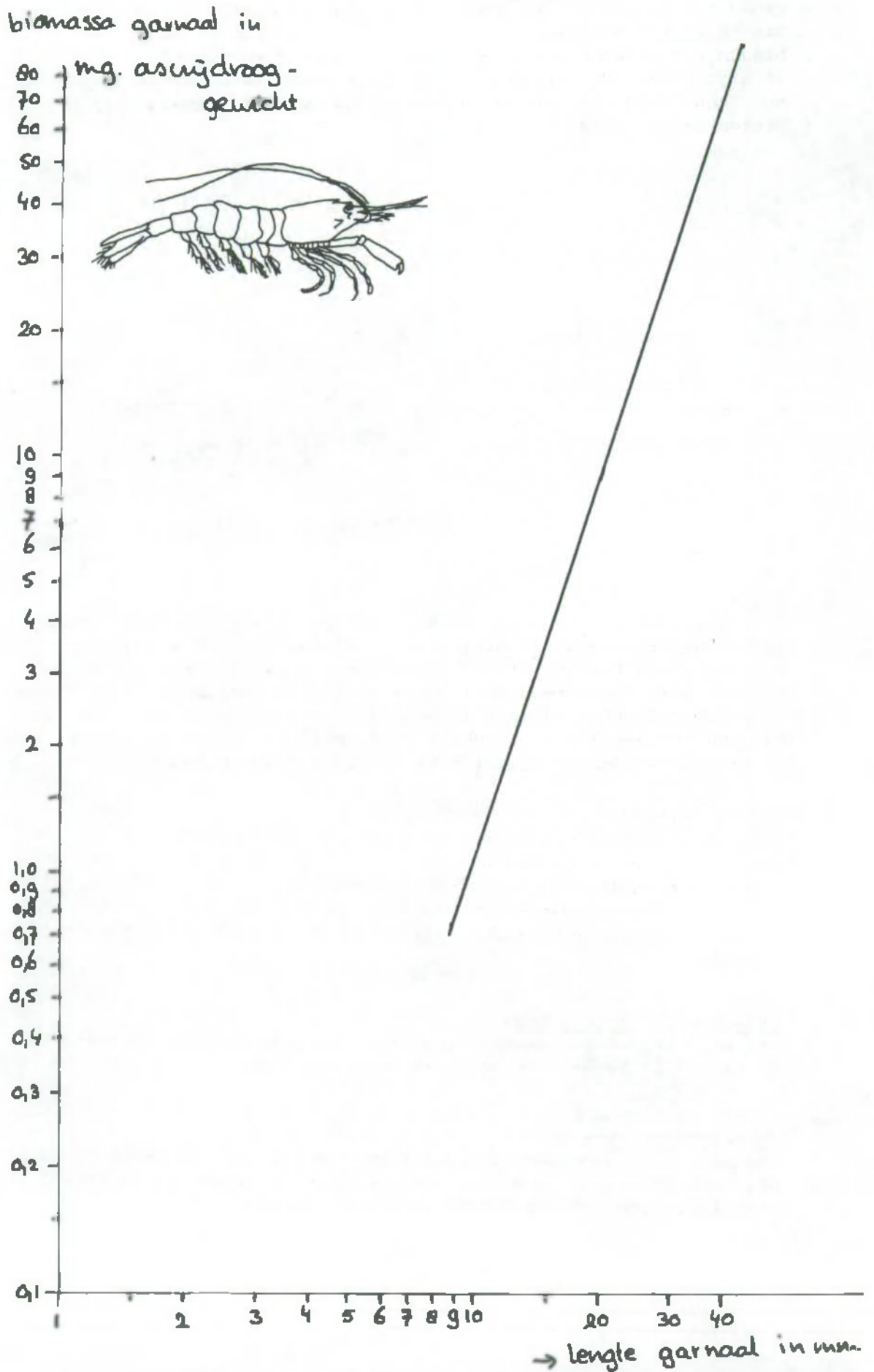
#### Relatie grootte-biomassa

Wel zijn een aantal garnalen gevangen om deze relatie te bekijken. In fig. 3-32 is deze weergegeven voor aug. '78.

#### Prooiverspreiding

Met name zitten de garnalen in de geul die in het NO-kwadrant langs het dammetje loopt. Daarnaast ook nog hier en daar wat in kleine plasjes. Aantallen over dichtheid zijn niet bekend.

fig. 3-32 relatie grootte-biomassa voor de garnaal  
aug. '78





### 3.6. Zeeduizendpoot - *Nereis diversicolor*



fig. 3-33. zeeduizendpoot

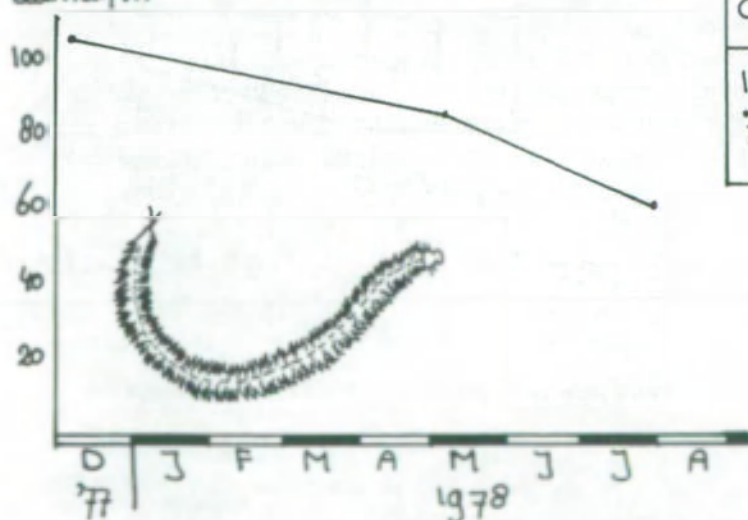
#### Algemeen

Zeeduizendpooten (fig. 3-33) leven in een verticaal vertakt gangenstelsel in de bovenste laag van het wad (5-25 cm diep, Vader 1964). Ze vertonen verticale bewegingen o.a. afhankelijk van het waterniveau: bij laagwater trekken ze zich dieper terug om onder het 'grondwater-niveau' te blijven. Soms echter verschijnen ze ook aan het oppervlak om voedsel te bemachtigen. Volgens Vader (1964) is bij veldobservaties gebleken dat de zeeduizendpooten zeer sterk reageren op trillingen van de bodem door zich dieper terug te trekken in hun gangen. Bij aquariumproeven nam hij dat ook waar, bovendien zag hij daar dat wanneer het waterniveau stijgt van -10 tot 0 cm de zeeduizendpooten gemiddeld ook omhoog kwamen van >-10 cm tot -4 cm. Steeg het water nog meer dan trokken de zeeduizendpooten zich echter geleidelijk weer terug. De reactie bij afgaand water is langzamer dan bij opkomend water. Ten slotte zegt Vader (1964) dat het gangenstelsel van *Nereis* meestal meer dan 2 uitgangen naar 't oppervlak heeft.

#### Prooidichtheid

In fig. 3-34 is het aantal zeeduizendpooten per  $m^2$  in het NO-kwadrant in de loop der tijden te zien: van 106,7 per  $m^2$  in dec. '77 tot 60 per  $m^2$  in aug. '78. Beukema (1976) geeft als jaargemiddelde voor de Nederlandse Waddenzee 36 per  $m^2$ . We hebben dus 2 tot 3 maal zoveel.

Fig. 3.34 Aantal zeeduizendpooten per  $m^2$   
in het NO-kwadrant



| datum    | aantal/ $m^2$ | aantal/ $m^2$ gemonsterd |
|----------|---------------|--------------------------|
| 12/12/77 | 106,7         | 0,375                    |
| 7/5/78   | 84            | 0,286                    |
| 1/8/78   | 60            | 1,5                      |

Cees Swennen (1960) geeft 10-100 ex. per  $m^2$  voor de hele Waddenzee. Vader (1964) noemt een plek bij Tessel waar in oktober de dichtheid enige honderden/ $m^2$  bedraagt. Bovendien zegt hij dat in de drie maanden van het voorjaar de populatiedichtheid het laagst is en in oktober het hoogst. Wij vinden wel in mei minder dan in december, maar in augustus daalt het aantal nog. Dit is niet in overeenstemming met de gegevens van Vader.

De NO-hoek lijkt iets rijker in aug. '78 dan het gemiddelde van vak 5 en 6 (resp. 60 per  $m^2$  en 50,6 per  $m^2$ ).

#### Relatie grootte-biomassa

Deze relatie is weergegeven in fig. 3-35, voor aug. '78. Voor zand en slik is deze relatie apart bekeken; zeeduizendpoten in slik hebben een iets lagere biomassa bij dezelfde lengte als zeeduizendpoten in zand.

#### Prooiverspreiding - zijn er goede en slechte plekken?

Bekijken we de verspreiding van de zeeduizendpoot binnen het NO-kwadrant, dan zien we (fig. 3-36) dat dit niet random is; zowel in dec. '77 als in aug. '78 blijkt de verspreiding van de zeeduizendpoot significant af te wijken van random.

fig. 3-36

|    |    |    |    |   |
|----|----|----|----|---|
| -  | -  | 20 |    |   |
| 8  | 8  | ④  | -  |   |
| 4  | ④  | ②  | -  | ⑩ |
| ④  | -  | ⑧  | ④  | ⑩ |
| 16 | 16 | 8  | 16 |   |

12/12/77

③ = zand  
3 = slik

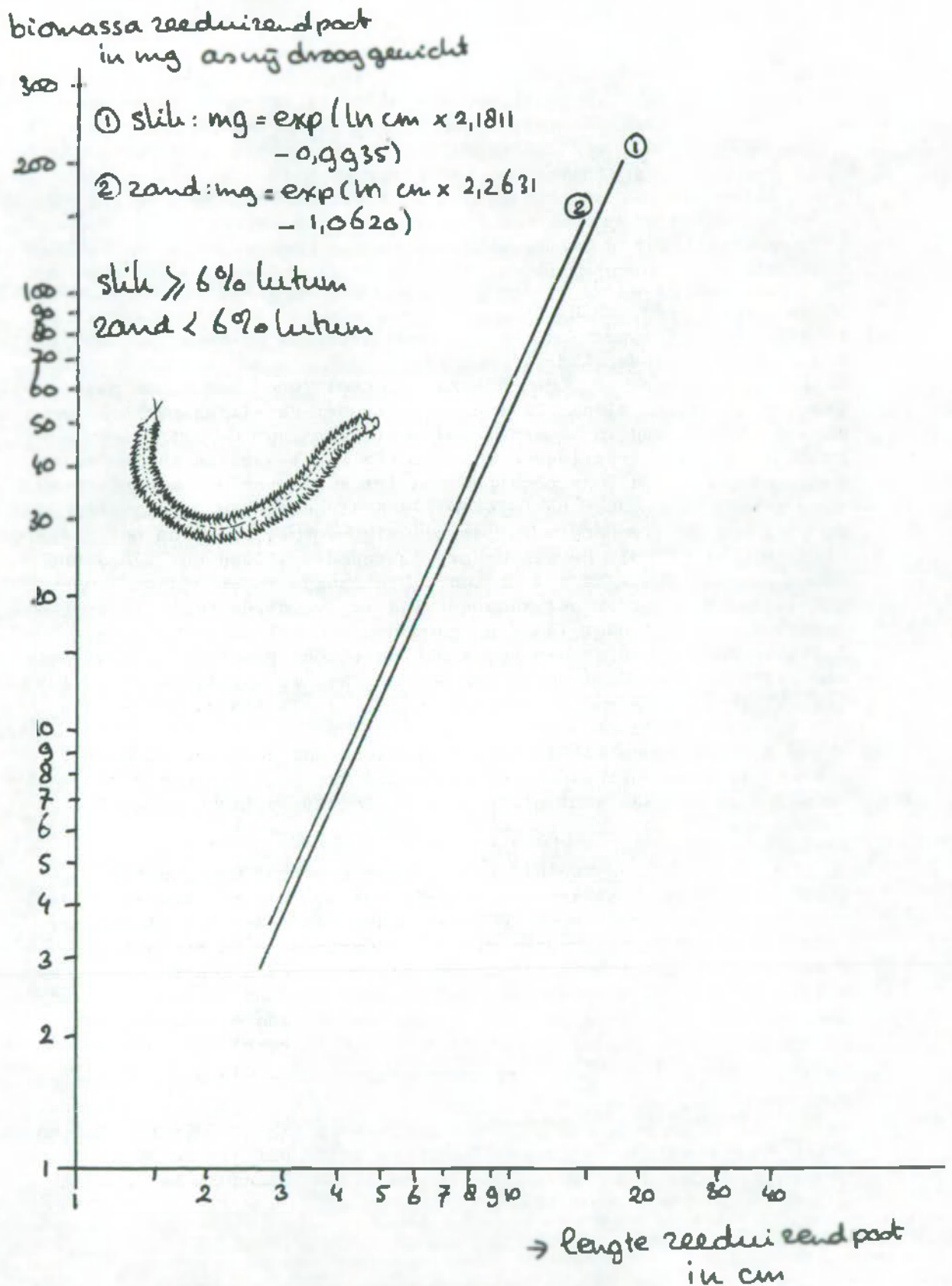
|    |   |   |    |   |
|----|---|---|----|---|
| 11 | 4 | 1 |    |   |
| 2  | 8 | ② | 3  |   |
| 1  | - | - | ⑦  | ⑥ |
| ①  | ③ | ② | ①  | ④ |
| 3  | 8 | 7 | 16 |   |

1/8/78

Aantallen zeeduizendpoot per  $1/14 m^2$  in het NO-kwadrant

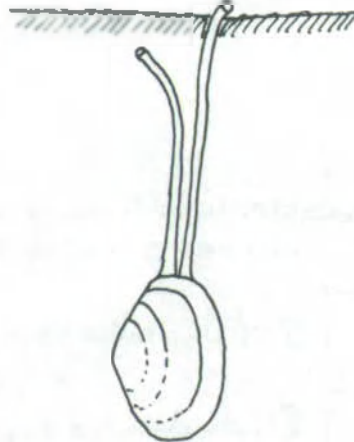
Vooraf in aug. '78 zijn er teveel vakjes met nul of één en teveel met 10 of meer d.w.z., duidelijk patches. Bovendien blijkt dat in de slikvakjes (zonder cirkeltje) + 2 maal zoveel zeeduizendpoten zitten per  $m^2$  als in de zandvakjes (met cirkeltje). In december '77 zitten er in de slikvakjes gemiddeld 8,7 per  $1/14 m^2$  en in de zandvakjes 6,4; in augustus '78 in de slikvakjes 5,8 per  $1/14 m^2$  en in de zandvakjes 2,6 per  $1/14 m^2$ .

fig. 3-35 Relatieve groote-biomassa zeeduizendpot  
in aug. '78 voor slijk en voorzand



### 3.7. Slijkgaper - Scrobicularia plana

Fig. 3-37. Slijkgaper  
(*Scrobicularia plana*)



#### Algemeen

De slijkgaper (fig. 3-37) leeft ingegraven in de wadbodem tot maximaal 30 cm diep (Green, 1968) en heeft 2 siphon's. De instroomsipho reikt meestal tot het oppervlak, de uitstroomsipho is normaal voor de helft ingetrokken (Hughes, 1969). De instroomsipho is bij laagwater zeer actief en zoekt de wadbodem af naar voedsel (dood organisch materiaal) als een stofzuigerslang. Daarnaast filtreert de slijkgaper ook zeewater. Hughes (1969) vond in aquarium-omstandigheden dat de slijkgaper zeer gevoelig is voor trillingen: als reactie wordt snel de instroomsipho teruggetrokken. De instroomsipho kan tot 8 cm over het wadoppervlak uitgestrekt zijn. Door het systematisch afzoeken van de omgeving rond de gang van de sipho ontstaat er een ster-vormig spoor op het wadoppervlak (Hughes, 1969). De slijkgaper fourageert alleen met z'n sipho boven het wadoppervlak als er een klein laagje water staat. Wanneer het waterniveau onder het wadoppervlak is, wordt de sipho in de gang gehouden en wordt daar langs de gangwand voedsel gezocht. In aquarium-omstandigheden heeft Hughes (1969) gemeten dat gemiddeld een instroomsipho 20 minuten per uur aan het wadoppervlak voedsel zoekt. Als dit in veldomstandigheden ook zo is, is dus steeds 1/3 van de slijkgapers zichtbaar. Bryan & Hummerstone (1978) hebben berekend dat de sipho en mantel samen + 12 % van het asvrij-drooggewicht van de hele schelp zijn. De sipho is dan waarschijnlijk 8-10 % van het asvrij-drooggewicht.

#### Prooidichtheid

In fig. 3-38 zijn de aantallen slijkgapers per m<sup>2</sup> weergegeven in de loop der tijden; het varieert van 300 tot 400 per m<sup>2</sup>. Beukema (1976) geeft geen gemiddelde voor de Nederlandse Waddenzee (de slijkgaper hoort niet bij de 14 soorten die > 0,15 gram/m<sup>2</sup> biomassa halen). Cees Swennen (1960) noemt 10-50 per m<sup>2</sup>. Ons gebied steekt daar dus vrij goed bij af! Te meer daar het maximum bij ons 900-1000 per m<sup>2</sup> bedraagt. Er is weinig variatie in de loop van de monsterperiode. De aantalstoename in de winter is moeilijk te verklaren. Het wordt of veroorzaakt door migratie, of er is hier een vrij grote monsterfout.

#### Relatie grootte-biomassa

Deze relatie is voor aug. '78 weergegeven in fig. 3-39 voor zand en slik. Voor slijkgapers groter dan 20 mm geldt dat die slijkgapers die in slik leven bij de zelfde lengte minder biomassa hebben dan slijkgapers die in zand leven.



fig 3-39. Relatie grootte-biomassa - slijkgaper aug. '78  
voor zand en slijk

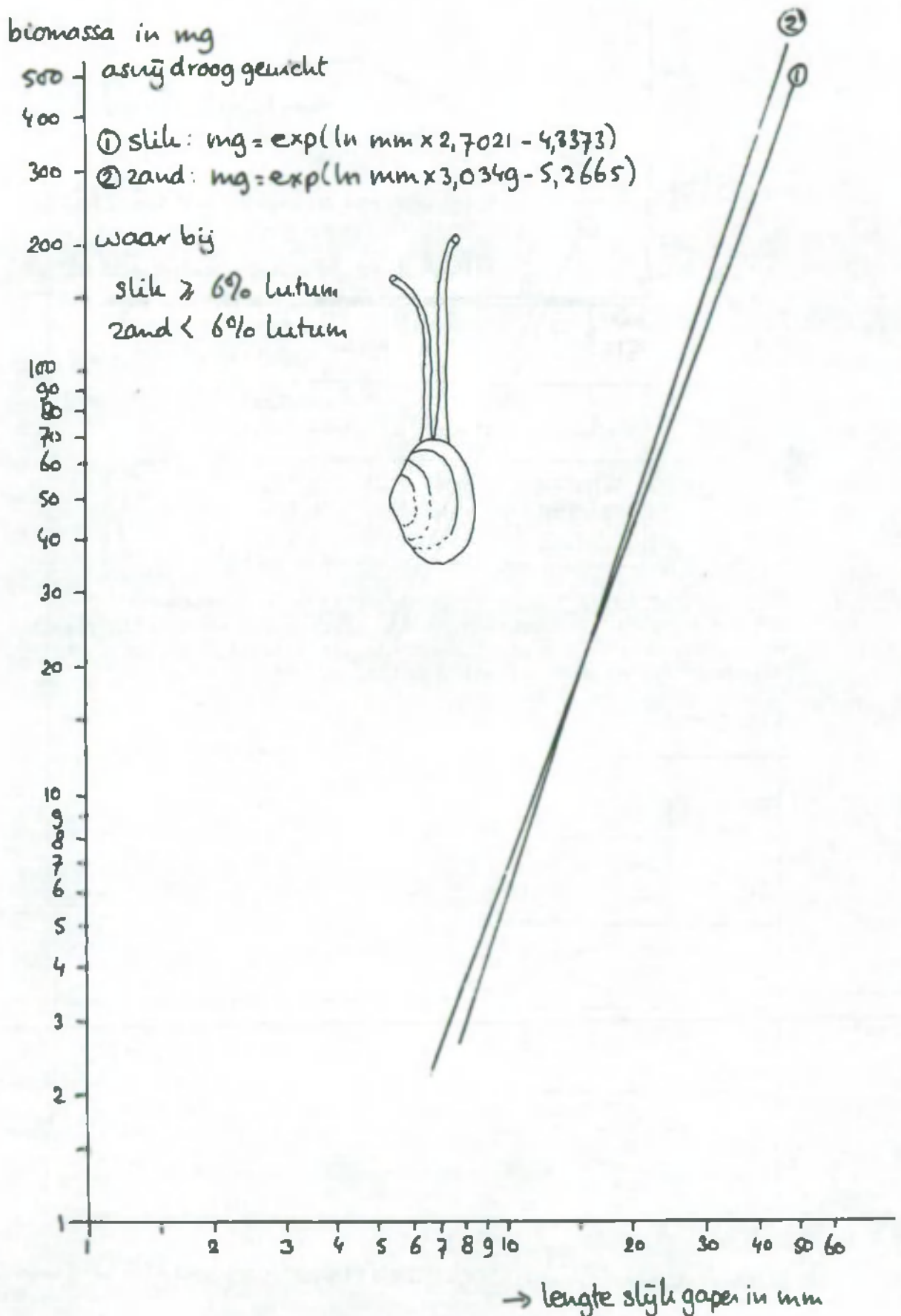
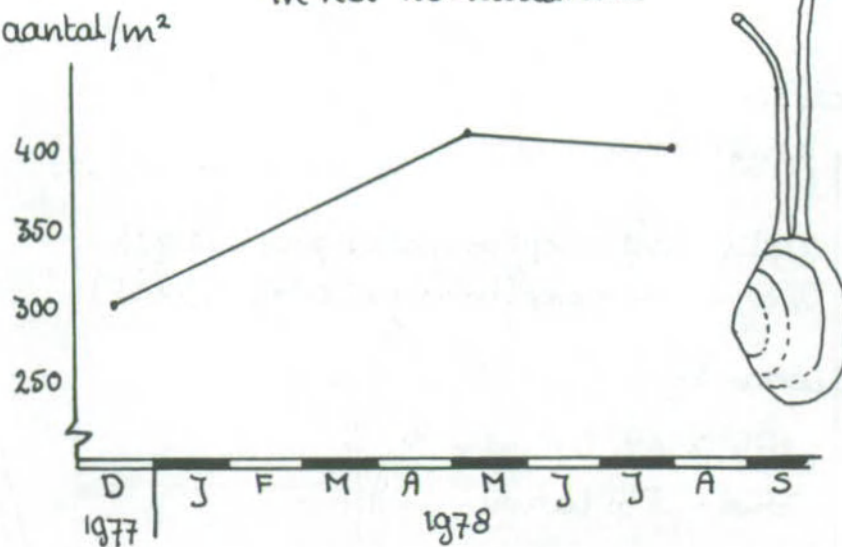


Fig. 3.38. Aantal Slijkgapers per m<sup>2</sup>  
in het NO-luadrant.



| datum    | aantal/m² | aantal m² bemonsterd |
|----------|-----------|----------------------|
| 12/12/77 | 301       | 0,375                |
| 7/5/78   | 424       | 0,286                |
| 1/8/78   | 408       | 1,5                  |

Prooiverspreiding - zijn er goede en slechte plekken?

In fig. 3-40 is te zien dat er duidelijk goede en slechte plekken zijn: het ZW-deel langs de dammetjes is duidelijk het dichtst bevolkt en langs de NO-rand zit het minst.

fig. 3-40.

|    |    |    |    |   |
|----|----|----|----|---|
| 16 | 20 | 4  |    |   |
| 36 | 40 | 12 | 4  |   |
| 48 | 24 | 8  | 12 | 4 |
| 36 | 36 | -  | 12 | 8 |
| 28 | 88 | 12 | 4  |   |

12/12/77

③ zand  
3 slik

|    |    |    |    |   |
|----|----|----|----|---|
| 20 | 47 | 12 |    |   |
| 39 | 49 | 7  | 12 |   |
| 41 | 40 | 19 | 9  | 2 |
| 63 | 61 | 19 | 15 | 8 |
| 64 | 54 | 17 | 14 |   |

1/8/78

aantallen slijgapers per 1/4 m² in het NO-luadrant

In het slik treffen we gemiddeld meer aan per  $m^2$  dan in het zand:

dec. '77 zand: 3,8 per  $1/56 m^2$   
slik: 6,8 per  $1/56 m^2$

aug. '78 zand: 24,3 per  $1/14 m^2$   
slik: 33,5 per  $1/14 m^2$

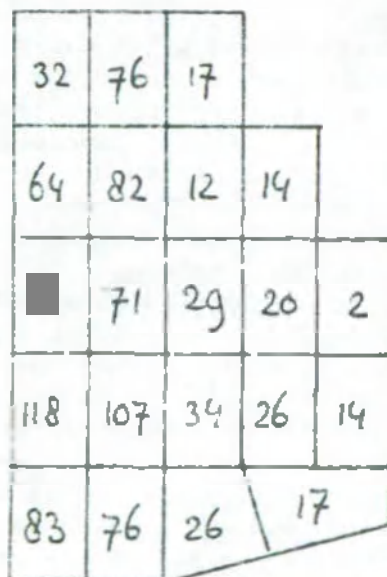
Waarschijnlijk speelt naast het slik nog een andere faktor mee bij het verspreidingspatroon, b.v. dat langs de dammetjes relatief langer water blijft staan, en het wad hier dus minder uitdroogt. (een laagje water is noodzakelijk voor het voedsel zoeken van de slijkgaper).

#### Biomassa per $m^2$

De biomassa aan slijkgapers in het NO-kwadrant is in aug. '78 gemiddeld 46,7 gram per  $m^2$ . Beukema (1976) geeft als jaargemiddelde voor de Nederlandse Waddenzee  $< 0,15$  gram per  $m^2$ . Dus ook, wat biomassa betreft is dit een bijzonder rijk plekje (zie fig. 3-41).

Bekijken we de biomassa voor zand en slik apart dan blijkt dat bij zand gemiddeld 43,1 gram per  $m^2$  voorkomt in aug. '78 en bij slik 49,7 gram per  $m^2$ . Dit is dus niet zo'n groot verschil. Ook nu zien we dat vooral de ZW-vakjes het rijkst zijn. Hughes (1970) vindt de slijkgaper ook in patches als hij op grote schaal kijkt. Hij heeft ook nog geprobeerd patches te vinden binnen enkele vierkante meters ( $4-6 m^2$ ), maar het is hem niet gelukt om op deze kleine schaal patches aan te tonen.

fig. 3-41



1/8/78

gram slijkgaper biomassa per  $m^2$   
in het NO-kwadrant

# hoofdstuk 4: achtergrond rond het begrip succes

Als we willen begrijpen waarom dieren onder bepaalde omstandigheden doen zoals ze doen, dan zullen we een manier moeten vinden om verschillend gedrag t.o.v. elkaar te vergelijken.

De evolutietheorie gaat ervan uit dat op lange termijn dieren met de maximale "fitness" worden uitgeselecteerd (Krebs '78 p. 23). Maar fitness is een bijna onmeetbaar en abstract begrip. R. Dawkins (1971) vertaalde dit in: dieren streven naar maximale eigen genen reproductie. De gemiddelde onderzoeker is echter te ongeduldig om te wachten tot de evolutie is afgelopen, ja zelfs tot enkele generaties genen gereproduceerd zijn.

Interessant is het echter te achterhalen hoe een predator zijn fitness maximaliseert. Daarvoor moet gezocht worden naar een concreet doel op korte termijn, dat als vertaling of op z'n minst als belangrijke bijdrage aan fitness op langere termijn gezien kan worden, want als we aannemen dat er iets gemaximaliseerd wordt dan kunnen we zoeken naar wat en over welke termijn (Krebs '78 p. 24).

Mc Arthur en Pianka (1966) stellen dat om fitness op langere termijn te maximaliseren, op korte termijn de netto-energie-opname tijdens het fourageren gemaximaliseerd moet worden.

Zij vermoeden namelijk dat of direct de hoeveelheid beschikbare voedsel-calorieën beperkend is, of de tijd die besteed kan worden aan fourageren beperkend is.

In beide gevallen is het noodzakelijk zoveel mogelijk calorieën in zo kort mogelijke tijd te veroveren en kan dit als korte termijn-doel gezien worden bij het maximaliseren van de relatieve fitness (Krebs '76). Er zijn ook andere mogelijkheden geopperd, zoals: het maximaliseren van bepaalde vitamines of essentiële aminozuren of het minimaliseren van giftige stoffen (b.v. zouten), het minimaliseren van fluctuaties daarin.

Het streven naar een zo groot mogelijke energieopname lijkt ons de eenvoudigste hypothese en wordt veel gebruikt door andere onderzoekers (Krebs '78, Mc Arthur & Pianka '66), waardoor vergelijking mogelijk wordt. Daarom hebben we hiervoor gekozen en hopen dat de opgenomen biomassa per tijd als een goede benadering gebruikt kan worden. We gaan dan voorbij aan 2 zaken:

Er zijn vermoedelijk verschillen in opneembaarheid van de calorieën per biomassa tussen verschillende prooi-soorten b.v. krab en gaper. Swennen (ongepubl.) vond bij visetende vogels een verteringsefficiëntie van 80-85 %. H. Wijnandts ('78) vond bij ransuilen dat de verterings-efficiëntie vooral afhangt van het soort voedsel en de tijd van het jaar. Ten tweede zijn de energie-uitgaven waarschijnlijk niet constant per energie-inkomsten of per tijd. We hebben geen kosten gemeten in dit oriënterend onderzoek. In hoofdstuk 7 komen we er op terug.

Als we gekozen hebben om biomassa opgenomen voedsel per tijd als mogelijk "doel" van de vogel bij het maximaliseren van z'n fitness te gebruiken en we noemen dit "succes", dan moeten we nog kiezen per welke tijd. We moeten dan een gok doen naar de tijdsperiode waarin de vogel zijn succes meet. We veronderstellen dat dit afhangt van de zaak waarover een beslissing genomen moet worden. Als dit een keuze tussen 2 hannesmethoden (b.v. bij de krabben) betreft, lijkt de hannestijd per krab een zinnige tijdsperiode. Als het een keuze tussen 2 zoekmethoden betreft (b.v. visueel of op de tast naar gapers zoeken) dan is de zoek-tijd per gaper een aannemelijke periode.



Als het een minder gedetailleerde keus is tussen verschillende prooien of tussen verschillende plekken, dan hebben we de fourageertijd (= zoeken + hannelsen) als tijdseenheid gekozen. Bij de fourageertijd rekenen we niet het pitten, poetsen, kijken en de agressies. We bekijken het succes voor het geval de vogel al heeft gekozen om te fourageren.

Een probleem is dat je als waarnemer moet beslissen wat wel en wat niet fourageertijd is. Bijvoorbeeld bij het lopen naar de slenk gevolgd door een poetspauze, hebben we de indruk dat er nauwelijks gezocht wordt naar voedsel, hoewel een enkele keer (per ongeluk?) een gaper wordt gevonden en gegeten. Volgens onze definitie valt dit "wandelen" wel onder fourageren (is nl. geen agressie, poetsen, kijken of pitten). Bij het verwerken van de esterlineprotocollen zijn deze stukken protocol weggelaten, maar bij de basisprotocollen doen ze mee bij de fourageertijd. Dit kan een reden zijn waarom het fourageersucces m.b.v. de esterlineprotocollen hoger is dan bij de basisprotocollen.

In dit verslag worden 2 manieren om gemiddeld succes te berekenen door elkaar gebruikt:

1. het gemiddelde van het succes per gegeten prooi;
2. het gewogen gemiddelde van het succes over een bepaalde tijd fourageren.

Dat deze 2 verschillend in grootte kunnen zijn, illustreert het volgende rekenvoorbeeld:

| x = aantal<br>mg prooi                                                                                         | y = fourageertijd<br>in sec. | x/y = succes   |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------|----------------|
| 250                                                                                                            | 150                          | 1,6            |
| 150                                                                                                            | 100                          | 1,5            |
| 200                                                                                                            | 180                          | 1,1            |
| 1000                                                                                                           | 100                          | 10             |
| 100                                                                                                            | 200                          | 0,5            |
| <hr/>                                                                                                          | <hr/>                        | <hr/>          |
| som x = 1700                                                                                                   | som y = 730                  | som x/y = 14,7 |
| * 1. Het gemiddeld succes per prooi = $\frac{\sum x/y}{n} = \frac{14,7}{5} = 2,94 \text{ mg/sec}$              |                              |                |
| ** 2. Het gewogen gemiddeld succes per tijd = $\frac{\sum x}{\sum y} = \frac{1700}{730} = 2,33 \text{ mg/sec}$ |                              |                |

Een toevallig grote gaper of een toevallige korte zoektijd hebben veel invloed op het 1e gemiddelde en veel minder op het gewogen gemiddelde, waardoor het 2e meestal lager dan het 1e uitvalt. Dit is de eerste reden waarom de gemiddelden berekend m.b.v. de basisprotocollen lager liggen dan gemiddelden van sommige esterlineprotocollen.

Het voordeel van het gemiddelde per prooi is dat bij deze methode informatie over de spreiding rond het gemiddelde behouden blijft, waardoor we iets kunnen zeggen over de significantie van gevonden verschillen in succes. Het voordeel van het gewogen gemiddelde is dat wij het een logischer eenheid vinden om succes op wat langere termijn te bekijken.

Het succes wordt door 2 verschillende componenten bepaald: de grootte van de prooi en de lengte van de fourageertijd per prooi. Omdat het vaak belangrijk is voor de interpretatie, te weten door welke component een groter of kleiner succes bepaald wordt geven we steeds 3 waarden bij het hoofdstuk over fourageermethode: gapergrootte, zoektijd of fourageertijd per gaper en het quotiënt van beiden als succes. Steeds is aangegeven of het om gemiddeld succes per prooi (\*) of om het gewogen succes (\*\*) gaat.

# hoofdstuk 5: voedselkeuze

## 5.1. Inleiding

Wanneer we willen achterhalen op grond waarvan vogels hun beslissingen nemen, stuiten we al snel op het probleem van waarom kiest een predator juist die prooi? Royama (1970) veronderstelt dat voedselzoekende koolmezen de relatieve opbrengst van iedere prooi-soort onthouden, d.w.z. de opbrengst in relatie tot de inspanning nodig om de prooi te vinden. Zo zou de koolmees steeds die prooi-soort kiezen die op dat moment het hoogste rendement oplevert. Luuk Tinbergen (in Drent '78) vond daarentegen dat koolmezen een uitgesproken afkeer van een eentonig menu hebben. Joost Tinbergen (1978) combineerde deze doelen door bij spreeuwen aan te tonen dat prooi-keuze niet alleen geleid wordt door rendements-principes in termen van calorieën per tijdseenheid, maar ook door voedselkwaliteit.

Het rendement of de relatieve opbrengst van een prooi-soort hangt dus enerzijds af van de bruto-opname en daarnaast van de kwaliteit en de verteringsefficiëntie (inkomsten) en anderzijds van de inspanning nodig om de prooi te vinden en te bemachtigen (uitgaven).

Factoren die van invloed zijn op de inspanning nodig om een prooi te bemachtigen zijn o.a.:

1. De prooidichtheid (aanbod): hoe groter de prooidichtheid is des te gemakkelijker kan je ze vinden, des te minder ver hoeft je te lopen van de ene prooi naar de andere, en des te selectiever kan je zoeken (zie ook hst. 7) (voor kokkel-etende scholeksters vond Jan Hulscher dit ook (1976), maar de
2. Bereikbaarheid speelt hier ook een rol: eigenlijk is niet de absolute prooidichtheid van belang, maar slechts de dichtheid van die prooiën die bereikbaar zijn voor onze predator (aan strandgapers die dieper in de wadbodem zitten dan je snavel lang is, heb je niets). Verder kan van belang zijn de
3. Prooigrootte: prooiën die te klein zijn om de moeite van het zoeken te lonen of prooiën die zo groot zijn dat je ze niet aan kan (b.v. krabben die dreigend hun scharen vanuit het wad omhoog richten) mogen ook niet bij het aanbod geteld worden. Ten slotte speelt de
4. Vindbaarheid van de prooi een rol bij de inspanning nodig om de prooi te bemachtigen: dit kan variëren afhankelijk van het prooidier (gedrag, grootte, etc.), abiotische factoren (wind, regen, etc.) of predatorgedrag (zoekmethodes).

In dit hoofdstuk wordt getracht te kijken in hoeverre bovenstaande factoren van belang zijn bij de voedselkeus-beslissingen van onze olijke kromsnavelige vriendjes en vriendinnetjes.

## 5.2. Overzicht van de geringde wulpen en hun prooiën - individuele verschillen

Een eerste vereiste wanneer het gaat om voedselkeuze is te weten of er eigenlijk wel te kiezen valt. Wat aanbod betreft, in hoofdstuk 3 staat uitvoerig beschreven wat er zoal voor prooidieren te verhapstukken zijn in het NO-kwadrant, en per prooi-soort wordt daar de dichtheid, de verspreiding en allerlei verdere bijzonderheden vermeld. Dat de door ons waargenomen wulpen hun keuzes maken uit al het gebodene is te zien in tabel 5-1:

Betekenis van de gebruikte afkortingen:

f = frutssel = sifho van slijkgaper

N = Nereis - zeeduizendpoot

|     |                                                       |
|-----|-------------------------------------------------------|
| A   | = Arenicola - wadpier                                 |
| W   | = worm, d.w.z. A of N of iets anders ondefinieerbaars |
| gar | = garnaal                                             |
| k   | = krabbebroedje, d.w.z. krab kleiner dan 1 cm         |
| K   | = krab, groter dan 1 cm                               |
| lk  | = losse klep van een mollusk                          |
| Gs  | = strandgaper siphon                                  |
| G   | = strandgaper                                         |
| Sl  | = slijkgaper (in z'n geheel, met schelp en al)        |
| L   | = lanice - zandkokerworm                              |
| x   | = gegeten, aantal onbekend                            |

Van 4 vogels (baas H2, Nero, hinkpoot, baas K2) was de snavel niet bekend maar is door ons geschat (zie voor de nauwkeurigheid van de schattingsmethode hst. 2.1.).

De tijdsduur van de waarnemingen zijn zeer variabel, meestal erg kort, (behalve dan bij de 'beroemde' vogels: zoals 20Y, 11Y (= flipje), baas H2, baas K2, Nero, hinkpoot), daar het meestal wulpen betrof die door verstoring elders even voor onze hut gingen fourageren.

In tabel 5-1 is te zien dat wulpen over het algemeen een zeer gevarieerd menu hebben. Blijkbaar is er hier voor wulpen niet één soort prooi waar iedereen altijd de voorkeur aan geeft. Naast de prooidieren die wij waarnamen kunnen nog allerhande prooi-soorten door wulpen gegeten worden. Bij een maagonderzoek van 39 wulpen in Essex (Burton, 1974) werden o.a. de volgende prooi-soorten aangetroffen:

|                  |                            |    |
|------------------|----------------------------|----|
| weiland soorten: | lumbricus (regenworm)      | x  |
|                  | allolobophora (regenworm)  | x  |
|                  | vlinderrupsen              | x  |
|                  | kevers                     | x  |
|                  | diptera, larven en poppen, |    |
|                  | b.v. emelten               | xx |
|                  | grassprietten              | x  |
|                  | stenen                     | x  |
| wad organismen:  | neridae                    | x  |
|                  | arenicola                  | x  |
|                  | scoloplos                  | x  |
|                  | carcinus (strandkrab)      | xx |
|                  | hydrobia (wadslakje)       | x  |
|                  | cardium edule (kokkel)     | xx |
|                  | macoma balthica (non)      | x  |

Wij beschikken niet over gegevens van wat wulpen in de weilanden evt. aten, maar de prooidieren op het wad verschillen wel enigszins van wat Burton vermeldt. Bovendien is er in de tabel te zien dat er ook individuele verschillen in voedselkeuze zijn. Ze zijn zoveel mogelijk naar snavel-lengte gerangschikt en dan valt op dat de kortsnavelige wulpen (de  $\text{OO}$ ) een andere keuze maken dan de langsnavelige wulpen (de  $\text{QQ}$ ). Terwijl de  $\text{OO}$  naast garnalen, krabben en losse kleppen (prooien die aan het wadoppervlak aan te treffen zijn) vooral wormen (nereis en arenicola) en slijkgapersiphon's eten, blijkt dat de  $\text{QQ}$  nooit slijkgapersiphon's eten en behalve 20Y bijna geen  $\text{Q}$  arenicola's of andere wormen. Wat deze  $\text{QQ}$  echter wel eten en waar de  $\text{OO}$  nauwelijks naar omkijken zijn de strandgapers en in een paar gevallen de slijkgapers (in hun geheel). Het ligt voor de hand te veronderstellen dat de snavel-lengte bij dit verschil in voedselkeuze een rol speelt. Het vermoeden bestaat dat wulpen met langere snavels voedsel kunnen bemachtigen waar vogels met kortere snavels niet bij kunnen.

Tabels-1. Prooien van de geringste wulpen en/of met behuende snauvelengte

| wulp                           | snauvelengte (cm) | datum                                         | prooien (zie legenda in de tekst) |                       |               |                         |        |                   |                   |              |             |         |    |    |
|--------------------------------|-------------------|-----------------------------------------------|-----------------------------------|-----------------------|---------------|-------------------------|--------|-------------------|-------------------|--------------|-------------|---------|----|----|
|                                |                   |                                               | f                                 | N                     | W             | A                       | gar    | k                 | K                 | lk           | Gs          | G       | Sl | L  |
| ♂♂                             |                   |                                               |                                   |                       |               |                         |        |                   |                   |              |             |         |    |    |
| $\frac{W_{211}}{Y}$            | 10,9              | 1/9<br>4/9                                    | x                                 | x                     |               | x                       |        | 3                 | x                 |              |             | 4       |    |    |
| $\frac{W_{122}}{Y}$            | 11,58             | 19/7<br>11/8<br>1/9<br>30/9<br>12/10<br>29/10 |                                   | x<br>x<br>x<br>1<br>3 |               |                         | x<br>x | x<br>2            | x<br>x<br>x       | x            |             |         |    | 10 |
| $\frac{Y}{W_{11}}$             | 11,59             | 12/10                                         |                                   |                       | x             |                         |        |                   |                   |              |             |         |    |    |
| $\frac{W_{201}}{Y}$            | 11,8              | 4/9<br>16/9                                   | 7                                 | 4                     | 6<br>x        | 1                       |        |                   |                   | 1            |             | 1       |    |    |
| $\frac{W_{120}}{Y}$            | 11,9              | 21/8                                          | x                                 |                       |               |                         |        |                   |                   |              |             |         |    |    |
| "baas H2"                      | 11-12             | 11/8<br>12/8<br>31/8<br>17/9                  | 51<br>17<br>200<br>108            | 61<br>10<br>105<br>69 | 1<br>89<br>22 | 39<br>29<br>18<br>5     | 1      | 1<br>3<br>22<br>5 | 1<br>1<br>10      | 1<br>18<br>6 | 1           |         |    |    |
| $\frac{W_{11}}{Y}$<br>"flipje" | 12,34             | 20/7<br>26/7<br>6/8<br>12/8<br>1/9            |                                   | 1<br>34<br>7          |               | 4<br>74<br>4<br>37<br>x | 1      | 2                 | 3<br>30<br>2<br>2 |              | 2<br>1<br>1 |         |    |    |
| $\frac{W_{220}}{Y}$            | 12,40             | 4/9<br>12/10<br>29/10                         | 1                                 | 15<br>x<br>6          | 7<br>x        | 4                       |        | 7<br>1            | 6<br>x            | 3            |             | x       |    |    |
| $\frac{Y}{W_{110}}$            | 12,4              | 29/10                                         |                                   | 5                     |               |                         |        | 1                 |                   |              |             |         |    |    |
| $\frac{W_{210}}{Y}$            | 12,5              | 21/8<br>28/8<br>30/8<br>6/9                   |                                   | x<br>x<br>x           | x             |                         |        |                   |                   |              |             |         |    |    |
| $\frac{Y}{W_{202}}$            | 13,0              | 10/7<br>20/7<br>29/10                         |                                   |                       |               |                         |        |                   | 1<br>x            | 2            |             | 12<br>8 |    |    |

zie vervolg van de tabel



Vervolg tabel 6-1. Prooien van geringde wulpen en/of wulpen met bekende snawellengte.

| wulp                         | snawel-<br>lengte<br>(cm) | datum                                    | prooien (zie legenda in de tekst) |   |   |             |             |             |             |             |             |                    |          |   |
|------------------------------|---------------------------|------------------------------------------|-----------------------------------|---|---|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|--------------------|----------|---|
|                              |                           |                                          | f                                 | N | W | A           | gar         | k           | K           | lk          | Gs          | G                  | S        | L |
| ♀♀                           |                           |                                          |                                   |   |   |             |             |             |             |             |             |                    |          |   |
| "Nero"                       | 13-14                     | 27/10                                    |                                   |   |   |             | 2           |             |             | x           |             | 117                |          | 3 |
| $\frac{Y}{W_{110}}$          | 13,8                      | 30/g                                     |                                   |   |   |             | 5           | 2           | 1           |             |             | 30                 | 6        | 8 |
| "hinkepost"                  | ± 14                      | 10/10<br>15/10                           |                                   |   |   |             | x           |             | 5           | 2<br>x      |             | 2<br>18            |          |   |
| $\frac{Y}{W_{112}}$          | 14,2                      | 10/7<br>26/8<br>1/g                      |                                   |   |   |             |             |             | x           |             |             |                    | x?<br>x? |   |
| $\frac{Y}{W_{20}}$<br>"20 Y" | 14,3                      | juli<br>aug<br>sept<br>okt<br>nov<br>dec |                                   |   |   | x<br>x<br>x | x<br>x<br>x | x<br>x<br>x | x<br>x<br>x | x<br>x<br>x | x<br>x<br>x | x<br>x<br>x        |          |   |
| $\frac{Y}{W_{200}}$          | 14,5                      | 10/10                                    |                                   |   | x |             |             |             |             |             |             |                    |          |   |
| $\frac{Y}{W_{60}}$           | 14,9                      | 20/g<br>27/10                            |                                   |   |   |             |             |             | 1           | 9           |             | x<br>18            | 1        |   |
| $\frac{Y}{W_{10}}$           | 14,9                      | 20/7                                     |                                   |   |   |             |             |             | x           |             |             |                    |          |   |
| $\frac{Y}{W_{121}}$          | 15,7                      | 19/7<br>26/8<br>26/g                     |                                   |   |   |             |             |             | x           |             |             | x<br>11            | 2        |   |
| "baas K2"                    | 15-16                     | 13/g<br>1/10<br>10/10<br>15/10           |                                   |   |   |             | x<br>x<br>x | x<br>x<br>x | 1<br>8<br>6 |             |             | 3<br>5<br>11<br>13 |          |   |

Dat de  $Q\bar{Q}$  geen slijkgapersipho's en vrijwel geen wormen eten zou kunnen wijzen op een voorkeur voor de gapers wat relatieve opbrengst betreft of wat kwaliteit betreft.

### 5.3. Bereikbaarheid: De relatie tussen de lengte van de snavel en de diepte van strandgaper.

Om te kijken of de strandgapers werkelijk te diep zouden zitten voor de  $Q\bar{Q}$  is de diepte van de strandgapers bekeken; fig. 5-1, fig. 5-2, fig. 5-3 en fig. 5-4 (zie ook fig. 3-6!).

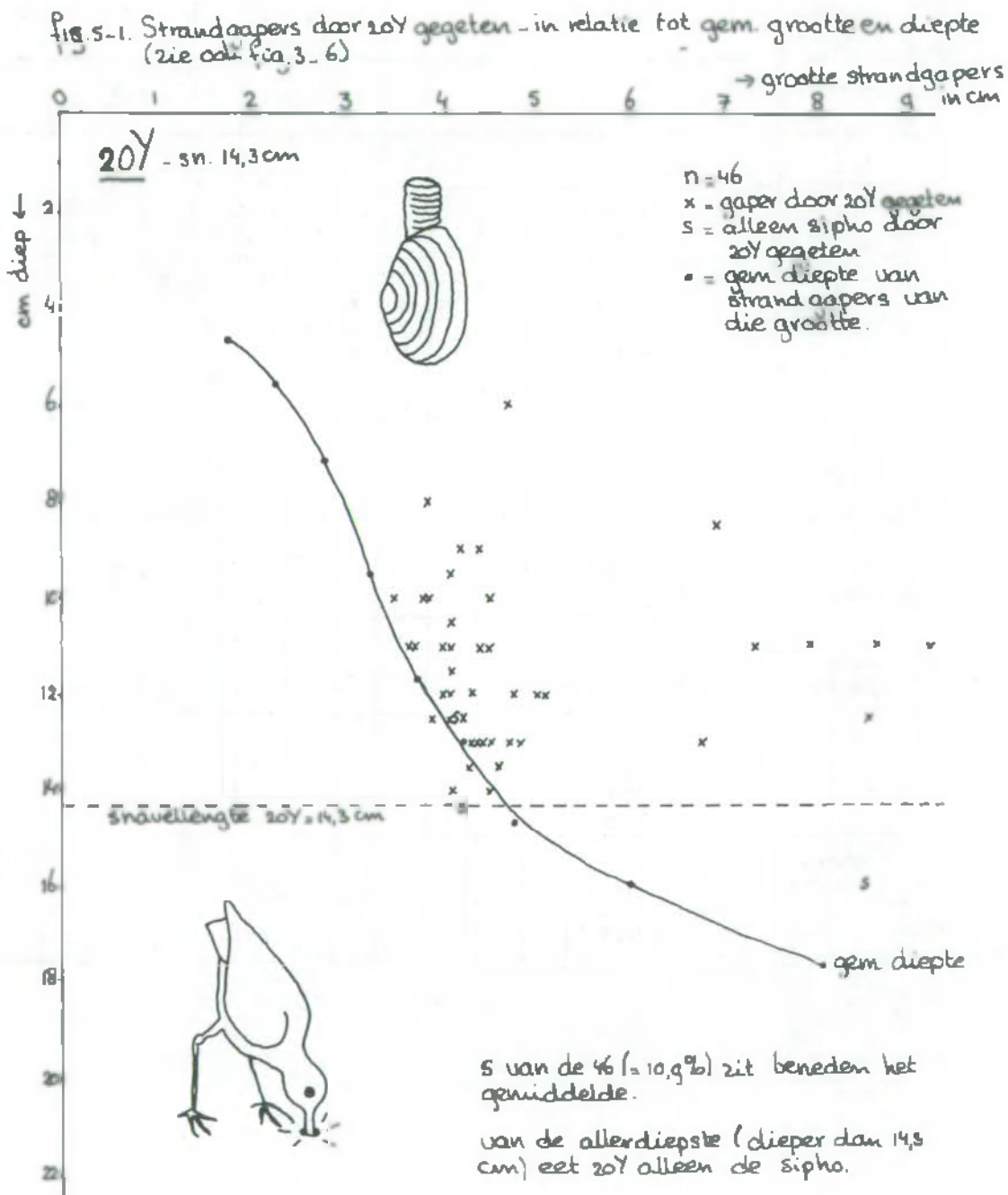


fig. 5-2. Strandgapers door  $\frac{Y}{W_{110}}$  gegeten - in relatie tot gem. grootte en diepte  
(zie ook fig. 3-6)

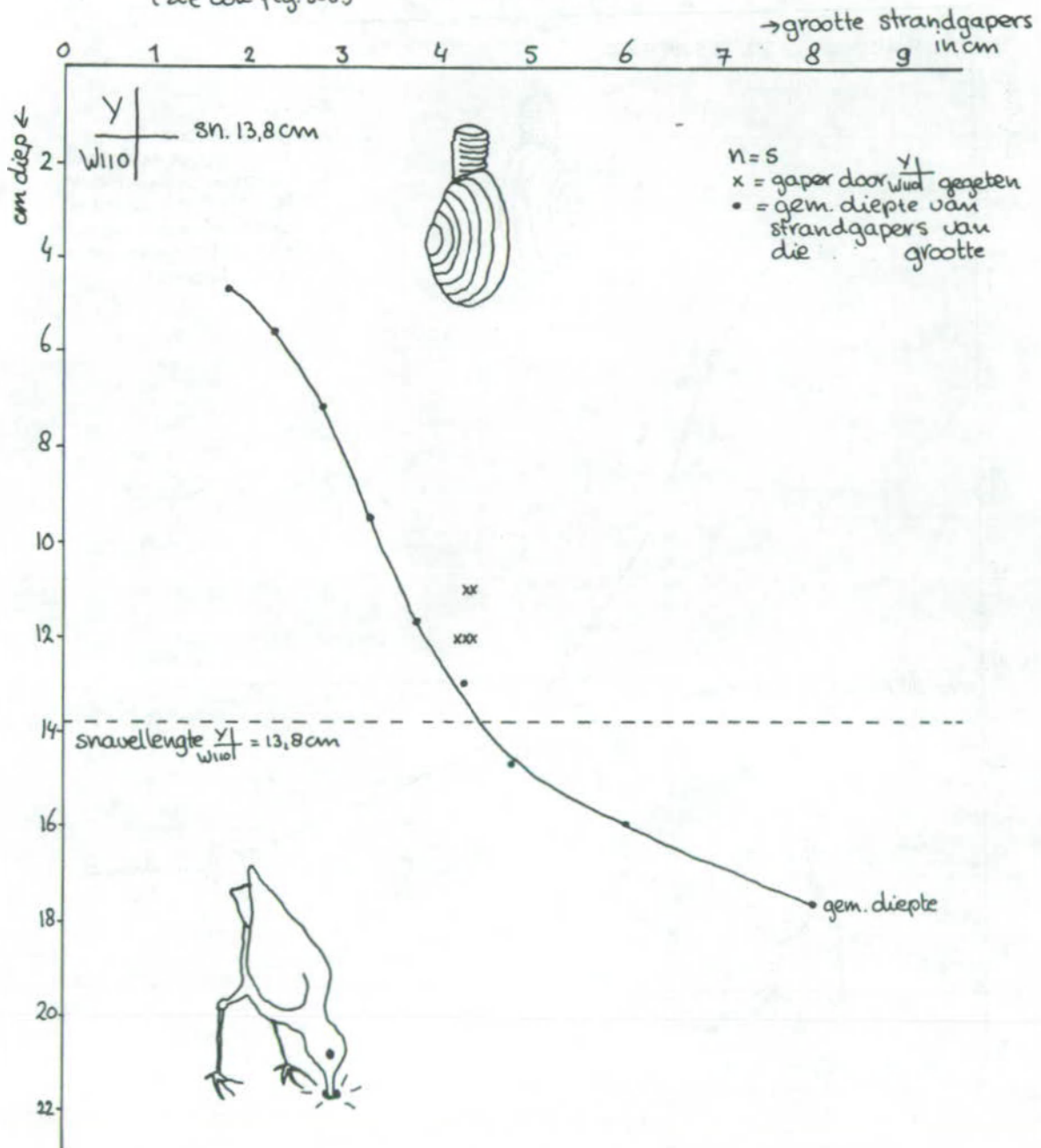


fig 5.3. Strandgapers door "hinkepoet" gegeten - in relatie tot gem. grootte  
 en diepte (zie ook fig. 3.6)

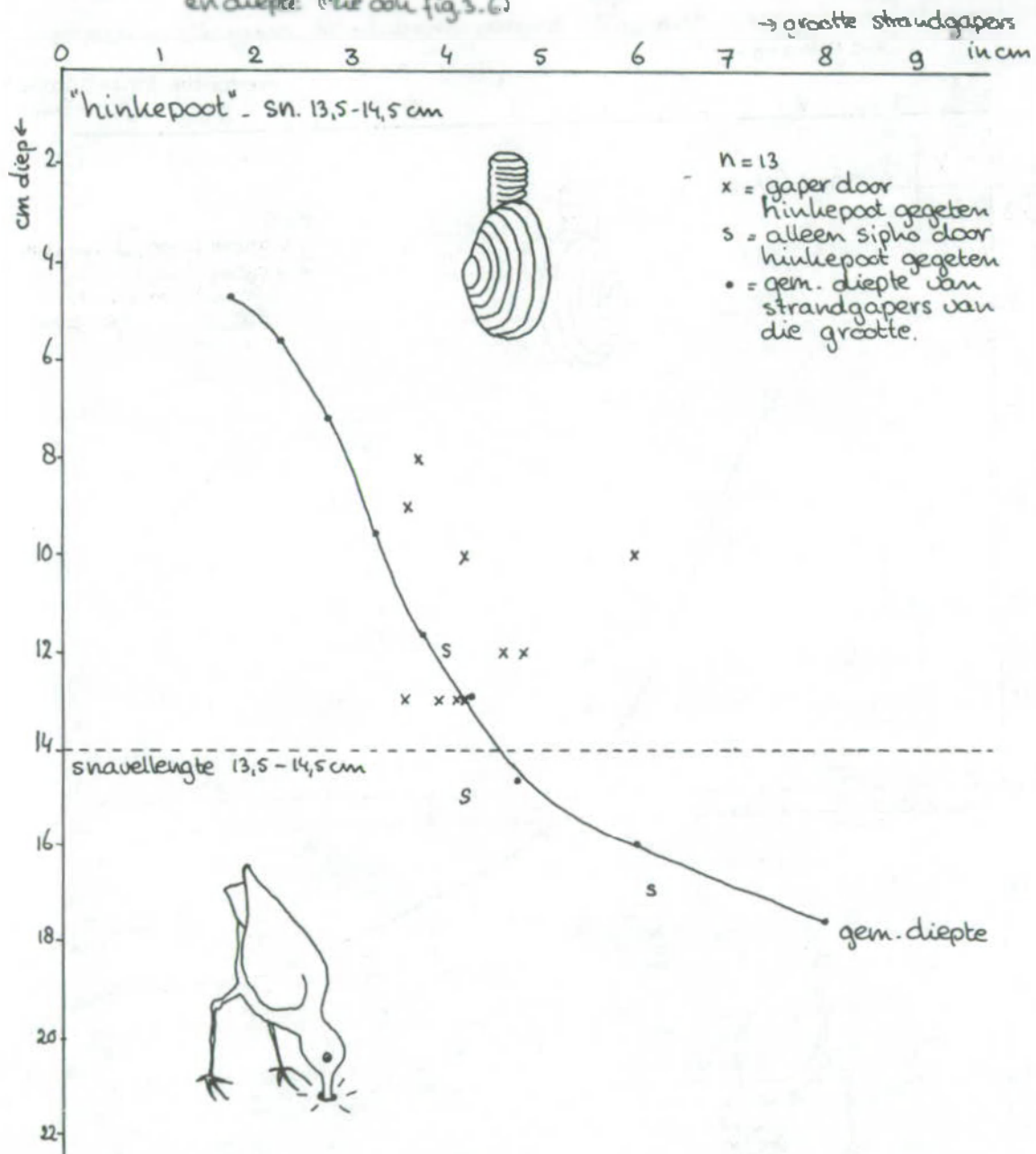
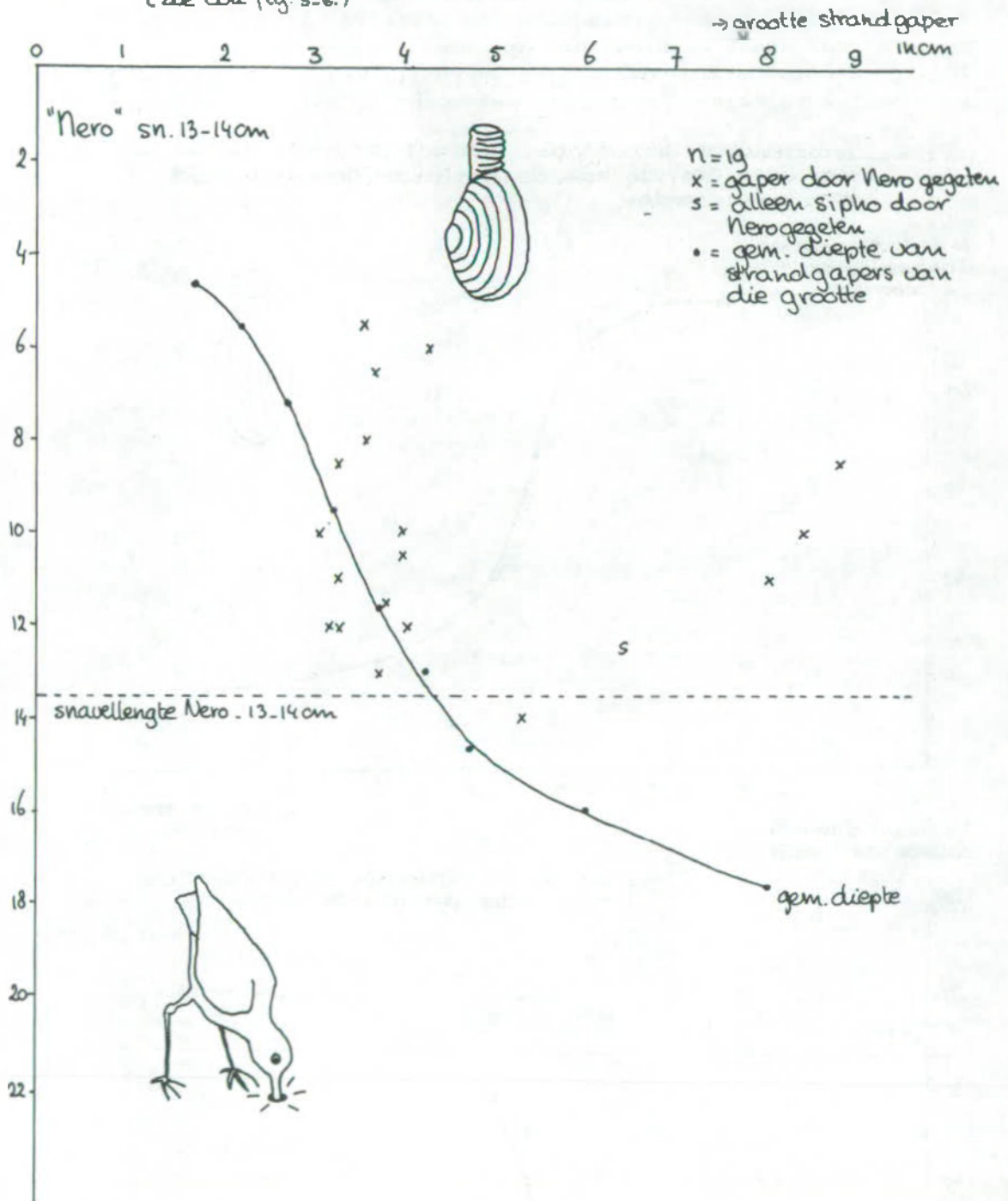


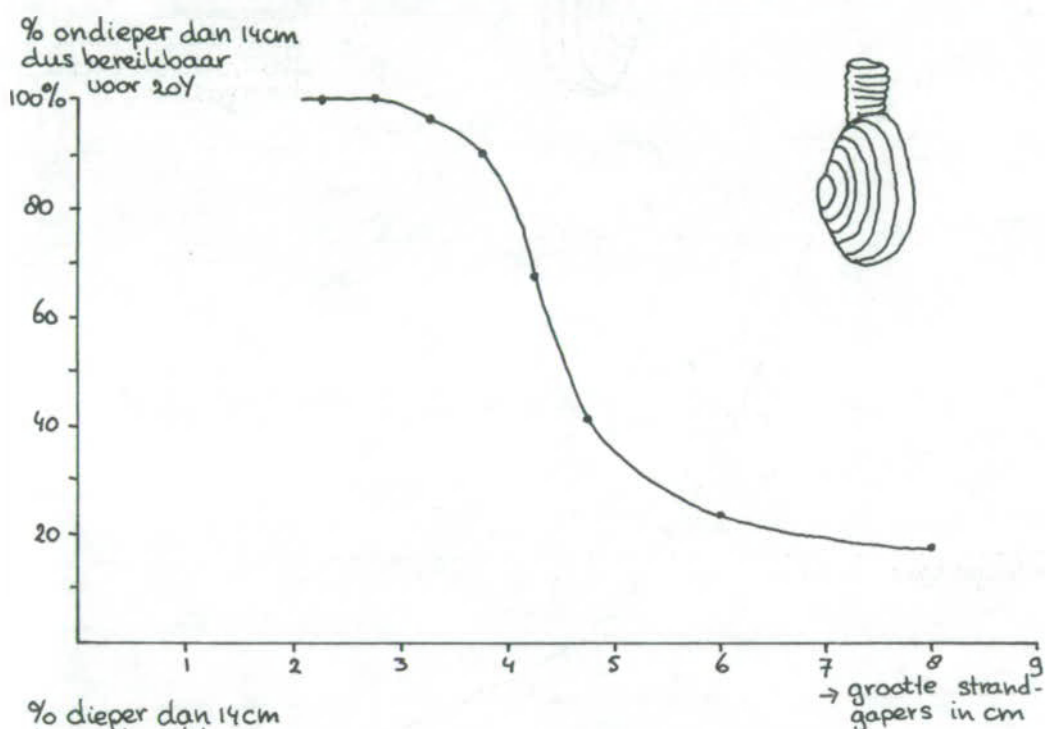


fig. 5-4. Strandgapers door "Nero" gegeten - in relatie tot gem. grootte en diepte  
(zie ook fig. 3-6.)



In deze vier grafieken is per vogel (resp. 20Y, YW110, hinkepoot en Nero) de snavel lengte weergegeven en de diepte van een aantal gapers die door hun gegeten waren. Gapers die dieper zitten dan de snavel lang is worden niet gegeten, of indien wel, dan alleen de siffo. Bovendien valt op dat de meeste gapers die ze eten ondieper zitten dan de gemiddelde gaper van die grootte zit, m.a.w. het lijkt er op dat ze vooral de grotere relatief ondiepe gapers uitkiezen. Bij 20Y (fig. 5-1) is zelfs 89,1 % boven het gemiddelde, en bovendien eet ze een aantal zeer grote strandgapers (7-9 cm) die opvallend ondiep zitten. In fig. 5-5 is te zien dat van deze grootte-klasse minder dan 20 % op voor haar bereikbare diepte zit! Het wordt nu wel duidelijk dat hoe

fig. 5.5.a % bereikbare strandgapers voor 20Y per grootte-klasse met deze grafiek kan de bereikbare productiviteit berekend worden.



% dieper dan 14cm  
dus onbereikbaar  
voor 20Y

fig. 5.5.b % onbereikbare strandgapers voor 20Y per grootte-klasse.

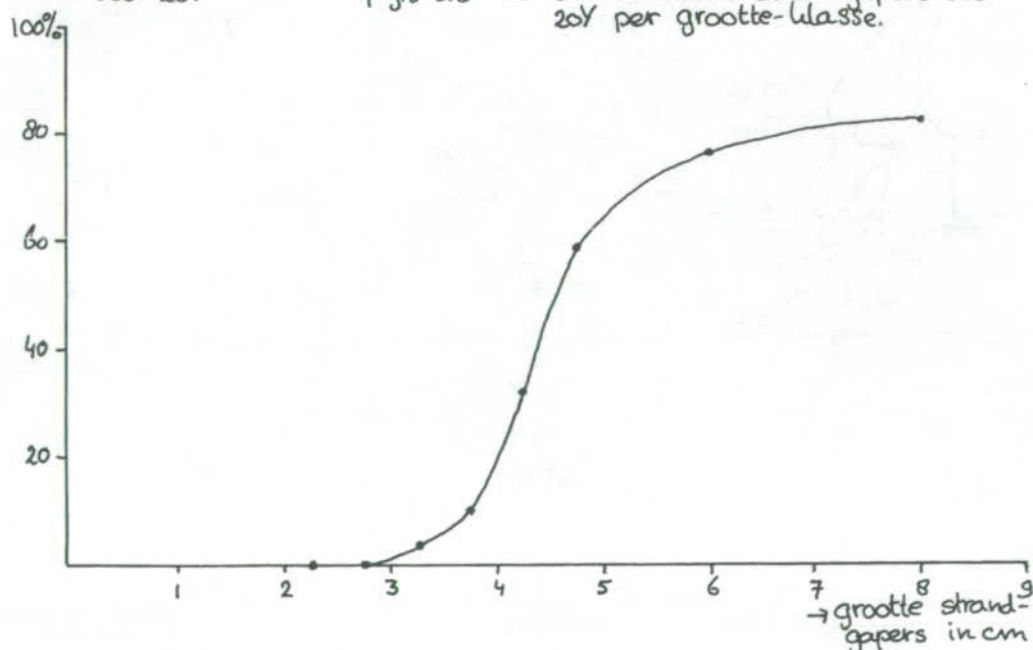
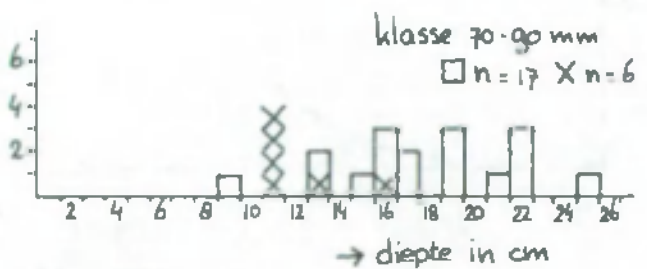
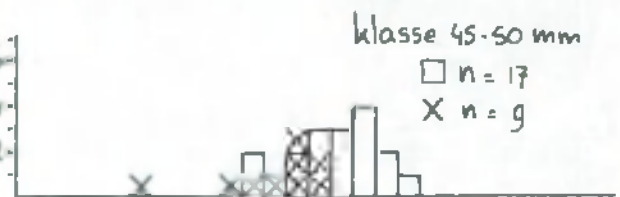
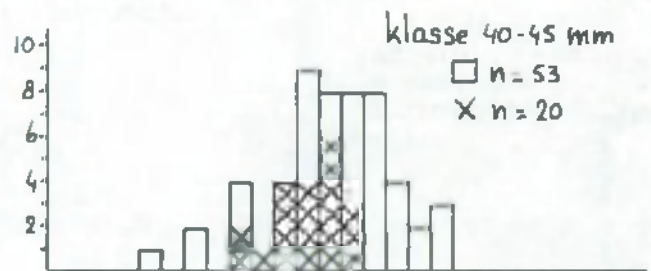
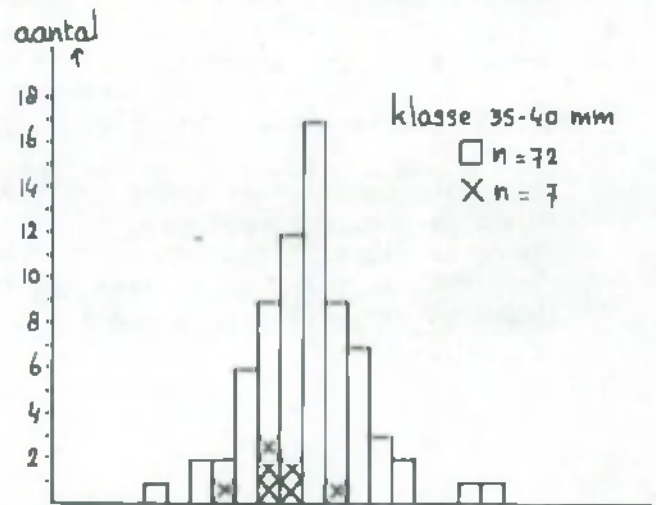
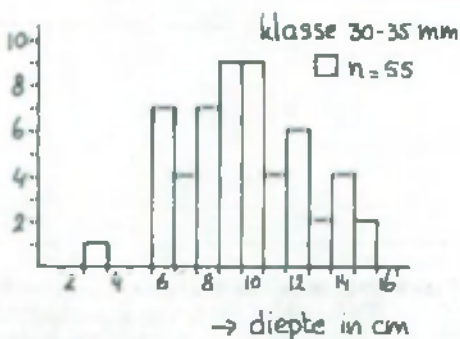
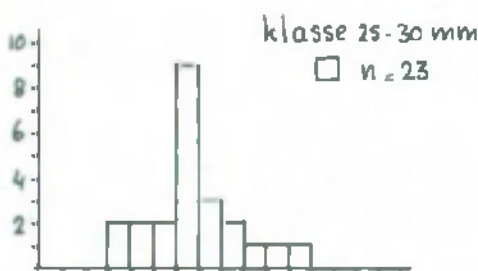
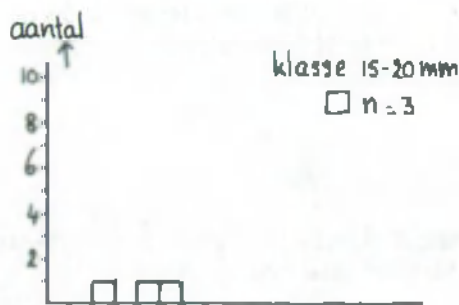


fig. 5-6. frequentie-verdeling van strandgapers per grootte-klasse over de diepte voor  
 □ gemonsterde strandgapers en voor X strandgapers gegeten door 20Y:  
 kleine worden niet gegeten, van de grote alleen tot een bepaalde  
 diepte ( $\pm 14$  cm).



langer je snavel is des te groter % van de grotere gapers voor jou bereikbaar zijn. Daarnaast is in fig. 5-1 t/m 4 te zien dat strandgapers kleiner dan 3 cm niet of nauwelijks gegeten worden. Hier moet echter bij opgemerkt worden dat de kleine gapers die dus ook snel opgegeten worden, moeilijker te vinden waren, enerzijds doordat in die korte hannestijd de plaats niet altijd even nauwkeurig vast te stellen was en anderzijds het kratertje (zie hst. 2-7.: gegeten gapers opgraven) veel kleiner en dus moeilijker te vinden was.

In fig. 5-6 is de frequentie verdeling per grootte-klasse over de diepte te zien van zowel het aanbod als de keuze die 20Y hieruit maakt.

We moeten nu wel inzien dat de  $\sigma^1$  in principe best gapers zouden kunnen eten; in fig. 5-7 en tabel 5-2 is te zien dat je met een snavel van 10 cm al bij 35 % van het aantal aanwezige strandgapers kan komen. Echter in fig. 5-8 is te zien dat dat slechts 13 % van de aanwezige biomassa strandgapers is m.a.w. ze kunnen eigenlijk alleen de kleintjes krijgen.

fig. 5-7. Verdeling van aantallen strandgapers over de diepte (in okt. '78) in relatie tot snavellengte van wulpen en hun menu.

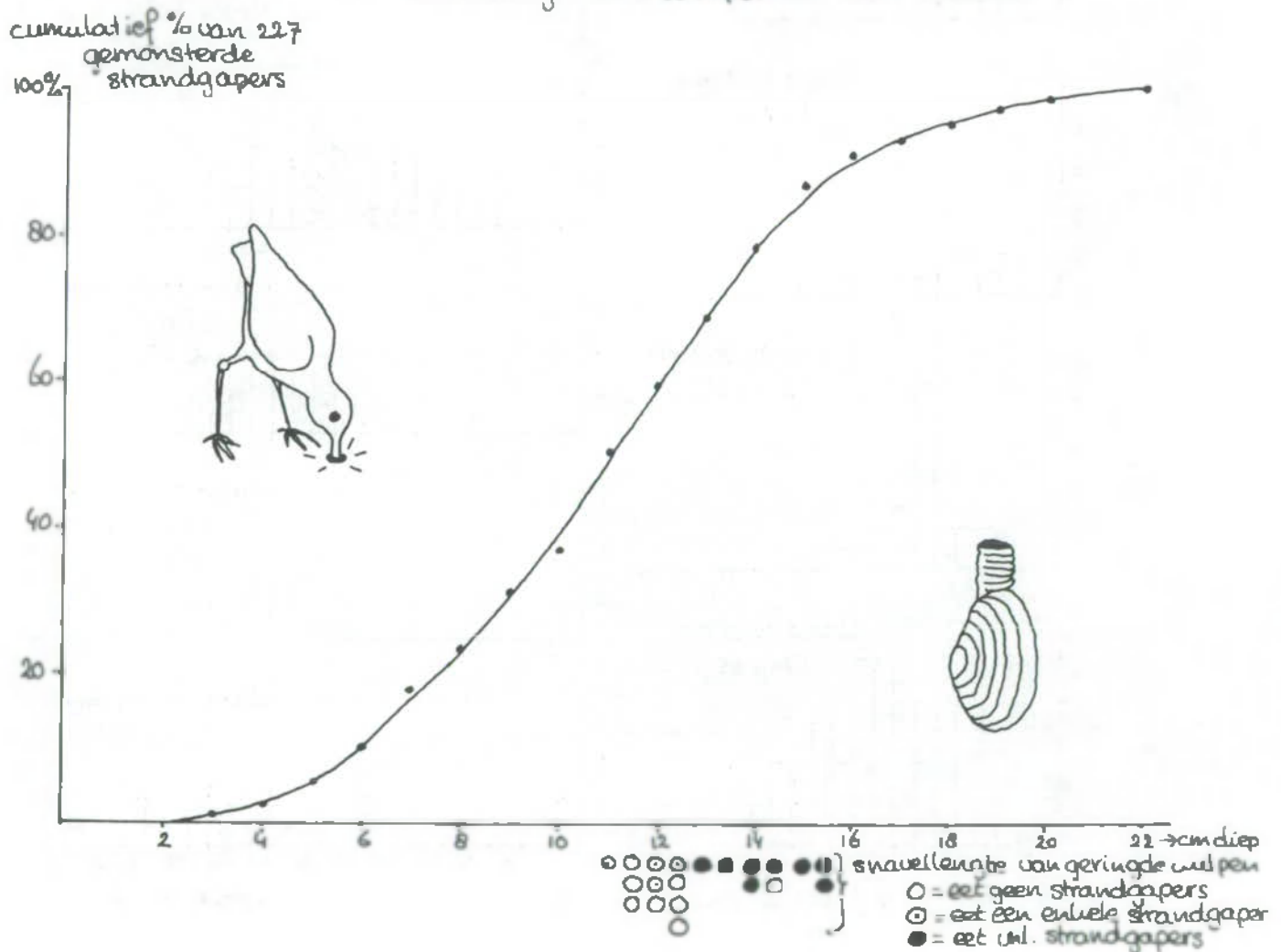
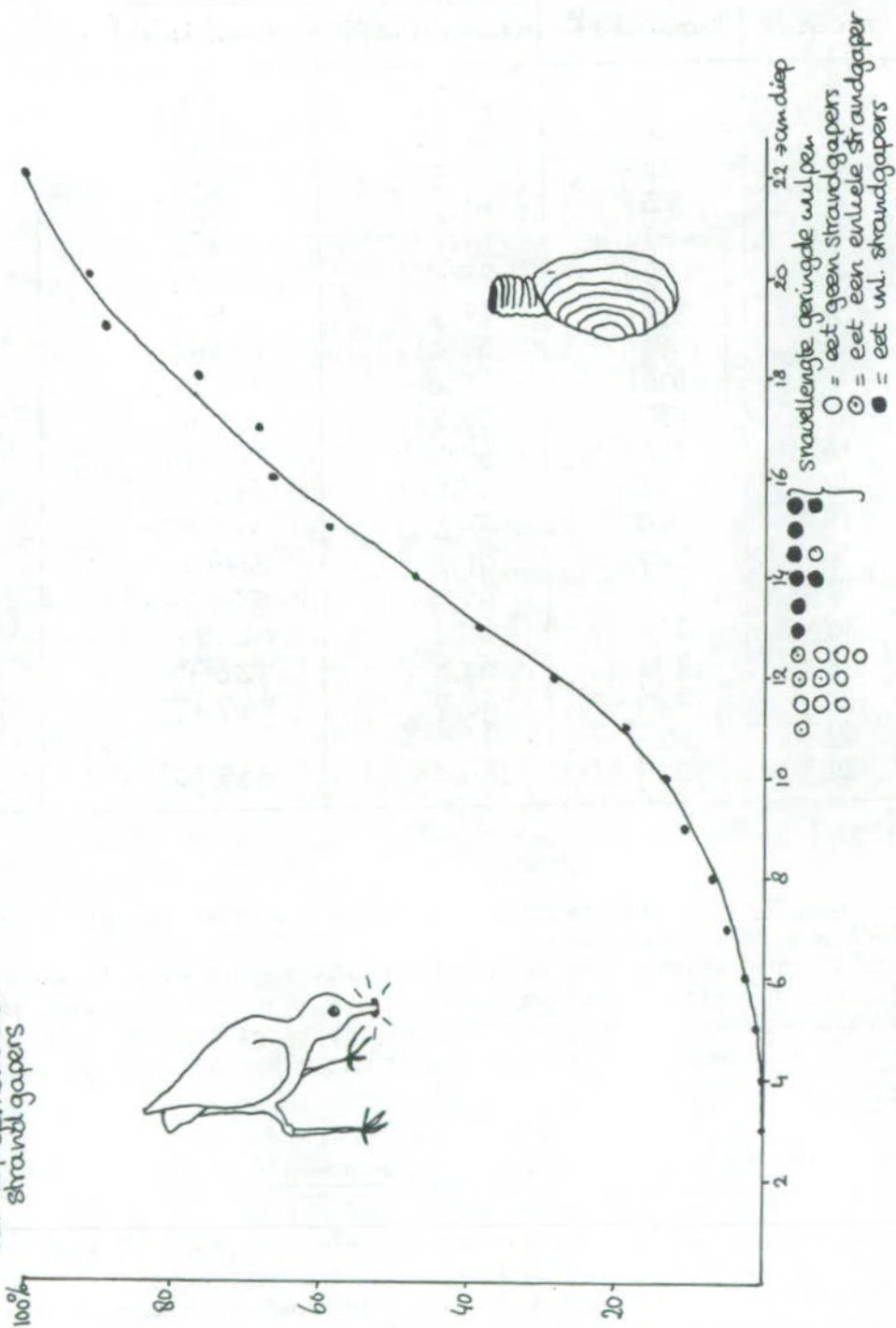




fig. 5-8. Verdeling van de biomassa strandgaper (in dit '78) over de diepte in relatie tot snavel lengte van culpen en hun menu.



Tabel 5-2. Verdeling van strandgaper-aantal en -biomassa over de diepte

| diepte<br>in cm | aantal<br>cumulatief | % aantal<br>cumulatief | biomassa<br>cumulatief (mg) | % biomassa<br>cumulatief |
|-----------------|----------------------|------------------------|-----------------------------|--------------------------|
| 3               | 3                    | 1,3                    | 104                         | 0,1                      |
| 4               | 6                    | 2,6                    | 298                         | 0,4                      |
| 5               | 13                   | 5,7                    | 998                         | 1,2                      |
| 6               | 23                   | 10,1                   | 2865                        | 2,6                      |
| 7               | 41                   | 18,1                   | 4062                        | 5,0                      |
| 8               | 54                   | 23,8                   | 5724                        | 7,0                      |
| 9               | 72                   | 31,7                   | 8957                        | 11,0                     |
| 10              | 84                   | 37,0                   | 10967                       | 13,4                     |
| 11              | 104                  | 45,8                   | 15194                       | 18,6                     |
| 12              | 135                  | 59,5                   | 23241                       | 28,5                     |
| 13              | 156                  | 68,7                   | 31484                       | 38,6                     |
| 14              | 178                  | 78,4                   | 38381                       | 47,1                     |
| 15              | 197                  | 86,8                   | 48085                       | 58,9                     |
| 16              | 207                  | 91,2                   | 54442                       | 66,7                     |
| 17              | 211                  | 92,9                   | 55974                       | 68,6                     |
| 18              | 216                  | 95,1                   | 62496                       | 76,6                     |
| 19              | 221                  | 97,4                   | 72895                       | 89,4                     |
| 20              | 224                  | 98,7                   | 74747                       | 91,6                     |
| 21              |                      |                        |                             |                          |
| 22              | 227                  | 100,0                  | 81570                       | 100,0                    |

Maar nu rijst de vraag: bij welke snavel lengte wordt het dan wel rendabel gapers te gaan eten?

Het blijkt (zie fig. 5-7 en fig. 5-8) dat vogels die een snavel van 12,5 cm of korter hebben er niet of nauwelijks aan beginnen om gapers te gaan eten en dat de grens ligt bij 13 cm of langer; voor deze vogels bestaat het menu voor een groot deel uit strandgapers.

#### 5.4. Verschillen in voedselkeuze binnen een individu

Behalve dat bleek dat tussen individuen verschillen bestaan in voedselkeuze, blijkt dat er ook binnen een individu allerlei verschillen in voedselkeus bestaan in ruimte en tijd. Zie b.v. tabel 5-3; de voorkeuren of keuzes die 20Y in de loop van onze waarnemingsperiode maakte per dag. Hier kunnen in het kort alvast de volgende opmerkingen over gemaakt worden:

- \* In de loop van de tijd neemt het aantal krabben geleidelijk af, na half oktober worden ze niet meer door haar gegeten.
- \* Het aantal gegeten strandgapers is in juli en augustus minder dan in de maanden daarna.
- \* Af en toe blijkt er een dag te zijn waarop 20Y wadpieren eet.

## Menu van 20Y van juli '78 tot december '78

## Tabels-3

| datum | min. *<br>fourtyd | aantal<br>krabben | aantal<br>strand-<br>gapers | aantal<br>wad-<br>pieren | aantal<br>krabbe-<br>broeders | aantal<br>gar-<br>nalen | aantal<br>losse<br>kleppen |
|-------|-------------------|-------------------|-----------------------------|--------------------------|-------------------------------|-------------------------|----------------------------|
| 8/7   |                   | 52                | 16                          | bij herpels<br>zandbank  |                               |                         |                            |
| 12/7  |                   | 106               | 17                          |                          |                               |                         |                            |
| 13/7  |                   | 91                | 50                          |                          |                               |                         |                            |
| 18/7  |                   | 68                | 14                          |                          |                               |                         |                            |
| 22/7  | 289               | 124               | 34                          |                          |                               |                         |                            |
| 28/7  | 239               | 88                | 101                         |                          |                               |                         |                            |
| 7/8   | 186               | 17                | 61                          |                          |                               | 1                       |                            |
| 12/8  | 129               | 19                | 33                          |                          | 12                            | 58                      |                            |
| 13/8  | 176               | 50                | 49                          |                          | 2                             |                         |                            |
| 14/8  | 231               | 40                | 53                          | 27 **                    | 7                             | 1                       |                            |
| 16/8  | 259               | 41                | 37                          | 44                       |                               | 3                       |                            |
| 17/8  | 208               | 21                | 104                         |                          | 11                            | 1                       |                            |
| 19/8  | 225               | 39                | 65                          |                          | 4                             |                         |                            |
| 25/8  | 224               | 17                | 58                          | 33                       | 45                            | 10                      |                            |
| 26/8  | 192               | 10                | 27                          | 63                       | 26                            |                         |                            |
| 27/8  | 112               | 6                 | 64                          |                          | 2                             |                         |                            |
| 11/9  | 146               | 33                | - (wind kracht 9)           |                          | 22                            | 2                       |                            |
| 13/9  | 169               | 19                | 40                          | 25                       | 9                             |                         | 2                          |
| 16/9  | 285               | 9                 | 99                          |                          | 36                            | 80                      | 50                         |
| 24/9  | 281               | 23                | 64                          |                          | 19                            | 153                     |                            |
| 25/9  | 242               | 21                | 80                          |                          | 14                            | 26                      | 1                          |
| 26/9  | 266               | 7                 | 94                          | 16                       | 4                             | 13                      | 33                         |
| 27/9  | 216               | 3                 | 112                         |                          | 23                            | 1                       | 8                          |
| 29/9  | 153               | 6                 | 45                          |                          | 16                            | 6                       | 8                          |
| 12/10 | 239               | 14                | 13                          | 106                      | 8                             | 4                       | 1                          |
| 14/10 | 150               | 7                 | 91                          |                          | 1                             | 6                       | 38                         |
| 15/10 |                   |                   |                             |                          |                               |                         |                            |
| 26/10 | 221               |                   | 107                         |                          | 3                             | 2                       | 55                         |
| 28/10 | 185               |                   | 154                         |                          |                               |                         | 54                         |
| 11/11 | 212               |                   | 90                          |                          |                               |                         | 14                         |
| 25/11 | 139               |                   | 89                          |                          |                               | 1                       | 12                         |
| 25/12 |                   |                   | 98                          |                          |                               |                         | 15                         |

\* fourtyd = tijd gevolgd - tijd kwijt - tijd poetsen  
- tijd pitten - tijd agressie -  
tijd kijken.

\*\* voor het eerst ontdekt dat 20Y naar de  
zandbank gaat.

Hiervoor vertrok ze naar de zgn. zandbank, dat ontdekten we pas op 14 augustus, dus het is ons niet bekend of ze daarvoor ook af en toe zo'n uitstapje maakte en wadpieren at.

- \* Wat de krabbebroedjes en de losse kleppen betreft, deze werden aanvankelijk door ons wel eens verward; iets van het oppervlak gepikt dat bliksemsnel ingeslikt werd. Toch lijkt het er op dat deze vooral later in het seizoen aan bod kwamen.
- \* Ten slotte de garnalen; er bleek af en toe duidelijk een 'garnalendag' te zijn, terwijl daarnaast af en toe nog wel een paar gegeten werden.

Om enig inzicht te krijgen op de achtergronden van deze voedselkeuzes van 20Y en andere wulpen, zullen hieronder allerlei mogelijke factoren aan de orde komen.

#### a. Prooidichtheid - verschil in de ruimte - baas van H2

In het zuidelijk deel van het NO-kwadrant komen slijkgapers in verschillende dichtheden voor (zie fig. 3-40, hoofdstuk 3) variërend van 100-900 per m<sup>2</sup>.

Daarnaast treffen we er ook een verschil in wormendichtheid, d.w.z. wanneer we alleen de wadpier en de zeeduizendpoot bekijken. We hebben in dit gebied een paar keer een ongeringde individueel herkenbare vogel, de baas van H2 vrij lang achter elkaar kunnen volgen. Dat was vooral mogelijk omdat hij daar een territorium verdedigde en zo steeds als de 'baas' te herkennen was. Dit ♂ waarvan we de snavel schatten op 11 tot 12 cm at vooral de siphos van slijkgapers, ook wel 'frutsels' genoemd en wormen. Helaas konden we vaak niet onderscheiden of dit wadpieren of zeeduizendpotten waren, en daarom zijn ze samen gevat onder de categorie wormen. De aanleiding voor de baas van H2 om naar een ander deel van z'n territorium te gaan (met andere prooidichtheden en verhoudingen) was vaak het verjagen van een indringer. Na zo'n actie begon hij meestal ter plekke weer te fourageren.

Zo waren we in staat te kijken in hoeverre hier het verschil in prooidichtheid in de ruimte van invloed was op de voedselkeuze. De gegevens zijn weergegeven in tabel 5-4.

De voedselkeuze zal steeds afhankelijk zijn van de dichtheid van beide prooi-soorten, maar kan bovendien afhankelijk zijn van een voorkeur voor de ene prooi-soort boven de andere.

Om het eerste effect te bekijken, moeten we eerst de beide prooi-soorten afzonderlijk onder de loupe nemen.

We verwachten dat de prooidichtheid een positief effect heeft op de eetsnelheid, maar boven een bepaald niveau zal er, i.v.m. de hannestijd per prooi, geen verdere toename zijn. Dit wordt wel de functionele respons genoemd (Holling in Krebs 1978).

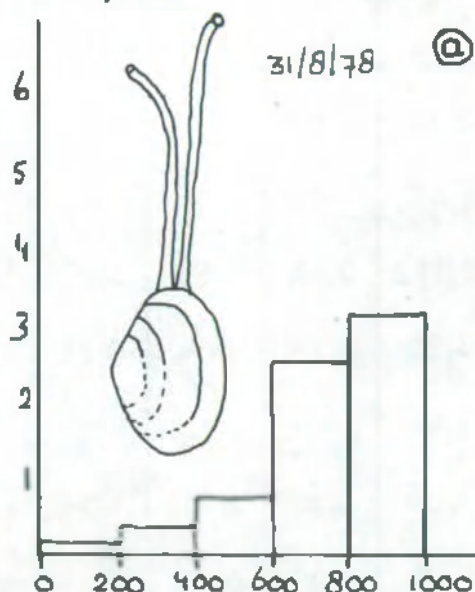
Hoewel bij onze gegevens de eetsnelheid (opname per minuut) een beetje onnauwkeurige maat is (er is geen esterline-protocol met aparte zoek-tijden per prooi gemaakt, zodat niet onderscheiden kon worden welk deel van de tijd hij naar wormen en welk deel van de tijd hij naar slijkgaper siphos zocht en bovendien alleen de aantallen en niet de biomassa van de opname bekend zijn), willen we toch proberen om enige conclusies uit de gegevens te trekken.

In fig. 5-9 is te zien dat zowel voor slijkgapersiphos (f) als voor wormen in grote lijnen geldt, dat hoe hoger de prooidichtheid is des te groter aantal er van die prooi gegeten wordt per minuut fourageren. Men zou dus, met de nodige voorzichtigheid (zie boven) kunnen zeggen dat hier zowel voor slijkgapersiphos als voor wormen sprake is van een functionele respons.

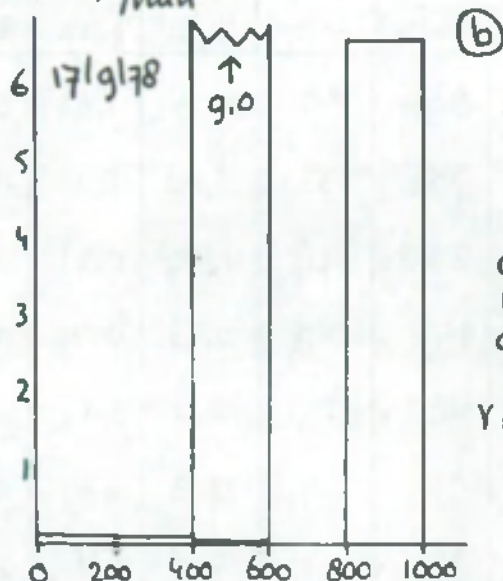


fig. 5-9 relatie aanbod en opname per proefsoort  
door "baas van H<sub>2</sub>"

aantal f /min



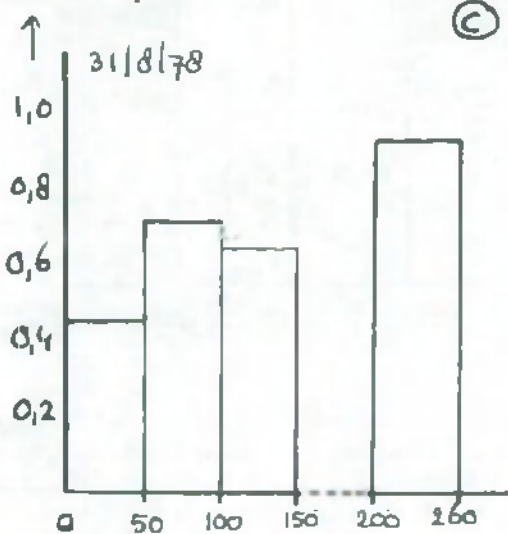
aantal f /min



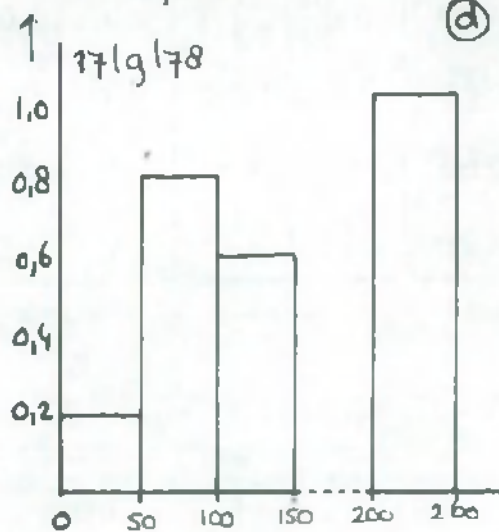
correlatie  
voor beide  
dagen  
samen:  
 $r = 0,65$

→ aantal slylgapen per m²

aantal w/min



aantal w/min



correlatie  
voor beide  
dagen  
samen:  
 $r = 0,46$



→ aantal wormen per m²

Prooikeuze baas H2  
Tabel 5-4

| vak | aanbod 1/8/78     |                  |      | opname 31/8/78 |       |       | opname 17/9/78 |       |      |
|-----|-------------------|------------------|------|----------------|-------|-------|----------------|-------|------|
|     | Sl/m <sup>2</sup> | W/m <sup>2</sup> | Sl/W | f/min          | W/min | f/W   | f/min          | W/min | f/W  |
| G1  | 896               | 42               | 21,3 | 1,02           | 0,26  | 3,92  | -              | -     | -    |
| G2  | 756               | 133              | 5,68 | 2,51           | 0,42  | 5,98  | -              | -     | -    |
| G3  | 238               | 126              | 1,89 | 0,21           | 1,22  | 0,172 | 0,19           | 1,23  | 0,15 |
| G4  | 196               | 259              | 0,76 | 0,29           | 0,92  | 0,32  | 0,23           | 1,04  | 0,22 |
| H1  | 882               | 21               | 42,0 | 3,51           | 1,02  | 3,44  | -              | -     | -    |
| H2  | 854               | 105              | 8,13 | 4,79           | 0,41  | 11,68 | 6,6            | 0,0   | ∞    |
| H3  | 266               | 77               | 3,45 | 1,18           | 0,57  | 2,07  | 0,0            | 0,64  | 0    |
| H4  | 210               | 70               | 3,0  | 0,11           | 0,68  | 0,16  | 0,21           | 0,99  | 0,21 |
| H5  | 112               | 91               | 1,23 | 0,16           | 0,89  | 0,18  | 0,0            | 0,86  | 0    |
| I1  | 574               | 21               | 27,3 | 0,0            | 0,97  | 0     | -              | -     | -    |
| I2  | 560               | 14               | 40,0 | 1,50           | 0,0   | ∞     | 9,0            | 0,0   | ∞    |
| I3  | 266               | 0                | ∞    | 0,0            | 0,0   | 1     | 0,0            | 0,39  | 0    |
| I4  | 126               | 126              | 1,0  | 0,0            | 0,53  | 0     | -              | -     | -    |

Sl = slijkgaper      W = worm (zeedruizendpoot + wadpier)      f = frutsel (slijkgapersipho)

Opgemerkt moet nog worden dat een slijkgaper 2 siphos heeft, maar aanzien normaal alleen de instroomsipho aan het wadoppervlak is en de uitstroomsipho ingetrokken is tot enige centimeters onder 't wadoppervlak, kunnen we er toch wel van uitgaan dat per slijkgaper steeds slechts één sipho gegeten wordt.

Nu komen we op het 2e punt wat hier mee kan spelen bij de prooikeuze nl. een voorkeur voor de ene prooi boven de andere.

Nu blijkt dat in vakken waar zowel veel slijkgapers zitten, als waar veel wormen zitten er opvallend veel slijkgapersipho's worden gegeten: gemiddeld 4,63 per min. (zie tabel 5-5), d.w.z. als er overal "genoeg" van is lijkt het alsof de 'baas van H2' het liefst slijkgapersipho's eet. Echter wanneer er van beide soorten weinig aanwezig zijn dan wordt er nauwelijks meer een sipho gegeten en juist wel wormen.

Tabel 5-5 Opname per prooi-soort in relatie tot aanbod van beide prooi-soorten.

| val                                                                  | Sl/m <sup>2</sup> | W/m <sup>2</sup> | f/min | w/min | f/w   |
|----------------------------------------------------------------------|-------------------|------------------|-------|-------|-------|
| G <sub>2</sub> , H <sub>2</sub>                                      | > 500             | > 100            | 4,63  | 0,28  | 16,54 |
| G <sub>1</sub> , H <sub>1</sub> ,<br>I <sub>1</sub> , I <sub>2</sub> | > 500             | < 100            | 3,01  | 0,45  | 6,69  |
| G <sub>3</sub> , G <sub>4</sub> ,<br>I <sub>4</sub>                  | < 500             | > 100            | 0,18  | 0,99  | 0,18  |
| H <sub>3</sub> , H <sub>4</sub> ,<br>H <sub>5</sub> , I <sub>3</sub> | < 500             | < 100            | 0,21  | 0,63  | 0,33  |

Bij weinig wormen en veel slijkgapers worden er door de baas van H<sub>2</sub> veel slijkgapersipho's gegeten en bij veel wormen en weinig slijkgapers hebben de wormen de voorkeur.

Goss-Custard (1978) vond bij tureluurs dat het aantal opgenomen voorkeursprooien (grote wormen) afhangt van de dichtheid van deze voorkeursprooi en dat het aantal opgenomen niet-voorkeursprooien (kleine wormen) ook afhangt van de dichtheid van de voorkeursprooi, maar niet van de dichtheid van de niet-voorkeursprooi.

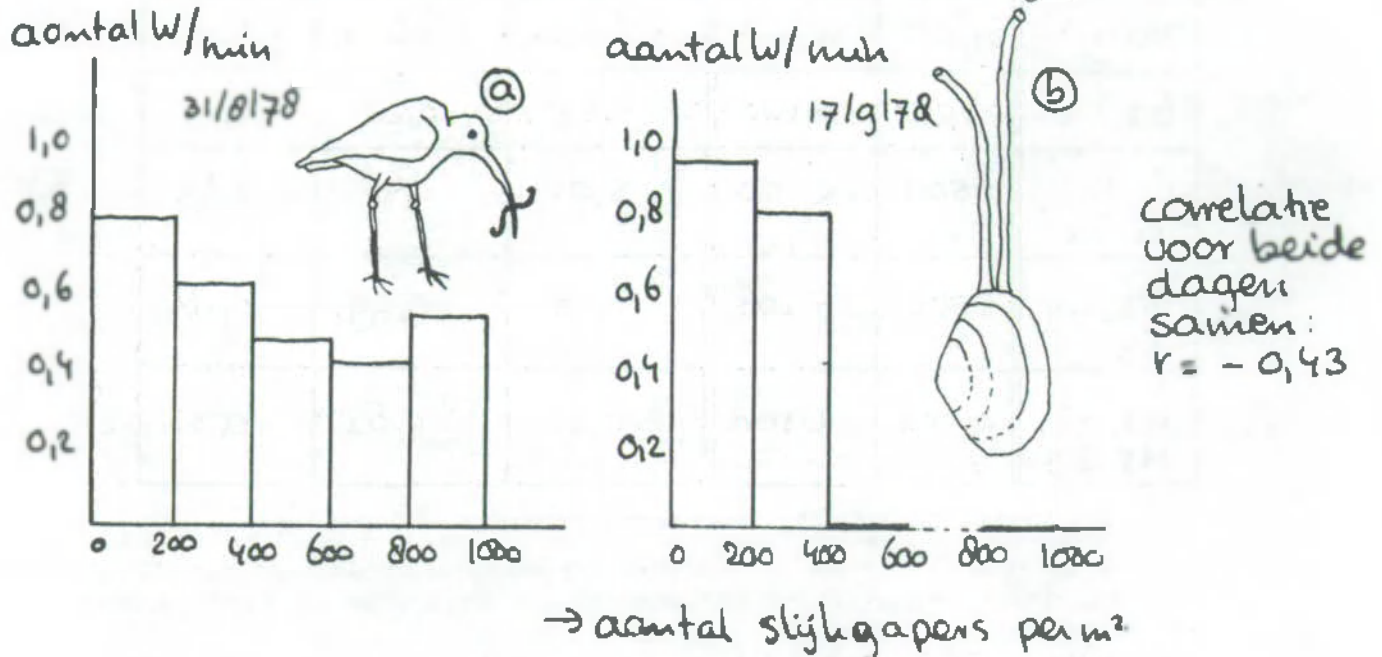
Beschouwen we in ons geval de slijkgapersipho's als voorkeursvoedsel, dan vinden we dat de opname van sipho's duidelijk gecorreleerd is aan de dichtheid van slijkgapers ( $r = 0,65$  bij  $n = 21$ ). De opname van de niet-voorkeursprooi, in ons geval de wormen, blijkt, zoals al in fig. 5-9 (c) en (d) te zien was, wel gecorreleerd te zijn met z'n eigen dichtheid ( $r = 0,46$  bij  $n = 21$ ), maar ook vinden we een significante negatieve correlatie, hetzij iets lager, met de dichtheid van de voorkeursprooi ( $r = -0,43$  bij  $n = 21$ ), zie ook fig. 5-10.

Met enige voorzichtigheid zou toch gesteld mogen worden dat de baas van H<sub>2</sub> een lichte voorkeur heeft voor slijkgapersipho's.

Maar waarom zou de baas van H<sub>2</sub> slijkgapersipho's prefereren boven wormen? Uit 't volgende globale rekenvoorbeeld blijkt dat wormen meer calorieën per tijdseenheid fourageren opleveren dan slijkgapersipho's. Nemen we aan dat een gemiddelde slijkgaper 3 cm is, dan komt dat overeen met 100 mg biomassa (zie hst. 3-7). De biomassa van de sipho's is + 8% van het totale gewicht. Eén sipho zal dus + 4 mg zijn. Wanneer we aannemen dat een gemiddelde zeeduizendpoot 8 à 10 cm is, dan levert dit per worm 40-60 mg biomassa op (zie hst. 3-6).

Hoewel de baas van H<sub>2</sub> gemiddeld 2 tot 3 keer zoveel sipho's per minuut fourageren eet dan wormen, is de opbrengst hiervan toch minder: 3 sipho's = + 12 mg tegen 1 worm = + 40-60 mg. Wanneer hij alleen wormen zou eten zou hij 4x zoveel aan biomassa binnenkrijgen in dezelfde tijd. Het verschil wordt nog groter wanneer we bedenken, dat misschien niet de hele sipho, maar slechts een stukje ervan gegeten wordt en bovendien bij de wormen ook wadpieten zitten, die gemiddeld veel zwaarder zijn dan zeeduizendpoten.

fig. 5-10. Relatie tussen opname "niet-voorkeursprooi" (wormen) en het aanbod van de "voorkeursprooi" (slijkgapersipho's)



De optimale fourageerstrategie zou dus zijn de sipho's te negeren en alleen wormen te zoeken.

Goss-Custard (1977) vond echter ook dat tureluurs slijkgarnalen prefereren boven wormen, hoewel wormen ook meer calorieën op zouden leveren. Hij vermoedde dat de slijkgarnalen geprefereerd werden omdat het naar behoefte selecteren van bepaalde nutriënten van meer belang is dan het energetisch maximaliseren van de voedsel-opname.

Ook Joost Tinbergen (1978) vond dat spreeuwen naast calorieën ook de kwaliteit van het voedsel lieten meespelen bij hun keuze.

Het is moeilijk te achterhalen waarom de kwaliteit van slijkgapersipho's hoger zou zijn dan die van wormen, maar dit zou een verklaring kunnen zijn voor onze resultaten.

Tot slot moet bij dit alles nog de activiteit van de slijkgapersipho's betrokken worden: Hughes (1969) vond in aquarium-omstandigheden dat gemiddeld een instroomsipho 20 minuten per uur aan het wadoppervlak voedsel zoekt. Wanneer dit in onze veldsituatie ook zo zou zijn dan is de 'effectieve dichtheid' van slijkgapersipho's slechts een derde van de absolute slijkgaper-dichtheid. Waarschijnlijk neemt de activiteit van de sipho's in de loop van het getij ook af, daar er alleen gefourageerd wordt als er een klein laagje water boven het wateroppervlak staat. (Hughes, 1969, zie ook hst. 3-7). Helaas hebben wij zelf niet waargenomen wat het verschil bij laag water is geweest in onze situatie tussen de effectieve en de absolute dichtheid.



b. Prooidichtheid - verschil in ruimte - 20Y

Terwijl we bij de baas van H2 zagen dat hij binnen z'n territorium verschil in prooidichtheid en verschil in prooikeuze had, blijkt dat 20Y naast haar territorium, waar ze vooral gapers en krabben eet en slechts bij hoge uitzondering een wadpier, ze af en toe uitstapjes maakt naar de zgn. zandbank, een plaat ten noorden van de landaanwinningsvakken op + 300 meter afstand. Op de zandbank eet ze vrijwel uitsluitend wadpieren en af en toe een krab.

Er was ook hier een duidelijk verschil in prooidichtheid: in het NO-kwadrant was de gemiddelde wadpierendichtheid 4x zo laag als op de zandbank (zie hst. 3.4) en op de zandbank kwamen vrijwel geen strandgapers voor en in NO-kwadrant in augustus + 50 per m<sup>2</sup> (zie ook hst. 3-2).

Nu buigen we ons over de vraag waarom 20Y op een bepaald moment besluit om uit haar territorium, dat ze steeds verdedigt, weg te vliegen om enige tijd ( $\frac{1}{2}$  -  $1\frac{1}{2}$  uur meestal) op de zandbank wadpieren te gaan eten. Wanneer zij haar voedselopname wil maximaliseren kan je je voorstellen dat ze juist op een moment dat haar succes (om welke reden dan ook) tijdelijk afneemt, besluit haar geluk elders te proberen. Om hier enig inzicht in te krijgen hebben we gekeken naar de voedselopname het laatste half uur voordat ze naar de zandbank vertrekt: gemiddeld over de 7 uitstapjes blijkt dat deze voedselopname aanzienlijk lager is dan het gemiddelde voor het gehele getij (zie fig. 5-11 en tabel 5-6).

tabel 5-6. fourageersukses van 20Y bij uitstapjes naar de zandbank. (ZB)

| datum | opname: ma/sec. Fourageertijd          |                                            |                                               |                                                      |                          |
|-------|----------------------------------------|--------------------------------------------|-----------------------------------------------|------------------------------------------------------|--------------------------|
|       | laatste $\frac{1}{2}$ uur voor vertrek | eerste $\frac{1}{4}$ uur na aankomst op ZB | laatste $\frac{1}{4}$ uur voor vertrek van ZB | eerste $\frac{1}{2}$ uur na terugkeer in territorium | gem. over het hele getij |
| 14/8  | 1,80                                   | 2,99                                       | 1,69                                          | 1,64                                                 | 2,97                     |
| 16/8  | 1,26                                   | 6,03                                       | 1,42                                          | 0,95                                                 | 2,68                     |
| 16/8  | 1,69                                   | 4,71                                       | 2,48                                          | 2,50                                                 | 2,68                     |
| 25/8  | 1,55                                   | 5,22                                       | 8,00                                          | 1,68                                                 | 2,90                     |
| 26/8  | 2,09                                   | 4,14                                       | 1,40                                          | 1,96                                                 | 3,13                     |
| 13/9  | 0,85                                   | 5,50                                       | 4,31                                          | 1,88                                                 | 3,16                     |
| 26/9  | 1,84                                   | 3,75                                       | 3,96                                          | 2,06                                                 | 2,40                     |
| gem   | 1,58                                   | 4,62                                       | 3,32                                          | 1,81                                                 | 2,85                     |

Aangekomen op de zandbank is de opname direct veel hoger! Voordat ze weer terugkeert naar haar territorium blijkt gemiddeld dit 'succes' weer wat afgenomen te zijn: het is veel lager dan het 'ZB-gemiddelde'. Bij terugkeer in het territorium is het succes het eerste half uur echter hoger dan het laatste kwartier op de zandbank.

Bij terugkeer in haar territorium heeft ze in vele gevallen te maken met allerlei indringers in haar territorium, die daar tijdens haar afwezigheid ongestoord konden fourageren. In dit eerste half uur na terugkeer in haar territorium moet ze relatief veel tijd besteden aan agressie (zie tabel 5-7), en dit kan een verklaring zijn voor haar relatief

tabel 5-7. Tijd besteed aan agressie door 20Y bij uitstapjes naar de zandbank (ZB).

| datum | sec. tijd besteed aan agressie |                          |                                             |                                             |
|-------|--------------------------------|--------------------------|---------------------------------------------|---------------------------------------------|
|       | laatste 1/2 uur voor vertrek   | laatste 1/4 uur op de ZB | 1 <sup>e</sup> 1/2 uur terug in territorium | 2 <sup>e</sup> 1/2 uur terug in territorium |
| 14/8  | 0                              | 0                        | 28                                          | 18                                          |
| 16/8  | 35                             | 3                        | 250                                         | 0                                           |
| 16/8  | 0                              | 0                        | 0                                           | 0                                           |
| 25/8  | 43                             | 0                        | 220                                         | 143                                         |
| 26/8  | 42                             | 5                        | 769                                         | 376                                         |
| 13/8  | 75                             | 16                       | 30                                          | 2                                           |
| 26/9  | 63                             | 3                        | 147                                         | 112                                         |
| gem.  | 36,9                           | 4                        | 206                                         | 93                                          |
| %tijd | 2%                             | 0,4%                     | 11,5%                                       | 5%                                          |

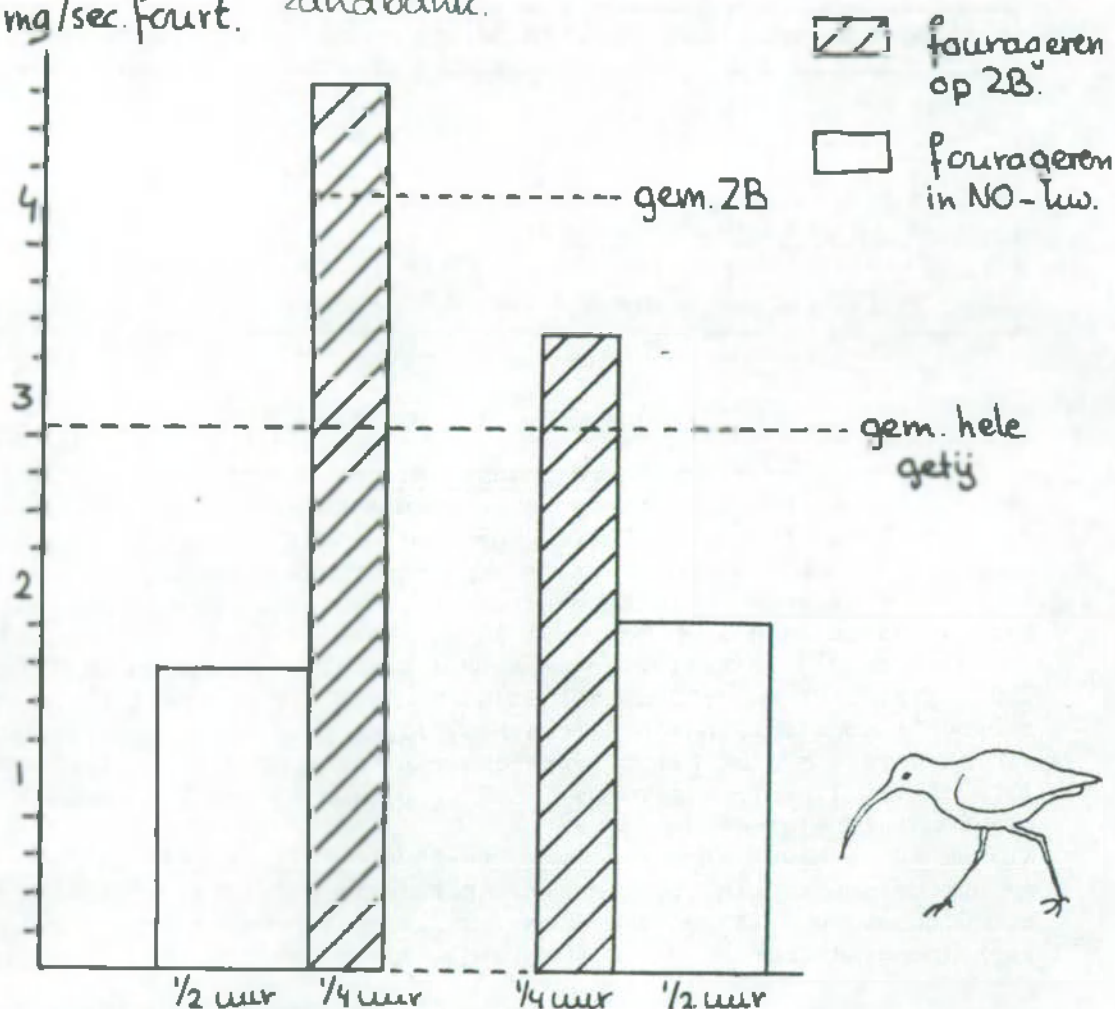
lage opname dit eerste half uur: in hoofdstuk 7.7. wordt nl. aangetoond dat op momenten van veel agressie de biomassa-opname per fourageertijd lager ligt dan normaal. Dat wil zeggen, ze moet haar uitstapje dat eerste half uur na terugkeer duur bekopen. We verwachten echter dat het succes op de zandbank hier tegen opweegt.

Nu blijft echter nog de vraag wat de reden is van de lage opname per fourageertijd, het laatste half uur voor het vertrek naar de zandbank. Bij de theorieën over het besteden van fourageertijd in verschillende gebieden (Krebs, 1973; Charnov 1973) wordt steeds uitgegaan van een geklont-verspreide prooi, waarbij door uitputting zou gelden: hoe langer de predator in zo'n 'patch' blijft, des te minder prooien kan hij verwachten te vinden in de volgende momenten, zodat zijn voedselopname geleidelijk afneemt in de loop van de tijd. Het lijkt echter niet waarschijnlijk dat uitputting in ons geval een rol speelt, gezien de hoge dichtheid van de wadpieren op de zandbank (gem. 88,5 per m<sup>2</sup>, zie ook hst. 3.4.) en de gapers in haar territorium (in aug. '78 + 40-60 per m<sup>2</sup>, zie hst. 3.2.).

Wel is denkbaar dat weersinvloeden de vindbaarheid van gapers en/of wadpieren beïnvloedt en daarmee dus ook het fourageersucces (zie ook hst. 5-4.d.).

Helaas ben ik er niet aan toe gekomen dit verder uit te zoeken. Wat betreft het afnemen van het succes op de zandbank, na enige tijd kan nog 't volgende gezegd worden: wadpieren vangen is een redelijk inspannende zaak: wanneer 20Y een wadpier ziet defaeceren rent ze er op af en trekt hem aan zijn staart omhoog. Het gemiddeld aantal passen per sec. zoek-tijd (+ 2,2 pas/sec) ligt hoger dan het gemiddeld aantal passen bij het gaperzoeken (+ 1,7 pas/sec). Je kan je voorstellen dat 20Y hier na een tijdje engiszins vermoeid door raakt, niet meer zo hard loopt en dat daarom ook de opname terugloopt (zie ook tabel 5-8).

Fig. 5-11. Fourageersuluses van 20Y bij uitstapjes naar de zandbank.



Hierboven is het fourageersuluses van 20Y weer-gegeven voor die dagen dat zij uitstapjes maakte naar de Zandbank (ZB), en wel: het suluses van het laatste half uur voor vertrek naar de ZB (1,58 mg/sec. fourt.), het eerste kwantier op de ZB (4,62 mg/sec. fourt.), het laatste kwantier op de ZB voor vertrek terug (3,32 mg/sec. fourt.) en het eerste half uur na terugkeer in het NO-luwadrant (1,81 mg/sec. fourt.).

Bovendien zijn de gemiddeldes weergegeven voor het totale suluses op de ZB (4,05 mg/sec. fourt.) en 1 voor het gehele getij (2,85 mg/sec. fourt.). Het betreft intotaal 7 bezoeken aan de ZB.



tabel 5-8. Het verloop van het aantal passen per minuut door 20Y bij bezoek aan de zandbank op 13/9/78.

| tijd van de dag | aantal min. al op de 28. | aantal passen/sec. |
|-----------------|--------------------------|--------------------|
| 15.45           | 19                       | 2,6                |
| 15.50           | 24                       | 2,6                |
| 16.06           | 30                       | 2,2                |
| 16.17           | 51                       | 2,0                |
| 16.21           | 55                       | 1,8                |
| 16.24           | tenug naar territorium   |                    |

c. Seizoenseffect - prooidichtheid - verschil in de tijd

Behalve dat de prooidichtheid in de ruimte kan variëren, kan dat ook in de tijd. Wanneer deze variatie voor 2 prooi-soorten verschillend verloopt ontstaat zo ook voor de predator een situatie waarin hij bij verschillend aanbod steeds moet besluiten hoeveel hij van welke prooi-soort zal zoeken. Deze situatie deed zich voor bij 20Y en haar prooидieren:

In de periode juli-september neemt het aantal van krabben af (zie hst. 3.3., fig. 3-21 en 5-12 a) en het aanbod van strandgapers blijft in die periode + constant: het totale aantal lijkt iets af te nemen, maar het aantal gapers  $\geq 35$  mm blijft vrij constant (zie hst. 3.2., fig. 3-3 en fig. 15-12 b), en zoals in hst. 5.3 gebleken is eet 20Y niet of nauwelijks gapers kleiner dan 35 mm.

Kijken we nu naar wat 20Y in deze periode eet (fig. 5-12 c) dan zien we dat de opname van krabbegrammen per getij geleidelijk afneemt (corr.:  $r = 0,60$  bij  $n = 21$ ) en de opname van gapergrammen per getij geleidelijk toeneemt (corr.:  $r = 0,40$  bij  $n = 21$ ).

Ook hier kunnen we ons afvragen wat het voorkeursvoedsel is (net als in hst. 5-4 a bij de baas van H2). Nemen we aan dat in dit geval de krabben de voorkeursprooi zijn, dan verwachten we een duidelijke correlatie tussen het aanbod van krabben en de opname. In fig. 5-12 a en c is te zien dat beide in de loop van het seizoen afnemen. Daarnaast verwachten we dan een negatieve correlatie tussen de opname van de niet-voorkeursprooi (gapers dus) en het aanbod van de voorkeursprooi: In fig. 5-12 a en c is te zien dat dit inderdaad het geval is: het krabbe-aanbod neemt af en de gaperopname toe in de loop van het seizoen, bovendien blijft het aanbod van de niet-voorkeursprooi + constant. Hieruit mogen we dus concluderen dat 20Y de voorkeur geeft aan krabben boven strandgapers.

In fig. 5-13 is ditzelfde nog eens duidelijk te zien wanneer we de verhouding gegeten krabben/gapers bekijken: dit neemt vrijwel gelijk af met de krabben-dichtheid. De opname van krabben blijkt echter ook bepaald te worden door andere factoren zoals de vindbaarheid, afhankelijk van de wadbodemtemperatuur (zie hst. 5.4.-d vindbaarheid en fig. 5-13).

Dat dit seizoenseffect niet alleen opgaat voor 20Y maar voor de meeste wulpen blijkt uit de braakbalanalyse:

Wanneer de braakballen grofweg ingedeeld worden in drie categorieën: veel krabben, weinig krabben en geen krabben dan is ook te zien dat het % braakballen met veel krabben afneemt en het % braakballen zonder krab-



fig. 5-12.a  
mg biom. krab/m<sup>2</sup> in het NO-kwadrant

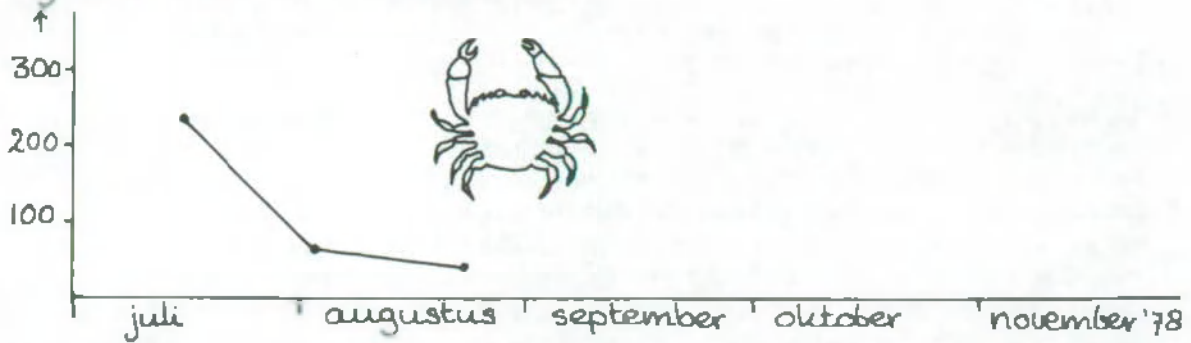


fig. 5-12b.  
aantal/gapers/m<sup>2</sup> in het NO-kwadrant

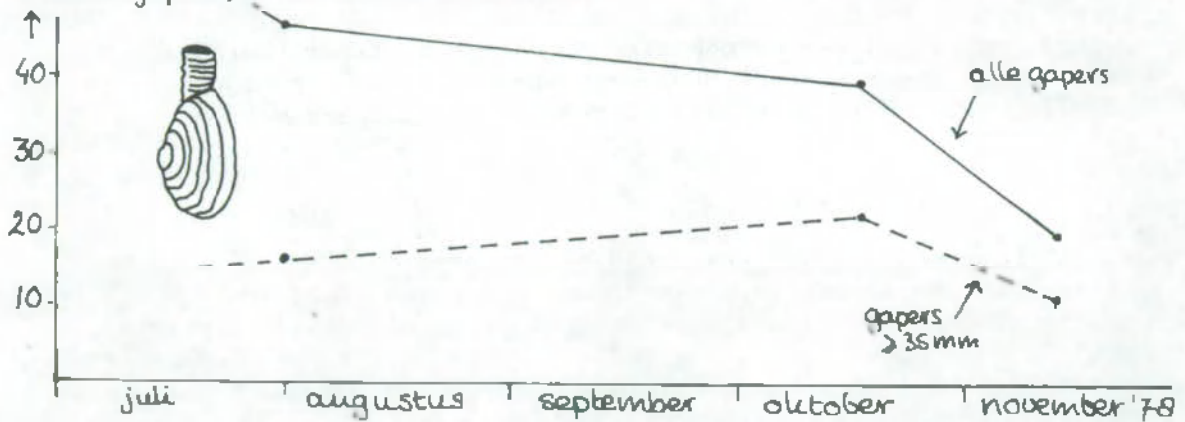
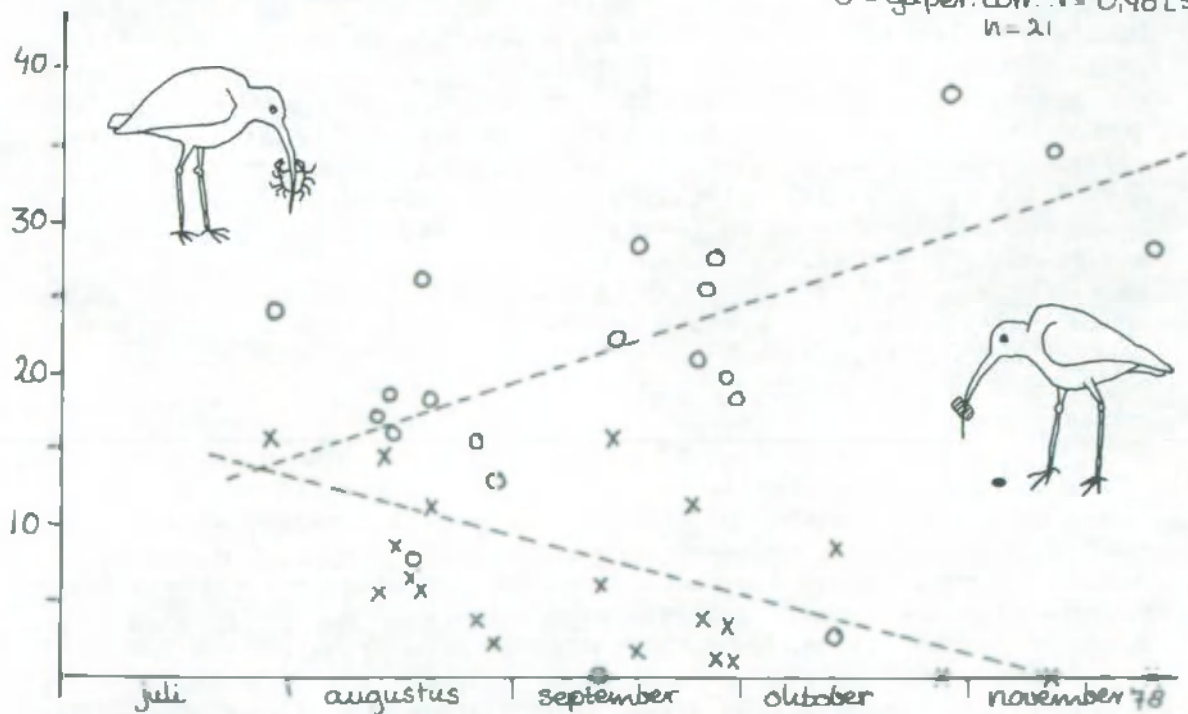


fig. 5-12c

krab(x) } opname in  
gaper(o) } gram per getij door 20Y in het NO-kwadrant

x - krab. corr. :  $r = -0,60$  (s!)  
o - gaper. corr. :  $r = 0,40$  (s!)  
n = 21



ben toeneemt in de loop van het seizoen.

Frapant is dat wij 20Y na 15 oktober geen krabben meer hebben zien eten en dat van de braakballen gevonden op 19 oktober, nog slechts 2% veel krabben bevatte (zie fig. 5-14).

Nu blijft nog de vraag waarom 20Y en de meeste andere wulpen een voorkeur voor krabben hebben boven strandgapers.

Een rekensommetje over de gem. opbrengst aan biomassa per krab en per gaper in een bepaalde fourageertijd is niet zo eenvoudig te maken, daar de grootte van de gegeten krabben en strandgapers zeer varieert en daarmee dus ook de hoeveelheid biomassa die wordt opgenomen per prooi.

Maar wanneer we aannemen dat een krab, gegeten door 20Y gemiddeld 2,5 cm is en een gaper gegeten door 20Y gemiddeld 4,5 cm is, dan levert dit per prooi resp. 200 mg krab en 500 mg gaper biomassa op. Bedenken we daarnaast dat de dichtheid van krabben veel lager is dan die van strandgapers (in aug. resp. 0,26 krab/m<sup>2</sup> en 15 gapers  $> 35$  mm/m<sup>2</sup> in het NO-kwadrant), dan lijkt het er ook hier op dat de voorkeur voor krabben niet veroorzaakt wordt door de opbrengst aan calorieën per tijdseenheid fourageren, maar omdat ze kwalitatief hoger gewaardeerd worden.

#### d. Vindbaarheid en bereikbaarheid van de prooien

De verschillen in voedselkeuze binnen een wulpen-individue kunnen, behalve dat ze afhankelijk zijn van variatie in prooidichtheid in ruimte (5-4 a,b) en tijd (5-4 c), ook nog variëren afhankelijk van vindbaarheid en bereikbaarheid van de verschillende prooidieren, op een bepaald moment. Hun vindbaarheid en bereikbaarheid kunnen sterk wisselen o.i.v. het weer en het moment in het getij.

Hieronder volgen enige voorbeelden hiervan (alles betreft steeds 20Y).

#### \* Vindbaarheid van de krab, afhankelijk van de bodemtemperatuur en waterstand.

Bekijken we het oplopen van de bodemtemperatuur in de loop van het getij, zoals b.v. op 28 juli '78, en vergelijken we dat met het aantal krabben dat per half uur door 20Y diezelfde dag gegeten werd, dan valt ons het verband hiertussen op (zie fig. 5-15). Dat het oplopen van het aantal gegeten krabben geen getij-effect is, kan geïllustreerd worden door fig. 5-16: op 19 augustus '78 liep de bodemtemperatuur geleidelijk af en nu eet 20Y in de loop van het getij niet steeds meer krabben maar blijft dit + constant.

We kunnen het verband tussen het oplopen van de bodemtemperatuur en het aantal door 20Y gegeten krabben verklaren door de betere vindbaarheid van krabben bij hogere wadbodem-temperaturen. In hst. 3.3. is uitvoerig beschreven dat krabben bij hogere bodemtemperaturen zuurstofgebrek krijgen en daarom uit hun verborgen ingegraven positie te voorschijn komen. Dat het gevonden verband los staat van de krab-dichtheid of het seizoen laat fig. 5-17 zien. Hier is voor alle waarnemingsdagen van 20Y de gemiddelde biomassa-opname per seconde fourageertijd uitgerekend apart voor de verschillende bodemtemperaturen:

wanneer de temperatuur van de wadbodem oploopt neemt ook het aantal mg. krab gegeten per seconde fourageertijd toe.

Hetzelfde effect vinden we enigszins terug wanneer we naar de waterstand kijken (fig. 5-18): wanneer de waterstand zakt en steeds meer wad droog komt te liggen zullen steeds meer krabben via het water door hun kieuwen te weinig O<sub>2</sub> krijgen en gaan 'bellenblazen' (zie hst 3-3)

fig. 5-13. Verhouding gegeten krab/gaper in relatie tot dichtheid voorleers-  
prooi (krab) en temperatuur wadbodem.

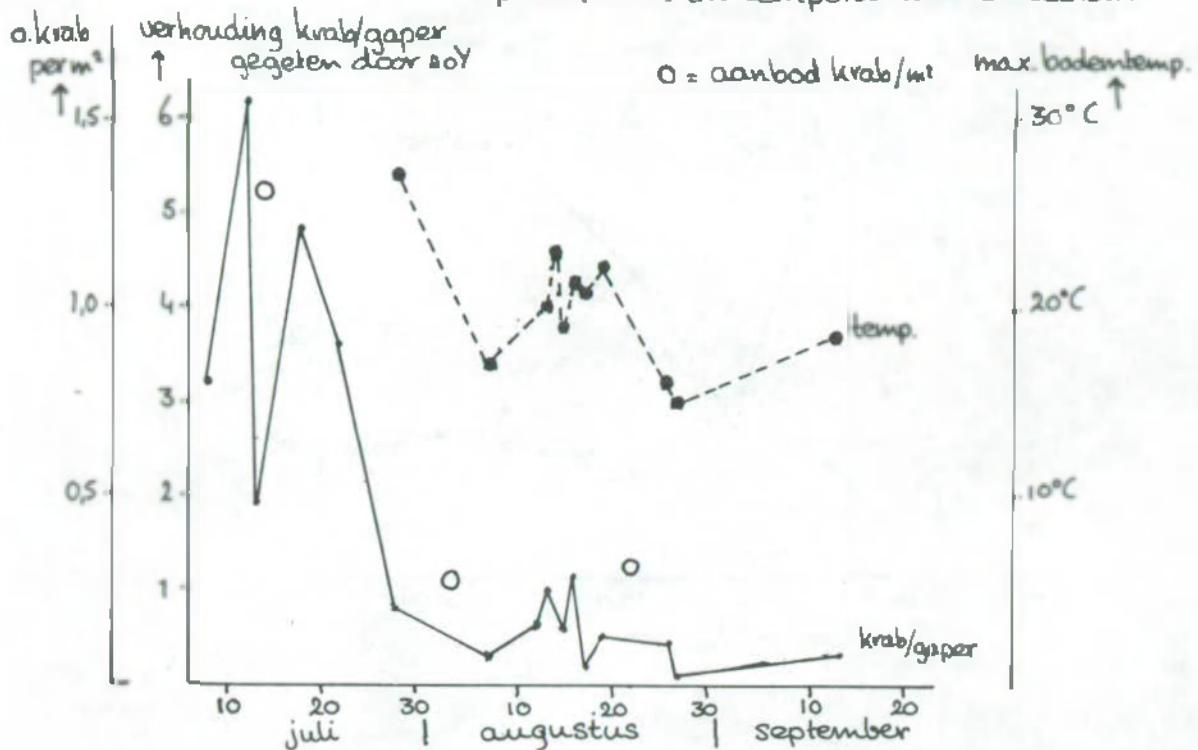


fig. 5-14. Braakbalanalyse: % van de gevonden braakballen met  
"veel" krabben en "geen" krabben in de  
loop van het seizoen.

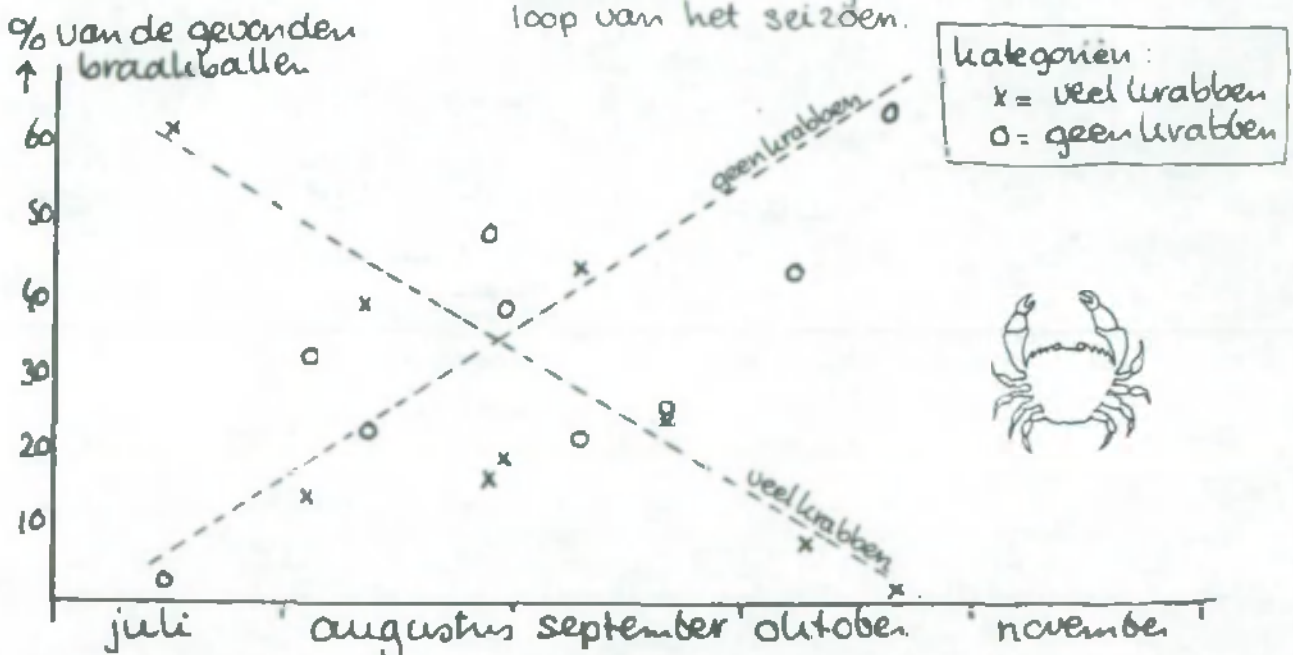


fig. 5-15.

aantal krabben (x) gegeten per half uur door 20Y op 28/7/78  
 ↑ gapers (o) in relatie tot de bodemtemperatuur.

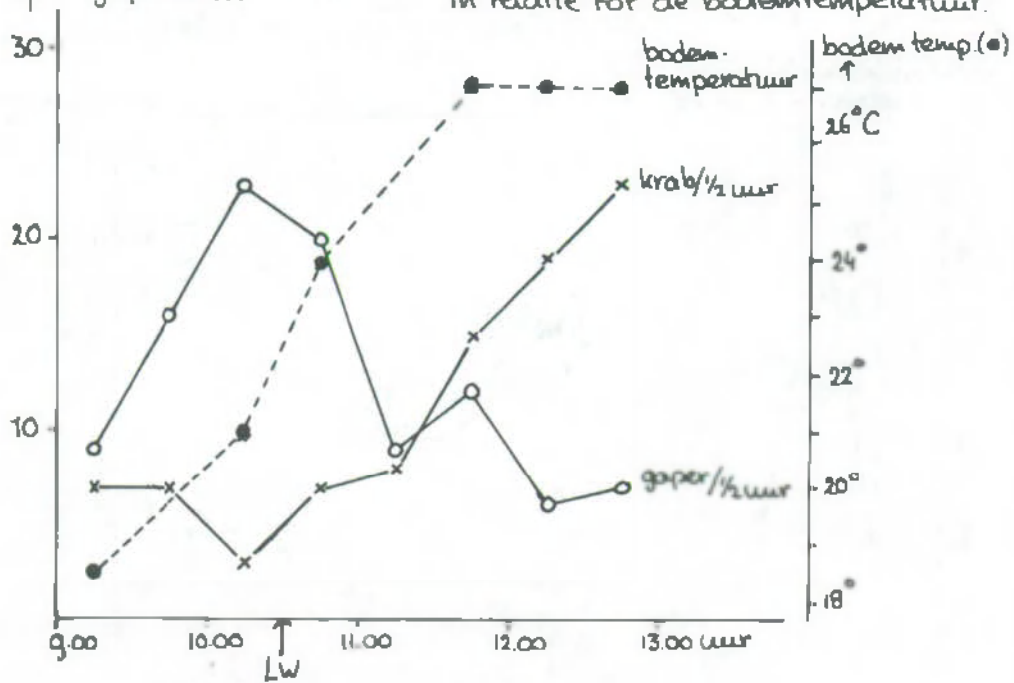


fig. 5-16.

aantal krabben (x) gegeten per half uur door 20Y op 19/8/78  
 ↑ gapers (o) in relatie tot de bodemtemperatuur.

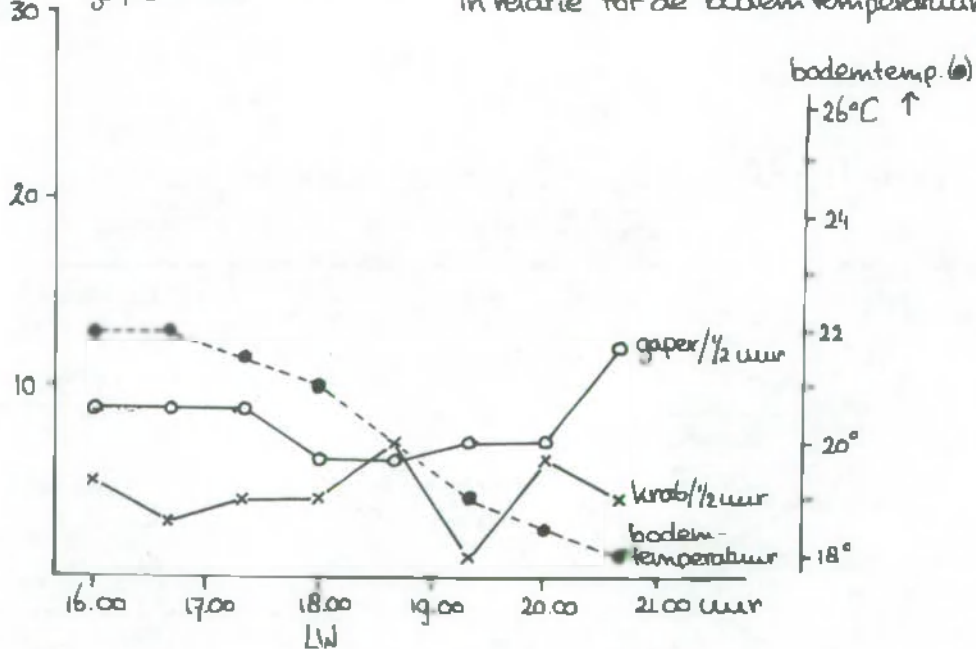




Fig. 5-17 De gemiddelde biomassa-opname per sec. fourageertijd door 20Y bij verschillende bodemtemperaturen

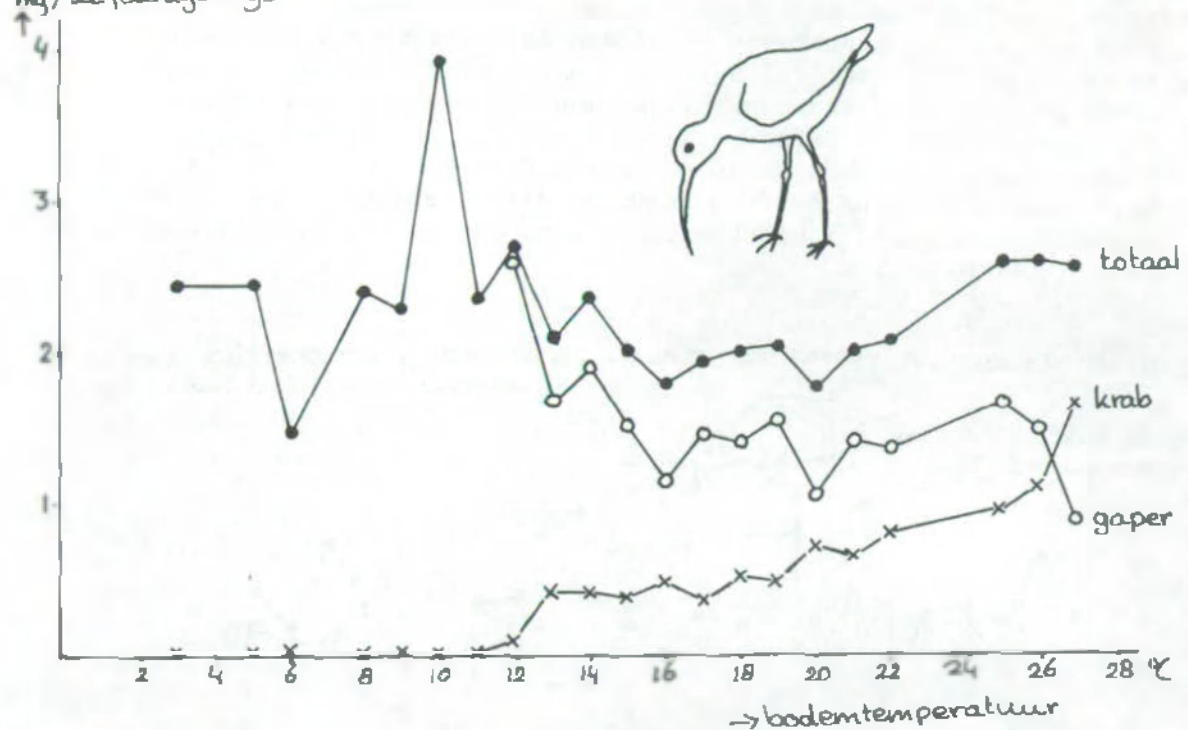
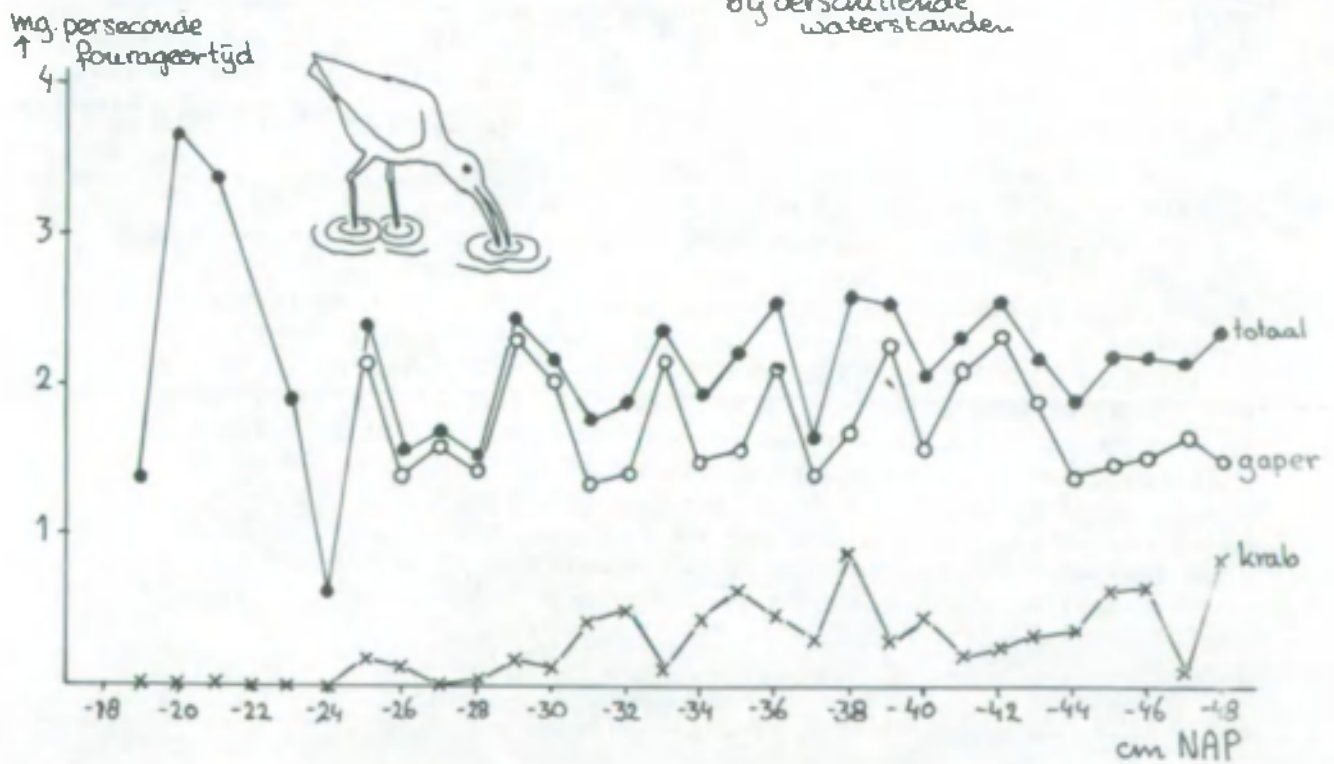


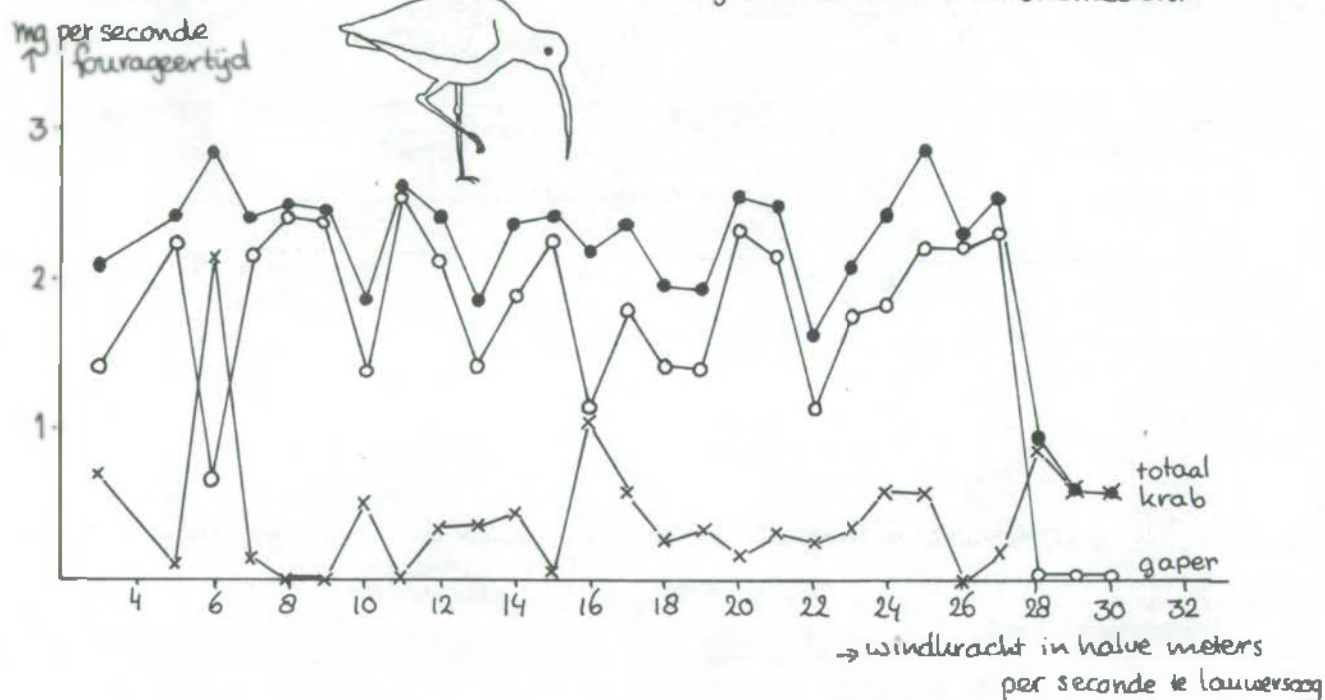
fig. 5-18 De gemiddelde biomassa-opname per seconde fourageertijd door 20Y bij verschillende waterstanden



en dus beter zichtbaar worden voor 20Y.

\* Vindbaarheid van gapers en krabben afhankelijk van de windkracht. In fig. 5-19 is te zien, dat de windkracht bij weinig of matige wind nauwelijks invloed heeft op het vinden van de verschillende prooien, maar wanneer hij krachtiger wordt dan 28 halve meters per seconde (windkracht 7 op de schaal van Beaufort: harde wind), dan eet 20Y opeens geen strandgapers meer, waarschijnlijk omdat ze die dan niet meer kan vinden. We zagen, dat ze in zulke gevallen overging van visueel jagen (kijken, pikken) op jagen op de tast: snebberen (zie ook hoofdstuk 7.4.). Op 11 september bij erg harde wind zagen we dat de meeste wulpen in de slenk probeerden op de tast krabben te vangen, wat we bij normaal weer nooit hebben waargenomen.

fig. 5-19. De gemiddelde biomassa-opname per seconde fourageertijd door 20Y bij verschillende windsnelheden.

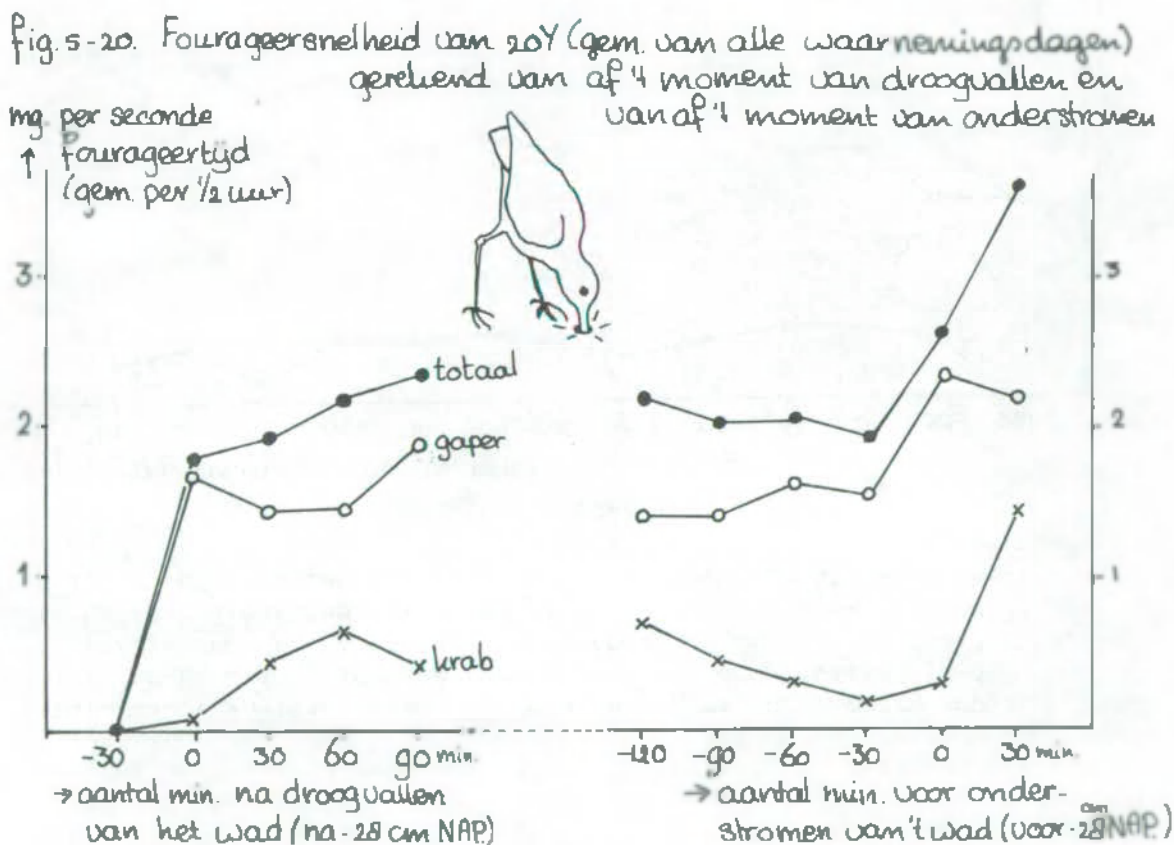


\* Het vangen van garnalen afhankelijk van de wind en het moment in het getij.

We hebben hiervoor geen duidelijke getallen, maar toch de indruk dat de windkracht ook een grote rol speelt bij het zoeken naar garnalen: deze worden in de slenk gezocht, waar ze waarschijnlijk het beste te zien zijn als er weinig golfjes op het water zijn, dus bij bladstil weer. Op zulke momenten werd er ook massaal door zwarte ruiters, groenpootruiters, tureluurs en andere wulpen in de slenk op garnalen gevisd. Dit garnalenvissen vond echter vrijwel steeds plaats in de tweede helft van het getij, ongeveer een uur voor het onderstromen van de plaat. We vermoeden dat de garnalen op dat moment vanuit de diepere geulen terug naar de slenken tussen de platen gaan (zie ook hst. 3.5.).

### 5.5. Variaties in fourageergedrag van 20Y binnen één getij

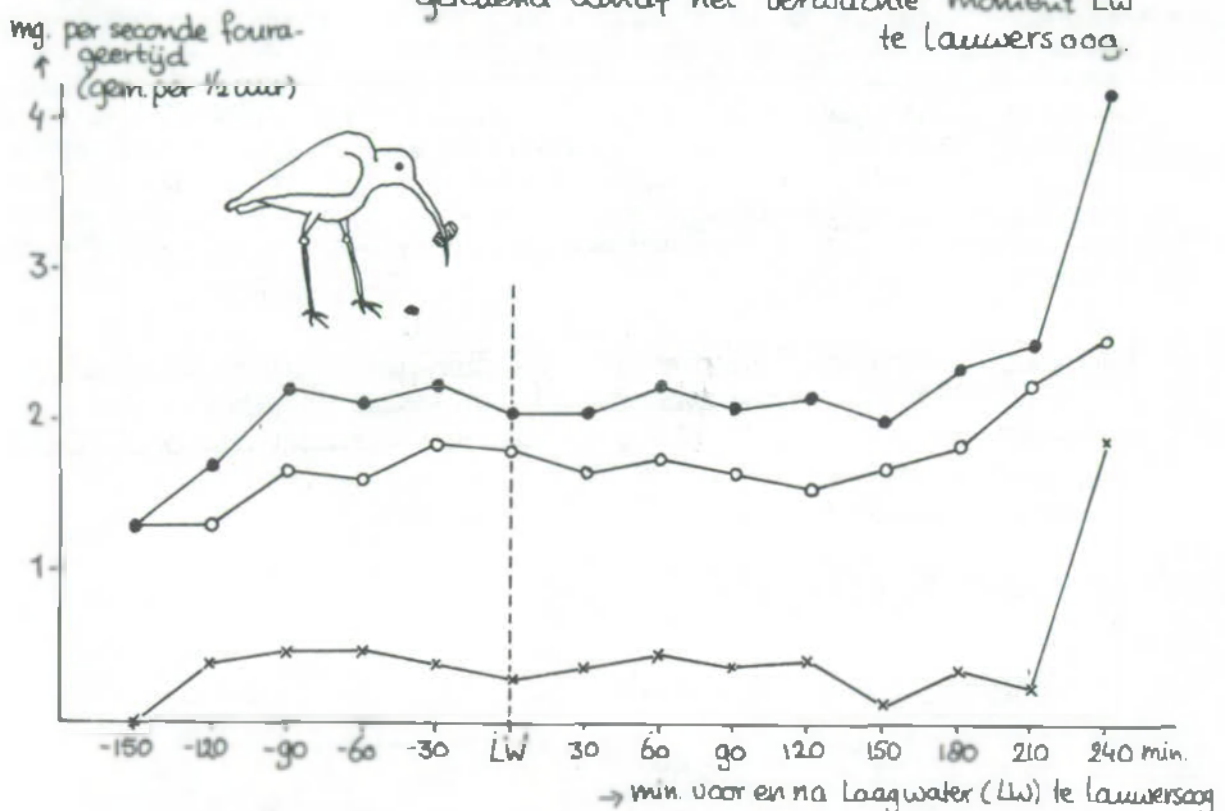
Het is moeilijk alle factoren die invloed hebben op de voedselkeuze en de fourageersnelheid van 20Y op grond van onze gegevens helemaal uit elkaar te rafelen. Naast de bovenstaande factoren (prooidichtheid, vindbaarheid, bereikbaarheid) is er ook een faktor, die we misschien motivatie kunnen noemen. Het wad voor onze wadhut lag gemiddeld ongeveer 6 uur per getij droog. Meestal was 20Y het grootste deel van deze tijd aanwezig. Bij haar aankomst stond het water soms te hoog om al te kunnen fourageren. In fig. 5-20 is te zien dat vanaf het moment van droogvallen 20Y eigenlijk al direct op een fourageersnelheid zit die vanaf dat moment tot ongeveer een half uur voor onderstromen op dat niveau blijft (+ 2 mg totale biomassa per seconde fourageertijd). Echter een half uur voor het moment dat 't wad zal onderstromen zien we een verandering: vrij plotseling gaat de fourageersnelheid een stuk omhoog. Het lijkt er op dat ze zich op het laatste moment nog gauw vol wil eten. Aan het eind van het getij zagen we haar dan ook regelmatig met een hele dikke krop rondlopen.



Nu rijst de vraag wat het moment bepaalt waarop ze opeens sneller gaat eten. Merkt ze dat ze nog slechts een (half)uur heeft voor 't wad weer helemaal onder water staat (aan één of andere uitwendige faktor) of 'weet' ze wanneer ze het water weer verwachten kan (inwendige faktor)? Door de wisselende windkracht en windrichting zit er een grote variatie in de lengte van het getij (soms valt 't helemaal niet droog, soms is 't wel 8 of 9 uur droog).

Wanneer we dezelfde gegevens gebruiken en de fourageersnelheid uitrekenen vanaf het verwachte moment van laag water (te Lauwersoog) krijgen we fig. 5-21. Hier zien we de plotselinge toename in fourageersnelheid nog sterker naar voren komen. Dit laatste zou enigszins in de richting kunnen wijzen dat 20Y eerder een inwendige factor hierbij een rol laat spelen dan een uitwendige.

fig. 5-21. Fourageersnelheid van 20Y (gem. van alle waarnemingsdagen) gerelueend vanaf het "verwachte" moment LW te Lauwersoog.



#### Poetspauzes

Tijdens één getij is 20Y niet de gehele tijd aan het fourageren. Af en toe (zo'n 2 tot 5 keer per getij) heeft ze een duidelijke poets- en pitpauze (kortweg poetspauze genoemd). Ook hier vroegen we ons af wat het moment bepaalt waarop deze pauzes gehouden werden. In fig. 5-22 is te zien dat gemiddeld in de tijd voor een poetspauze de fourageersnelheid ongeveer constant is of misschien iets oploopt. Afname van fourageersucces lijkt dan onwaarschijnlijk als motivatie voor een poetspauze. Wel zou een 'volle buik' de motivatie kunnen zijn; tijdens de poets- en pitpauze (van soms wel 20 min.) zou 't eten 'wat kunnen zakken'. We zien in fig. 5-22 ook dat na de poetspauze de fourageersnelheid weer vrij constant is en pas na 2½ uur (150 min.) opeens daalt. Zulke lange tussen-poetspauzeperiodes kwamen echter niet vaak voor.

Wat echter ook opvalt is dat in de tijd voor een poetspauze het aantal losse kleppen dat gegeten wordt sterk oploopt (fig. 5-23). Wanneer we ervan uitgaan dat de functie van het eten van losse (dus lege) schelpkleppen vooral te maken heeft met de spijsvertering, lijkt het aannemelijk dat de poetspauzes (behalve de functie voor het poetsen van de veren) ook een functie hebben bij de algehele spijsvertering: 20Y eet tot ze 'vol' zit, mengt de laatste hapjes met wat losse kleppen en laat dan alles wat zakken alvorens weer wat te eten.



Fig. 5-22. Fourageersnelheid van 20Y (gem. van alle waarnemingen) voor en na een poetspauze.

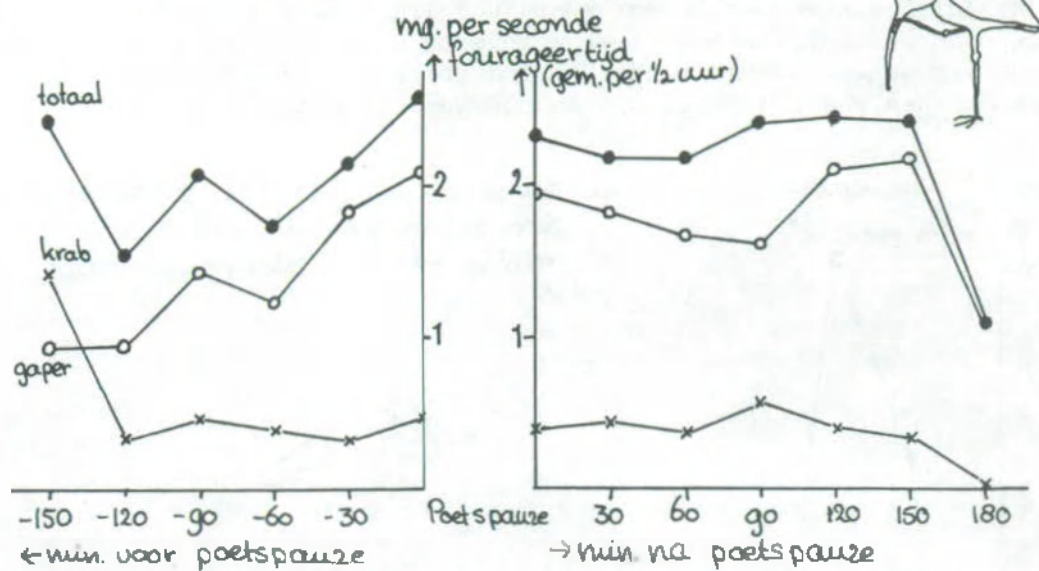
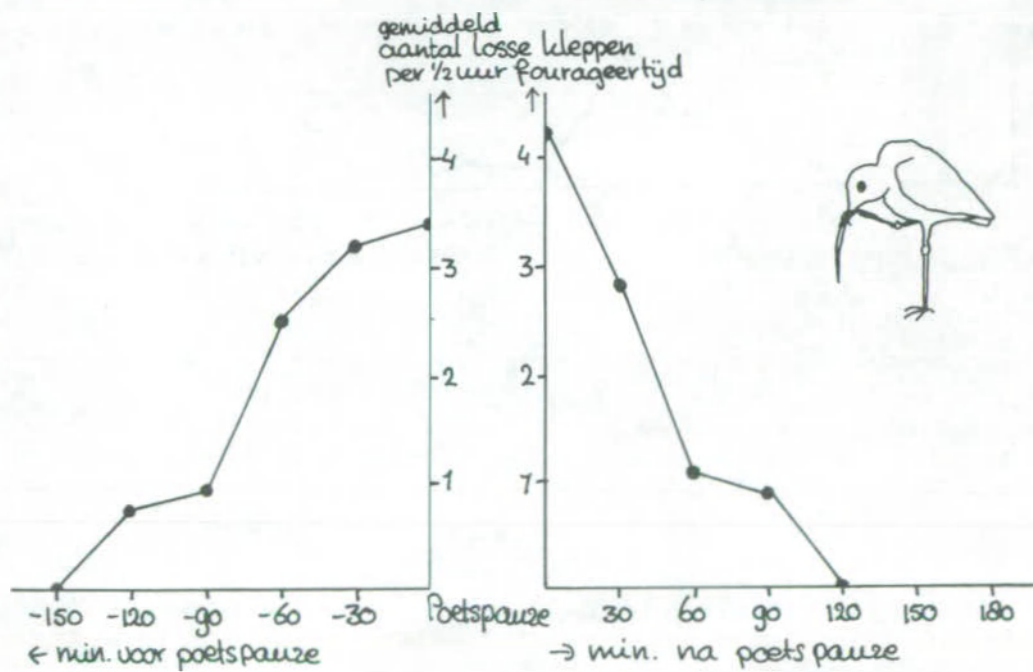
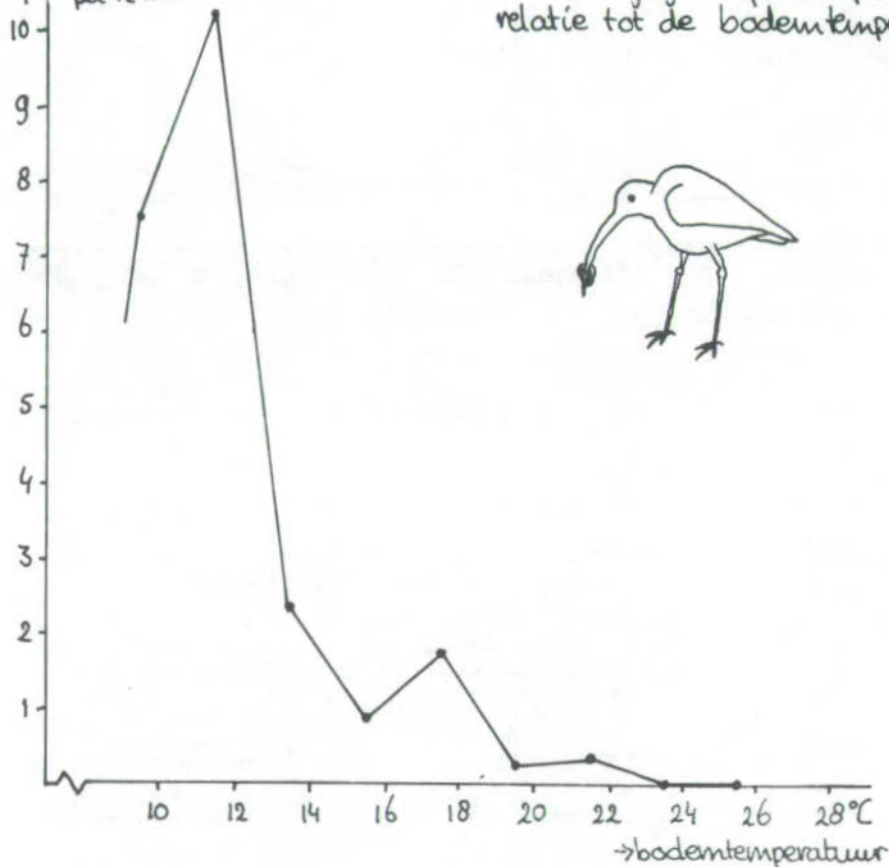


Fig. 5-23. Gemiddeld aantal losse kleppen gegeten door 20Y voor en na een poetspauze.



Het eten van losse kleppen heeft waarschijnlijk dezelfde werking als de krabbe-schilden en -scharen die tijdens het krab-eten ingeslikt worden; wanneer er veel krabben gegeten werden, werden er weinig of geen losse kleppen gegeten en omgekeerd (zie ook tabel 5-3). In fig. 5-24 is te zien dat juist wanneer de bodemtemperatuur erg hoog was (en dus veel krabben gegeten werden, zie 5-4 c) er weinig of geen losse kleppen gegeten werden. Ook van andere vogels is het bekend dat ze regelmatig harde dingetjes (steentjes o.i.d.) inslikken om hun voedsel beter te kunnen verteren.

aantal losse kleppen  
gem. gegeten  
per 1/2 uur



# hoofdstuk 6: schatting van de voedselopname en de energiebehoefte

In principe zijn er 2 benaderingen om te komen tot een schatting van de dagelijkse energiebehoefte van een dier. Ten eerste kan je proberen de 'uitgaven' te schatten: alle vormen van energie-afgifte. Ten tweede kan je de 'inkomsten' bekijken: hoeveel is de netto voedsel-opname: hiermee moet het dier al z'n energie-uitgaven kunnen dekken. Wanneer je zowel de inkomsten als de uitgaven kent is het mogelijk een energiebudget op te stellen.

## 6.1. De bruto opname per getij van 20Y

Dit hebben we als volgt berekend: van de 21 dagen dat 20Y het grootste gedeelte van het getij gevolgd is, is de biomassa-opname berekend. Voor de verschillende prooidieren is dit als volgt gedaan:

Krab - hiervan was vrij nauwkeurig (tot een 1/4 cm) de grootte te schatten, omdat een wulp er meestal wel even mee hannest en in de tussentijd is de code-ring om de poot van 20Y te gebruiken als lineaaltje. Met behulp van de grootte-biomassa-ijkgrafiek (fig. 3-19 en 3-20) was per gegeten krab de biomassa uit te rekenen.

Strandgaper - dit was veel ingewikkelder, maar de totale beschrijving van hoe we hier te werk gegaan zijn m.b.v. de hannestijden staat vermeld in hoofdstuk 2-7, 'het berekenen van de opgegeten biomassa strandgaper'.

Garnaal - hiervan was nooit de grootte geschat, vooral omdat 20Y ze zeer snel al ingeslikt had. We hebben als gemiddelde grootte 3,5 cm genomen (d.w.z. 50 mg asvrij droog-gewicht, zie fig. 3-32).

Wadpier - hierbij was het probleem vooral dat 20Y ze at op de zandbank, en dat was zo ver weg dat grootte-schattingen hier geen uitsluitsel konden geven over hele of gebroken wadpieren en over borststuk of achterlijf. We hebben een 'hele' wadpier gesteld op de lengte van 20Y haar snavel + 14 cm en hiervoor een biomassa van 600 mg aangenomen. Alle kleinere wadpieren of stukken wadpier zijn berekend als zoveelste deel hiervan.

Zo konden met wat kunst en vliegwerk alle prooien omgerekend worden in biomassa en was de totale opname tijdens onze waarnemingsperiode te berekenen. Helaas waren we niet altijd in staat 20Y tijdens haar volledige fourageerperiode te volgen, hetzij omdat we haar te laat ontdekten, hetzij omdat we de waarnemingen stopten, omdat er verstoring was of omdat we gegeten gapers op gingen graven voordat het water weer op kwam. Daarom zijn alleen de meest volledige dagen genomen, en is de totale biomassa-opname per getij berekend door de door ons waargenomen hoeveelheid opgenomen biomassa te delen door het aantal uren waarnemen en vermenigvuldigd met het aantal uren dat het wad dat getij droog lag. In fig. 5-20 en 5-21 is te zien dat de biomassa-opname in de loop van het getij gemiddeld vrij constant is en dat alleen het laatste (half) uur voor het onderstromen gemiddeld de biomassa-opname wat hoger ligt. Hier is bij de berekening geen rekening gehouden, zodat de opname misschien iets te laag is uitgevallen.

De op deze manier uitgerekende getallen zijn weergegeven in tabel 6-1 en fig. 6-1.

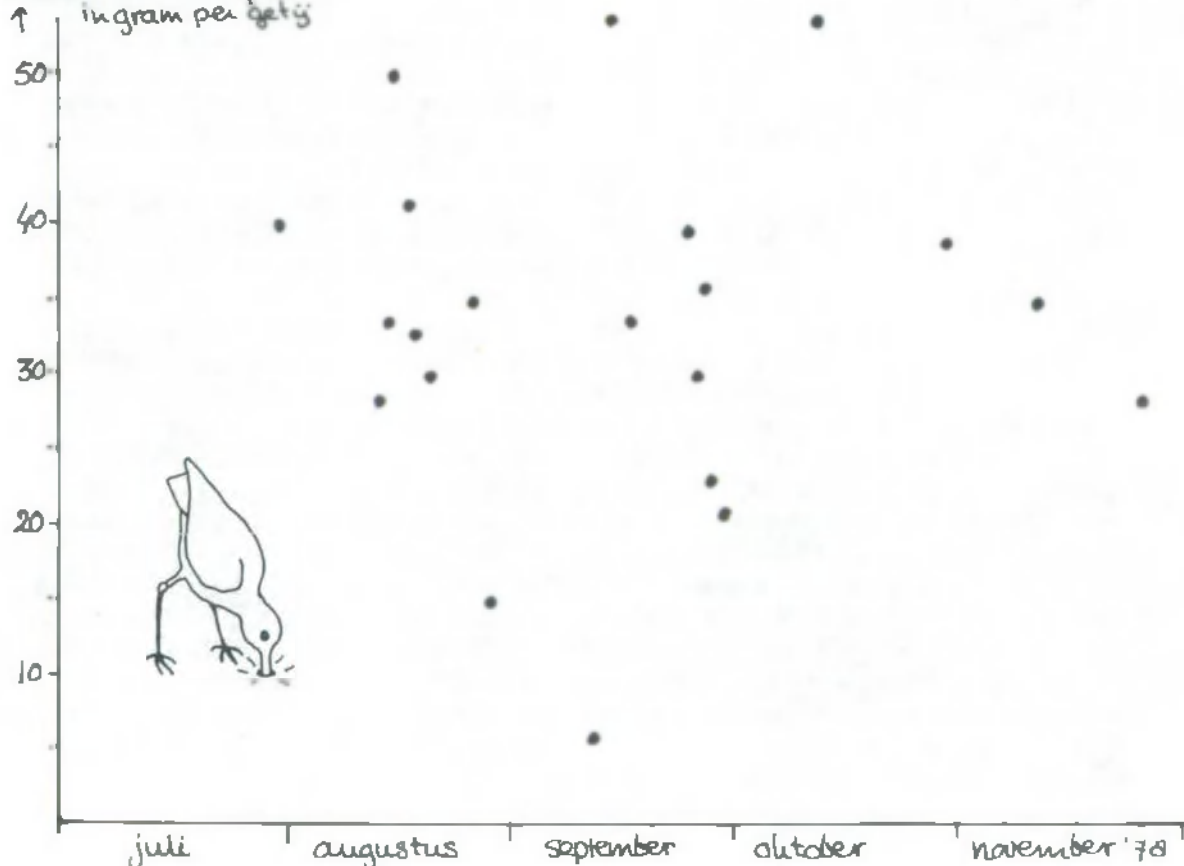
tabel 6-1: biomassa-opname per tij door 20Y (in grammen osurijdrooggewicht)

| datum | biomassa-opname per getij (in gram) | datum     | biomassa-opname per getij (in gram) |
|-------|-------------------------------------|-----------|-------------------------------------|
| 28/7  | 39,8                                | 16/9      | 33,7                                |
| 12/8  | 27,9                                | 24/9      | 39,4                                |
| 13/8  | 33,1                                | 25/9      | 29,7                                |
| 14/8  | 49,5                                | 26/9      | 36,1                                |
| 16/8  | 40,9                                | 27/9      | 22,6                                |
| 17/8  | 32,4                                | 29/9      | 21,2                                |
| 19/8  | 29,7                                | 12/10     | 53,8                                |
| 25/8  | 34,8                                | 28/10     | 38,2                                |
| 27/8* | 14,9                                | 11/11     | 34,9                                |
| 11/9* | 6,2                                 | 25/11     | 27,9                                |
| 13/9  | 53,4                                | gemiddeld | 33,3                                |

\* dagen met harde NW wind: op 27/8 was 4 wad slechts 2½ uur droog, op 11/9 slechts 3¼ uur.

fig. 6-1. Bruto-opname per getij door 20Y in de loop van het seizoen.

totale biomassa-opname  
↑ in gram per getij





Er blijkt een zeer groot verschil op te treden tussen de verschillende getijden. Op eventuele oorzaken hiervan wordt even verder in dit hoofdstuk (6-3) ingegaan.

In fig. 6-1 is te zien dat de opname in de loop van het seizoen weinig verandert.

Om dit te begrijpen moeten we er rekening mee houden dat de volgende zaken mee zouden kunnen spelen:

- 1e - In de zomer zijn de dagen langer, zodat er gemiddeld per dag meer uren laagwater bij licht zijn dan 's winters, d.w.z. er is meer tijd om bij licht en laagwater te fourageren. Helaas hebben we zelf geen nacht-waarnemingen aan wulpen gedaan, maar Burton (1974) zegt dat 'curlews appear to feed almost entirely by day'. Dus de bruto-opname per etmaal zal waarschijnlijk 's zomers hoger liggen, terwijl de bruto-opname per getij constant kan blijven (bij optimale fourageersnelheid).
- 2e - Het gewicht van de 'gemiddelde wulp' loopt van augustus tot aan december op (Gerard Boere in Glutz e.a., zie tabel 6-2), d.w.z. dit wijst erop dat er een energie-voorraad voor de koude tijden wordt aangelegd.
- 3e - In de winter (als het dus kouder is) is er meer energie nodig om de lichaamstemperatuur op peil te houden.

Zeer vereenvoudigd zou je bovenstaande weer kunnen geven zoals in fig. 6-2 is gedaan.

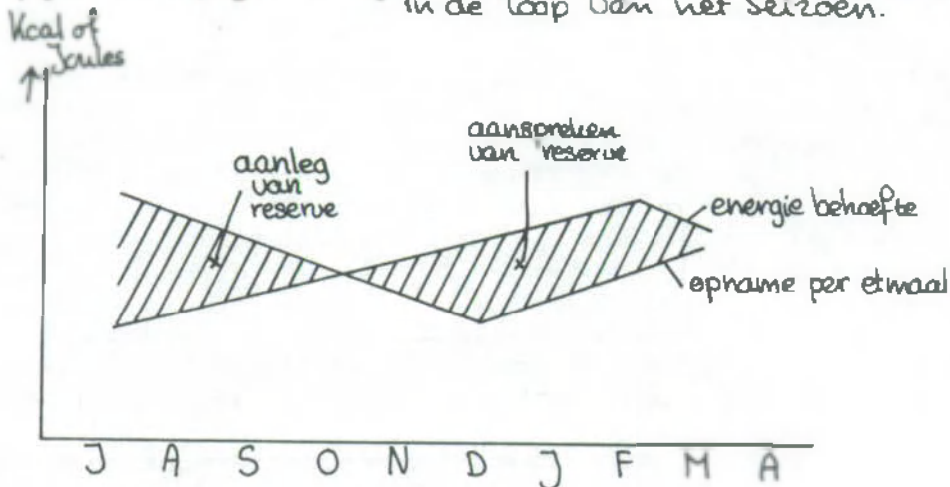
Er kunnen nog wel meer factoren hierbij een rol spelen maar op grond van deze overwegingen lijkt het aannemelijk dat in de loop van het seizoen de bruto-opname per getij constant zal blijven.

tabel 6-2. Gewichten van wulpen, op het wadgewangen (naar Gerard Boere in Glutz e.a.)

| maand     | ♂♂            | ♀♀              |
|-----------|---------------|-----------------|
| augustus  | 674 ± 86 (9)  |                 |
| september | 728 ± 57 (51) | 876 ± 57 (35)   |
| oktober   | 761 ± 62 (38) | 865 ± 78 (41)   |
| november  |               | 1006 ± 159 (6)  |
| december  | 839 ± 69 (5)  | 979 ± 59 (7)    |
| juniari   | 864 ± 71 (11) | 1050 ± 100 (10) |
| februari  | 773 ± 48 (25) | 907 ± 89 (37)   |
| maart     | 771 ± 58 (11) | 961 ± 106 (37)  |
| april     | 841 ± 83 (4)  | 1127 ± 119 (7)  |

de getallen zijn:  $\bar{x}$  gemiddelde ± standaardafwijking (steekproefgrootte).

fig. 6-2. Mogelijke energiebehoefte en opname van een wulp in de loop van het seizoen.



## 6.2. Schatting van de energie-behoefte

Voor het opstellen van een energie-balans missen we nog wel enige essentiële gegevens. Ten eerste is de verteringsefficiëntie van de wulp en m.n. van 20Y ons niet bekend, zodat vanuit de bruto-opname de netto-energie-opname niet zomaar te berekenen is. Ten tweede missen we gegevens om de energie-uitgaven te schatten.

Echter door vergelijking van de energiebudgets van verschillende vogels bleek dat vrijwel steeds gold dat de dagelijkse energiebehoefte (DME = Daily Metabolic Energy) 2,6 maal de rust-stofwisseling (BMR = Basal Metabolic Rate) is (Drent, in druk).

Daar de rust-stofwisseling op zich nauw gecorreleerd is aan het lichaamsgewicht kunnen we op deze manier een schatting maken van de dagelijkse energiebehoefte van 20Y. Zij woog 925 gram toen ze gevangen werd op 10 september 1977.

Gebruiken we nu de grafiek van Rudi Drent voor de correlatie tussen lichaamsgewicht en DME dan blijkt dat 20Y per etmaal  $\pm 200$  calorieën aan netto-energie nodig heeft. Wanneer we nu de verteringsefficiëntie van 20Y op 80% stellen (Harry Wynandts (1978) vond bij ransuilen dat 70-80 % van de gemiddelde voedselopname besteedbare energie is; Swennen (ongepubliceerd) vond 80-85 % voor visetende vogels), dan zal de bruto-energie behoefte per dag  $\pm 250$  K calorieën bedragen.

Leo Zwarts (1974) noemt dat 1 gram asvrij-drooggewicht Nereisvlees (zeeduizendpoot) 5,5 K calorieën bedraagt. Wanneer we deze eenheid aannemen voor alle prooi-soorten door 20Y gegeten, dan komen we op een bruto voedselbehoefte per etmaal van 45,5 gram asvrij-drooggewicht.

Dit ligt hoger dan het door ons berekende gemiddelde voor 20Y van 33,3 gram opname per getij. Volgens deze getallen zou 20Y dus 1,33 getij per etmaal moeten fourageren om het nodige voedsel binnen te krijgen.

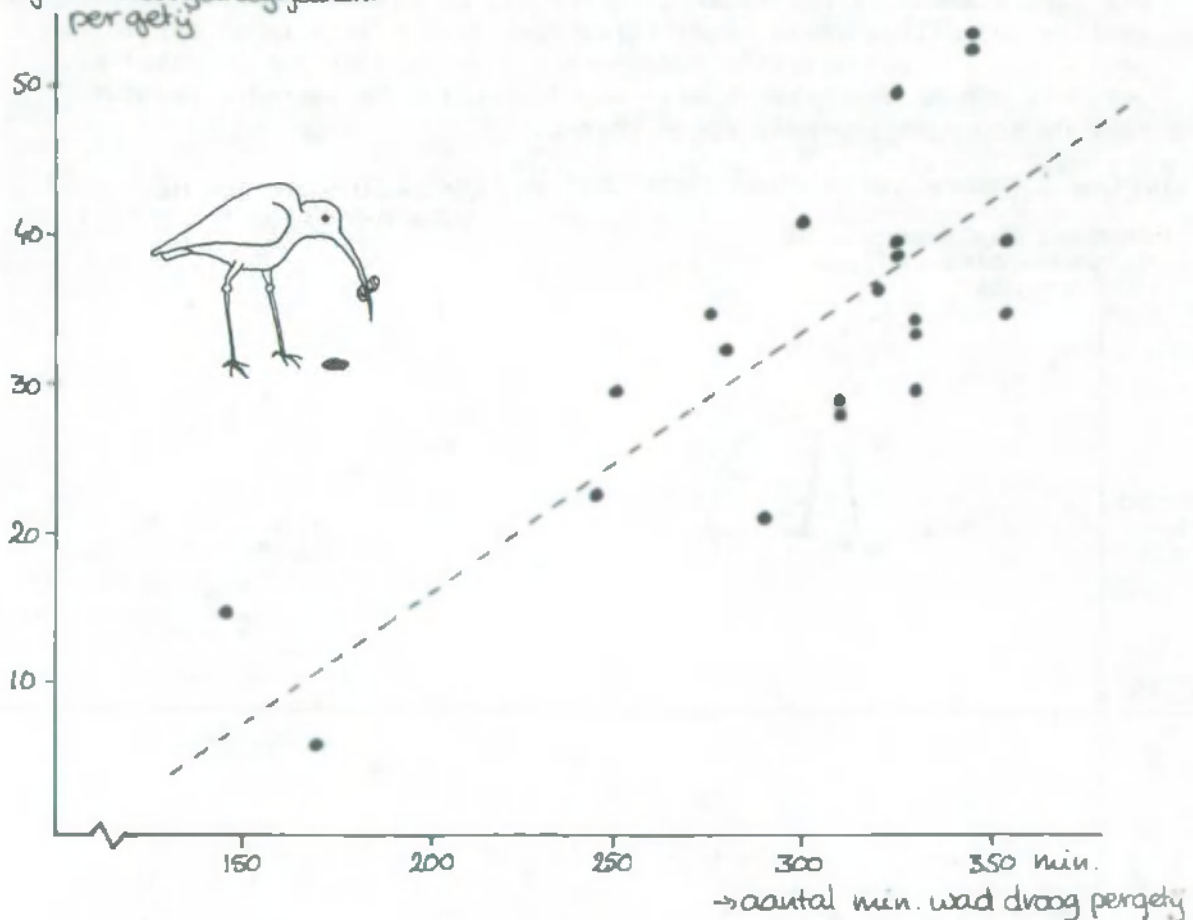
### 6.3. Oorzaken van variatie in opname per getij

In fig. 6-1 is te zien dat er een zeer grote variatie bestaat in de totale biomassa-opname per getij.

Een van de belangrijkste redenen hiervoor moet gezicht worden in het feit dat de lengte van het getij sterk varieert o.i.v. de wisselende windkracht en windrichting. In fig. 6-3 is dit verband tussen opname per tij en de lengte van het getij te zien: er is een significante correlatie (corr. van 0,59 bij  $n = 21$ ) d.w.z. hoe langer 't wad droog is, des te meer wordt er gegeten.

fig. 6-3. Verband tussen de totale opname per getij door 20Y en de lengte van het getij.

totale biomassa-opname  
in gram asurijdrooggewicht  
per getij



Dit suggereert dat de fourageersnelheid van 20Y vrij constant is ongeacht de lengte van het getij. In fig. 6-4 is dit ook te zien: het aantal mg dat per minuut fourageertijd opgenomen wordt is vrij constant onafhankelijk van de lengte van het tij, op één punt na (zeer kort tij door harde storm, waardoor alleen op de tast naar voedsel gezocht kan worden). Zonder dit punt blijkt er geen significante correlatie te bestaan tussen de fourageersnelheid en het aantal uren wad droog (corr. = 0,17 bij  $n = 20$ ).

Dit en ook het feit dat de fourageersnelheid van 20Y gedurende het getij, gemiddeld vrij constant is (zie fig. 5-20 en 5-21) wijst in de richting van een zeker constant optimaal fourageergedrag van 20Y. Was dit namelijk niet het geval dan verwachten we bij kortere tijen een zekere compensatie door het opvoeren van de fourageersnelheid.

Toch blijkt echter dat 20Y wel engszins kan compenseren voor een kort getij, nl. niet door de fourageersnelheid op te voeren, maar door relatief meer tijd besteden aan fourageren (ten koste van poetsen, pitten, en agressie).

Fig. 6-5 laat zien dat er bij kortere getijden wel 10% meer tijd aan fourageren kan worden besteed. Maar zoals we al in fig. 6-3 zagen levert dit niet voldoende compensatie op: zou 100% van de tijd aan fourageren besteed worden tijdens de kortere getijden, dan zou de opname toch bij een getij van 270 minuten al minder zijn dan bij het langste getij waarop we 20Y volgden (350 min. toen werd 78% van de tijd aan fourageren besteed).

Uit bovenstaande is dus te concluderen dat de variatie in opname per getij voornamelijk veroorzaakt wordt door de variatie in de lengte van het getij, wat gedeeltelijk gecompenseerd wordt door een relatief groter deel van de beschikbare tijd aan fourageren te besteden en niet door de fourageersnelheid op te voeren.

Fig. 6-4. Opname per minuut door 20Y bij verschillende lengtes van het getij

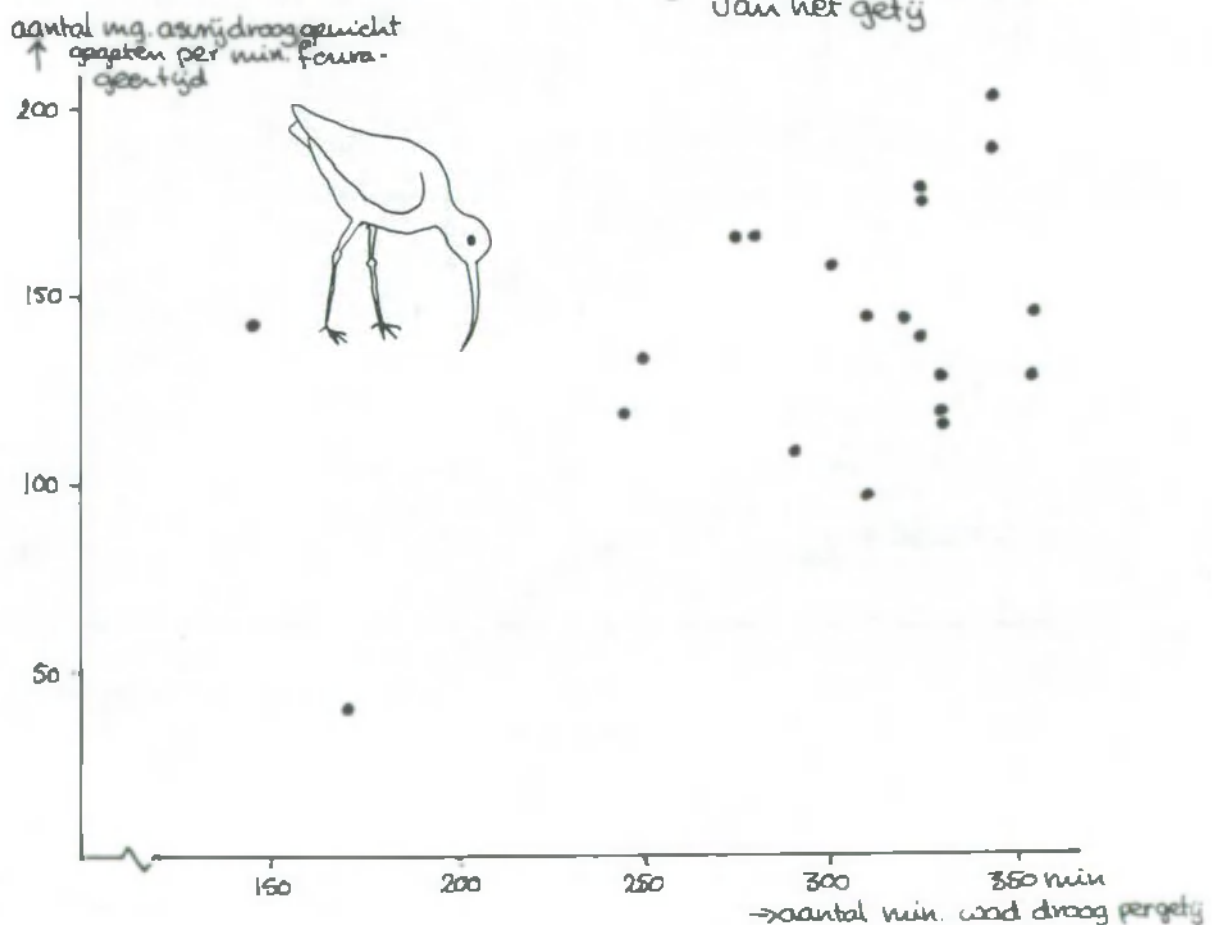
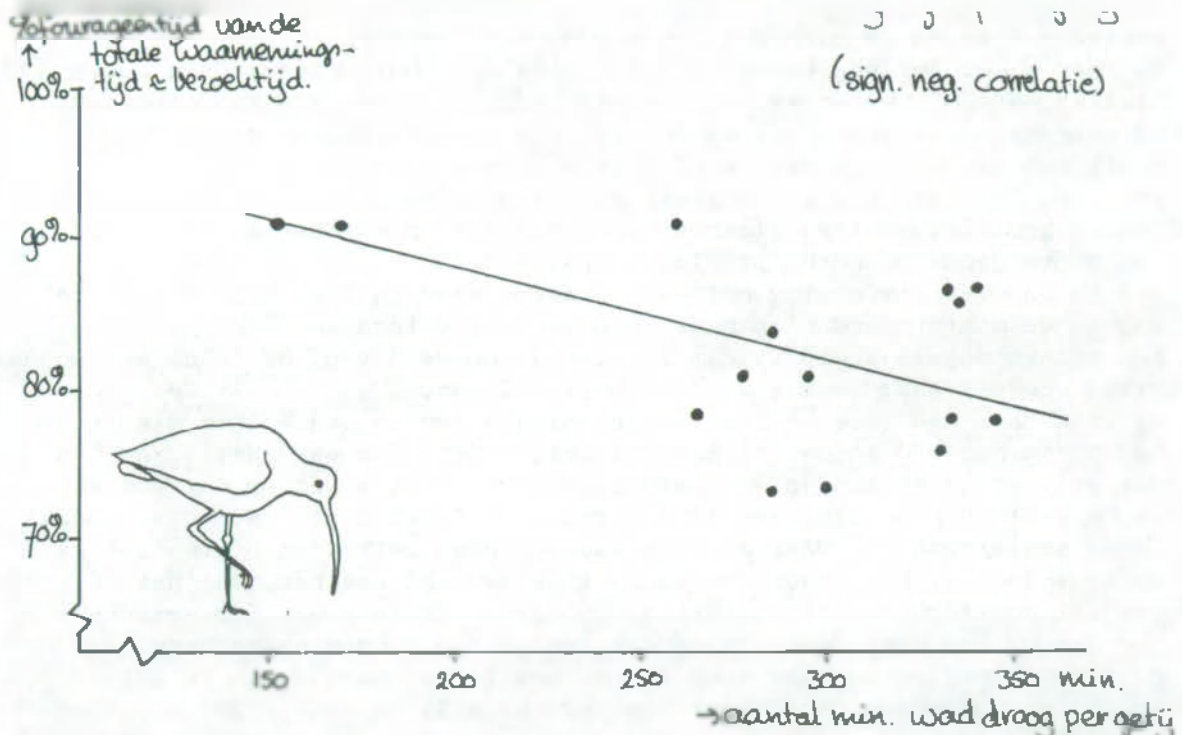




Fig. 6-5. Relatie tussen het % tijd besteed door 20Y aan fourageren en het



opm.: weggelaten zijn de punten van de "verstoringdagen" (s) en de dagen nadat 20Y uit haar territorium was verjaagd (s).

#### 6.4. Krijgt 20Y altijd haar portie binnen?

Wanneer we nu weten dat de fourageersnelheid vrij constant is en er dus bij kortere getijden minder gegeten wordt dan bij langere getijden en bovendien de bruto-voedsel-behoefte per etmaal 45,5 gram is, en er gemiddeld per getij 33,3 gram gegeten wordt, komen we op de vraag of 20Y (gemiddeld) per dag voldoende binnen zal krijgen. Nu moeten we niet alleen rekening houden met de variatie in de lengte van een getij maar ook met een sterke variatie in het aantal uren per etmaal dat het wad droog ligt tijdens daglicht (waarbij we weer aannemen dat wulpen 's nachts niet of nauwelijks fourageren (Burton, 1974)).

Het aantal uren laagwater bij licht is niet zo eenvoudig per dag vast te stellen, omdat dit niet alleen afhangt van het moment van laagwater, en het aantal uren licht op die dag, maar ook van de getijlengte afhankelijk van de windkracht en windrichting. Wij hebben alleen gegevens over die getijden, die we waargenomen hebben, en dat waren b.v. nooit twee opeenvolgende getijden in één etmaal.

Het lijkt echter aannemelijk om te veronderstellen dat wat 20Y de ene dag te kort krijgt, zij de volgende dag kan compenseren.

Maar in de loop van het seizoen zal de situatie niet zo eenvoudig zijn.

In tabel 6-3 is als illustratie m.b.v. het getij-boekje het gemiddeld aantal uren waddroog bij licht per etmaal uitgerekend: dit neemt sterk af in de loop van het seizoen (ook is de sterke variatie van dag tot dag binnen een maand te zien: min. en max.).

Wanneer we nu de lengte van het getij bij onze hut op gemiddeld 5 uur stellen, en 20Y per etmaal 1,33 getij nodig heeft om aan haar trekken te komen, zal ze dus 6 uur en 40 min. per etmaal laagwater bij licht nodig hebben om de gevraagde 45,5 gram asvrij-drooggewicht binnen te krijgen. In tabel 6-3 is te zien dat dit haar in juli, augustus en september gemiddeld wel zal lukken, maar dat dit in oktober en november (en de volgende maanden) problemen oplevert.

Dit is in overeenstemming met wat verwacht werd in fig. 6-2, d.w.z. ze zal in de wintermaanden op haar reserve moeten interen.

Een andere mogelijkheid is dat ze elders (op de h.v.p. of in de weilanden) extra voedsel gaat zoeken in deze barre tijden.

Er zijn door ons verschillende waarnemingen gedaan van wulpen die in de buurt van het wad in de weilanden fourageerden. Van een aantal van hen die geringd waren konden we vaststellen dat we ze zowel op het wad als in de weilanden hebben zien fourageren (zie tabel 6-4), inderdaad vooral in de wintermaanden. Maar al deze waarnemingen betreffen  $\overline{00}$  (wulpen met korte snavels). Dit houdt waarschijnlijk verband met het feit dat  $\overline{00}$  vrijwel nooit gapers eten, terwijl  $\overline{00}$  dit in de loop van het seizoen hoe langer hoe meer doen. De gapers zou je dan kunnen beschouwen als de reserve-wintervoorraad voor wulpen met lange snavels, en de kort-snavelige  $\overline{00}$  zouden dan eerder genoodzaakt zijn om ook in de weilanden voedsel te zoeken.

Omdat we geen enkel  $\overline{Q}$  's winters in de weilanden hebben zien fourageren, zouden we (met enige voorzichtigheid) aan kunnen nemen dat 20Y ook niet in de weilanden bij-fourageert en dat ze door 's zomers veel te eten, 's winters enigszins kan compenseren door wat op haar vet in te teren.

tabel 6-3. Het gemiddeld aantal uren waddroog bij licht per etmaal a.h.v. het getijboekje voor Lauwersoog.

| maand.    | aantal uren licht en laagwater |      |       | aantal min. die 20Y zoveel te kort heeft |
|-----------|--------------------------------|------|-------|------------------------------------------|
|           | per etmaal gemiddeld           | min. | max.  |                                          |
| juli      | 9.09 uur                       | 6.30 | 11.15 | +149 min.                                |
| augustus  | 8.28 uur                       | 6.30 | 10.15 | +108 min.                                |
| september | 7.27 uur                       | 6.00 | 8.15  | +47 min.                                 |
| oktober   | 6.10 uur                       | 5.00 | 7.00  | -30 min.                                 |
| november  | 5.00 uur                       | 3.30 | 7.00  | -100 min.                                |

tabel 6-4. Wulpen die in een weiland fouragerend werden waargenomen.

| wulp             | snavellengte<br>in mm | waarneming foura-<br>gerend in weiland | waarneming foura-<br>gerend op 't wad   |
|------------------|-----------------------|----------------------------------------|-----------------------------------------|
| $\frac{y}{w200}$ | 115,2                 | 9 juli '79<br>16 dec. '77              |                                         |
| $\frac{y}{w10}$  | 125,0                 | 22 sept. '78<br>30 sept. '78           | 21 aug. '78                             |
| $\frac{y}{w220}$ | 115,8                 | 23 okt. '78                            | 3 febr. '78                             |
| $\frac{y}{w20}$  | 118,9                 | 23 okt. '78                            | juli '79                                |
| $\frac{y}{w100}$ | 113,0                 | 6 nov. '78                             |                                         |
| $\frac{w201}{y}$ | 118,0                 | 25 nov. '78                            | sept./okt. '78<br>12 nov. '78           |
| $\frac{w}{w100}$ | 109,6                 | 23 maart '79                           |                                         |
| $\frac{w21}{y}$  | 111,0                 | 23 maart '79                           |                                         |
| $\frac{w211}{y}$ | 109,0                 | 23 maart '79                           | juli/aug./sept. '78<br>juli '79         |
| $\frac{w220}{y}$ | 124,0                 | 25 nov. '78                            | juli/aug./sept./<br>okt '78<br>juli '79 |

# hoofdstuk 7: fourageermethoden voor krab en gaper met hun sukses



## 7.1. Welke krabben worden gegeten?

Als een wulp de beslissing heeft genomen om krabben te gaan eten, dan zal daarna een besluit moeten vallen of alle krabben daarvoor in aanmerking komen. Heel kleine krabben zouden weleens meer tijd en calorieën kosten om op te pakken dan ze de wulp aan calorieën opleveren. Heel grote krabben kunnen niet door een wulpenkeelgat of zijn zo sterk dat ze mogelijk de snavel beschadigen.

Er zal vermoedelijk een optimale krabgrootte zijn, die de voorkeur geniet bij de wulp. Een dergelijke voorkeur is bij vele vogels aangetoond b.v. de witte kwikstaart heeft een voorkeur voor 7 mm grote vliegen, terwijl de 8 mm grote vliegen het algemeenst voorkomen. (Davies '77)

In fig. 7.1 wordt de grootteverdeling van het krabbenaanbod (zie hst. 3) vergeleken met de grootteverdeling van de door 2 verschillende wulpen gegeten krabben.

We vinden een voorkeur voor de wat grotere krabben.

De aanbod gegevens zijn echter op zo weinig krabben gebaseerd, dat we deze conclusie niet hard kunnen maken.

We vinden tevens geen groot verschil tussen het dieet van een wulp met een lange snavel (20 Y) en met een korte snavel (Flipje). Een lange snavel gaat mogelijk samen met een breder keelgat of met een sterkere snavel waardoor grote, krachtig tegenspartelende krabben bedwongen kunnen worden.

Krabjes met een schildbreedte van 1 tot 2 mm, de zgn. krabbebroedjes waren in juli massaal op het wad aanwezig (op 14 juli gemiddeld over de vakken H t/m K zo'n 25 per m<sup>2</sup>). Krabben, kleiner dan 10 mm zijn na 14 juli nooit meer bemonsterd, maar zeker is dat in de weken daarna deze talrijke kleintjes groter werden en ook gegeten zijn door wulpen. Bij de voedselopname werden ze als "kleine krab" (geschatte grootte 10 mm + 1/8 cm) of als krabbebroedje (geschatte grootte kleiner dan 10 mm) genoteerd. Ze zijn soms verward met de "losse klep".

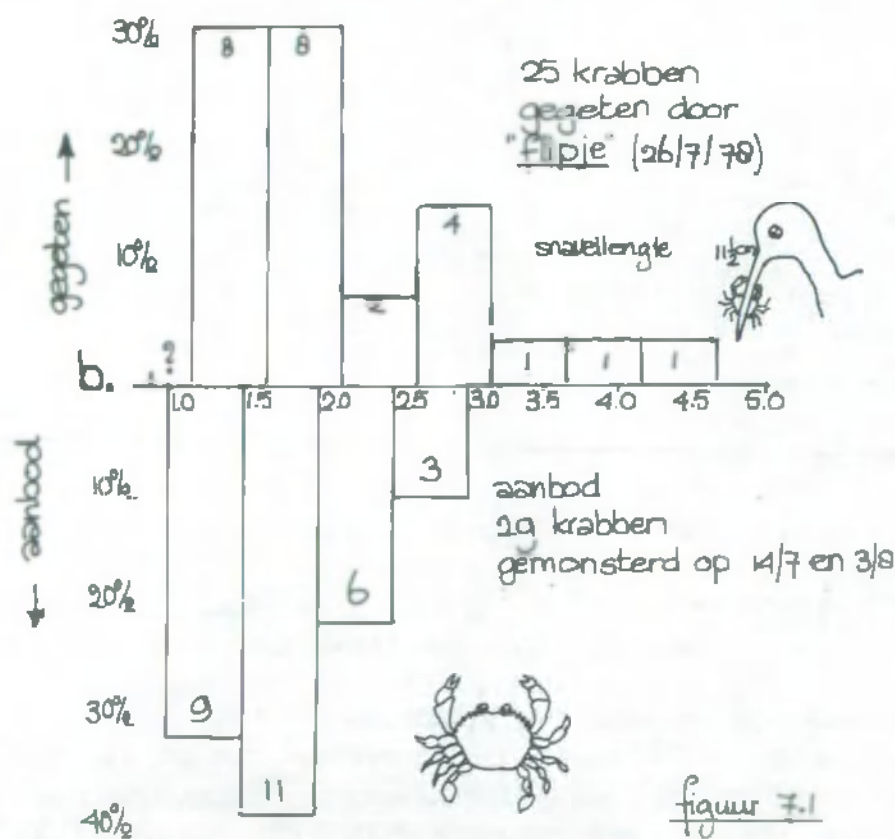
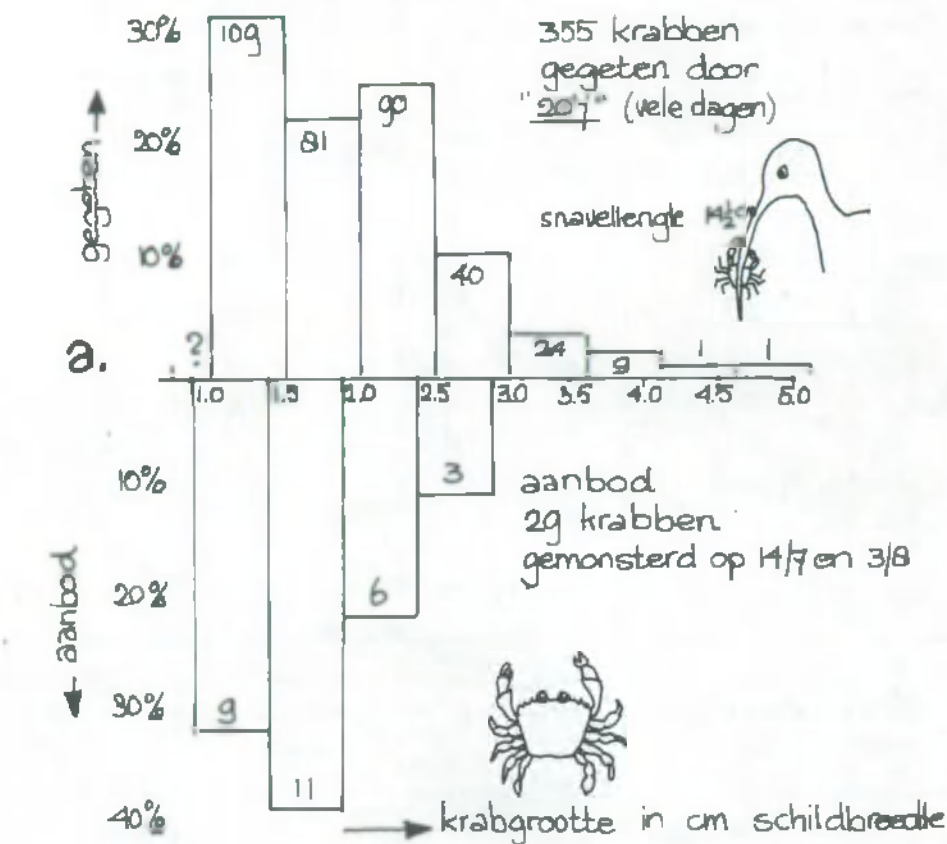
Achteraf denken we teveel losse kleppen in juli en augustus ten onrechte als krabbebroedje genoteerd te hebben.

Uit braakbalgegevens blijkt dat nauwelijks krabbebroedjes gegeten werden. In de enkele poepjes, die ook onderzocht zijn op krabresten bleek de grootteverdeling van gegeten krabben iets kleiner dan in de braakballen, zodat met name de kleine krabjes onderschat zijn in de braakballen. Als controle op de braakbalmethode zouden enkele experimenten met wulpen in gevangenschap noodzakelijk zijn. De zieke wulp die de laatste dagen van zijn leven in een kooi in een tuin heeft doorgebracht, verkoos de grote krabben te eten toen hij twee bakjes met resp. 5-10 mm en 11-20 mm grote krabben aangeboden kreeg. Een braakbal is nooit meer geproduceerd.



figuur: 7.1 a,b Selectiediagrammen van de krabgrootte voor 2 wulpen met lange en korte snavel  
 eetgegevens afkomstig van basisprotokollen. bemonsterde oppervlakte op 14/7 en 3/8 samen  
 is 219 m<sup>2</sup> in de grote velden G<sub>1</sub> en G<sub>2</sub>. de getallen in de blokken zijn het aantal waarnemingen.

119.



figuur 7.1

| schild-<br>breedte<br>in cm | schild en poten<br>samen | schild en poten<br>apart | alleen de poten<br>gegeten | niets<br>gegeten | alle methoden<br>met sukses |
|-----------------------------|--------------------------|--------------------------|----------------------------|------------------|-----------------------------|
| 1.00                        | 5.6 5.8 25               |                          |                            |                  | 5.1 5.4 35                  |
| 1.25                        | 3.9 3.0 47               | 13.3 15 3                |                            |                  | 4.5 4.4 67                  |
| 1.50                        | 5.4 3.6 46               | 12.5 7.7 13              |                            |                  | 7.9 6.0 88                  |
| 1.75                        | 8.8 5.5 21               | 16.9 9.4 21              |                            |                  | 13.5 8.0 53                 |
| 2.00                        | 11.9 4.3 14              | 20.2 7.8 23              | 15 1                       | 8 1              | 17.6 9.8 50                 |
| 2.25                        | 18.3 12 9                | 24.7 11 30               |                            | 10 1             | 21.9 11 46                  |
| 2.50                        | 22.7 13 7                | 29.6 13 40               |                            | 25 14 2          | 27.4 13 53                  |
| 3.00                        | 19.0 13 2                | 44 29                    | 28.8 4                     | 30 3             | 40.4 - 40                   |
| 3.50                        |                          | 49 3                     | 54 6                       | 7.2 6            | 52.2 - 9                    |
| 4.00                        |                          | 84 3                     | 16 1                       | 4.8 5            | 66.8 45 4                   |
| 4.50                        |                          |                          |                            | 10 1             |                             |
| 5.00                        |                          |                          | 17 1                       |                  | 17.0 - 1                    |
| alle klassen:               | 7.5 7.8 171              | 28 18 165                | 37 27 13                   | 13 15 19         | 17.0 16.9 446               |

| schild-<br>breedte<br>in cm | schild en poten<br>samen | schild en poten<br>apart | alleen de poten<br>gegeten | niets<br>gegeten | alle methoden<br>met sukses |
|-----------------------------|--------------------------|--------------------------|----------------------------|------------------|-----------------------------|
| 1.00                        | 14 10 25                 |                          |                            |                  | 15 10 35                    |
| 1.25                        | 38 29 47                 | 17 19 3                  |                            |                  | 33 26 67                    |
| 1.50                        | 44 41 46                 | 14 7 13                  |                            |                  | 32 35 88                    |
| 1.75                        | 57 66 21                 | 15 9 21                  |                            |                  | 29 45 53                    |
| 2.00                        | 61 73 14                 | 18 11 23                 | 7 1                        | 0 1              | 31 46 50                    |
| 2.25                        | 31 17 9                  | 20 11 30                 |                            | 0 1              | 25 14 46                    |
| 2.50                        | 34 20 7                  | 23 10 40                 |                            | 0 2              | 26 13 53                    |
| 3.00                        | 51 34 2                  | 22 29                    | 14 4                       | 0 3              | 23 - 40                     |
| 3.50                        |                          | 55 3                     | 26 6                       | 0 6              | 36 - 9                      |
| 4.00                        |                          | 31 3                     | 49 1                       | 0 5              | 35 16 4                     |
| 4.50                        |                          |                          |                            | 0 1              |                             |
| 5.00                        |                          |                          | 88 1                       |                  | 88 - 1                      |
| alle klassen:               | 39 43 171                | 21 13 165                | 27 38 13                   | 0 19             | 28 31 446                   |

tabel 7.1 a/b

A. hannustijd in sec. van krabben door 20y gegeten (juli t/m okt '78)  
resp. gemiddelde, standaardafwijking en aantal.

B. opname snelheid in mg per sec hannustijd van krabben door 20y gegeten  
(juli t/m okt '78) resp. gemiddelde, standaardafwijking en aantal.

zie ook de figuren 7.2 en 7.4 hier van

verschillen in het aantal waarnemingen tussen de som van de eerste 4 kolommen en de laatste totaal kolom beruist op het feit dat van een aantal krabben de hannusmethode niet genoteerd werd.

Samenvattend kunnen we zeggen dat we van kleinere dan 1 cm grote krabben te weinig weten wat betreft aanbod en percentage in het wulpdier om ze in de figuren te vermelden. We denken dat de wulp bij voorkeur de grotere krabben eet. En onze subjectieve indruk is dat alle krabben tussen de 1 en 4 cm schildbreedte, die een wulp tegenkomt ook aangepakt worden. In seizoenen met veel groter krabaanbod wordt misschien wel geselecteerd binnen deze groottes.



## 7.2. Hoe worden krabben gegeten?

We hebben 5 methoden onderscheiden:

1. De krab wordt met de snavelpunt opgepakt, even "opgegooid" en ingeslikt of nog enkele keren in de snavel "geschikt" mogelijk om de smalle zijkant van de krab voor het keelgat te krijgen, en ten slotte in z'n geheel ingeslikt.
2. De krab wordt aan een poot (of schaar) met de snavelpunt opgepakt, wild heen en weer geschud totdat de rest van het lichaam er af valt.  
Dit wordt een aantal keren herhaald. Misschien totdat de krab niet meer tegensparteld of totdat de krabrest klein genoeg is om door de keel te kunnen. Dan wordt het schild met e.v. poten ingeslikt en daarna e.v. losse poten opgepikt.
3. Volgens methode 2, waarbij het schild niet wordt opgegeten en de poten wel.
4. De krab wordt opgepakt, geschikt, geschud, laten vallen, weer opgepikt enz. zonder dat er iets van gegeten wordt.
5. Heel grote krabben worden niet eens aangepakt, als zij met hun enge scharendreigend omhoog komen.

De hannestrijd werd gemeten vanaf het moment van oppakken t/m het laatste onderdeel dat ingeslikt werd of in geval 4 totdat de wulp iets anders ging doen: lopen, kijken.

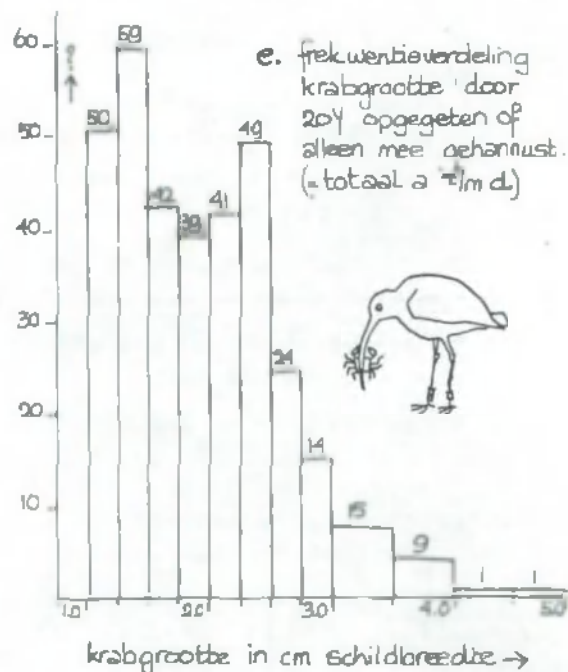
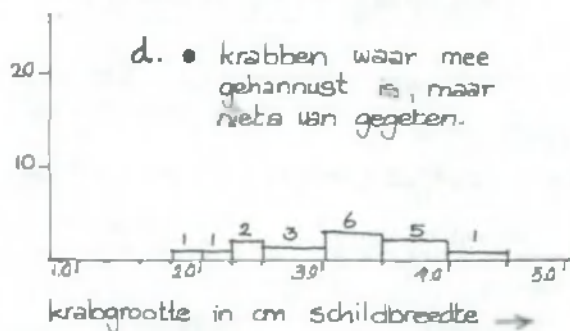
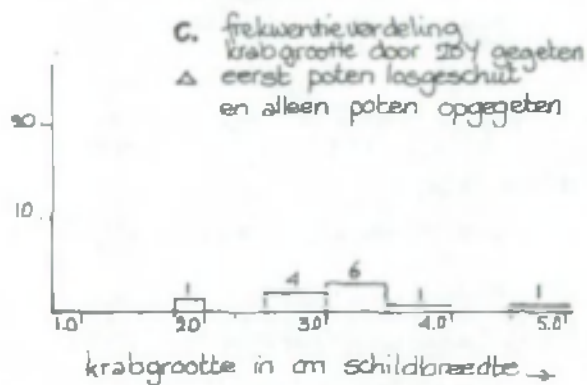
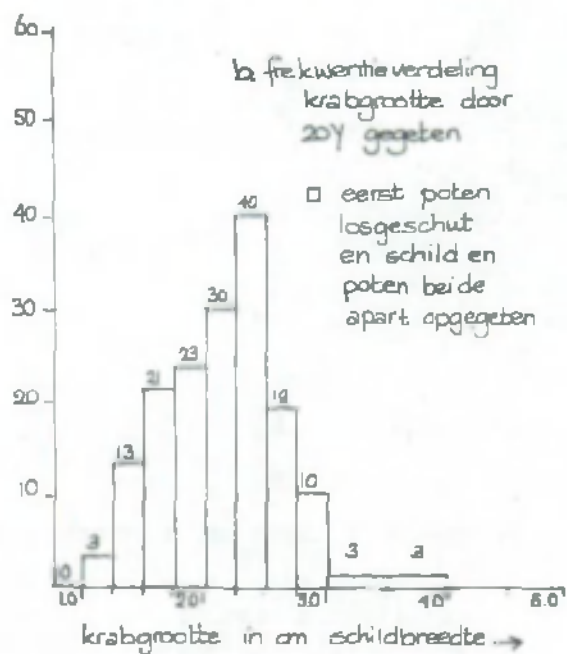
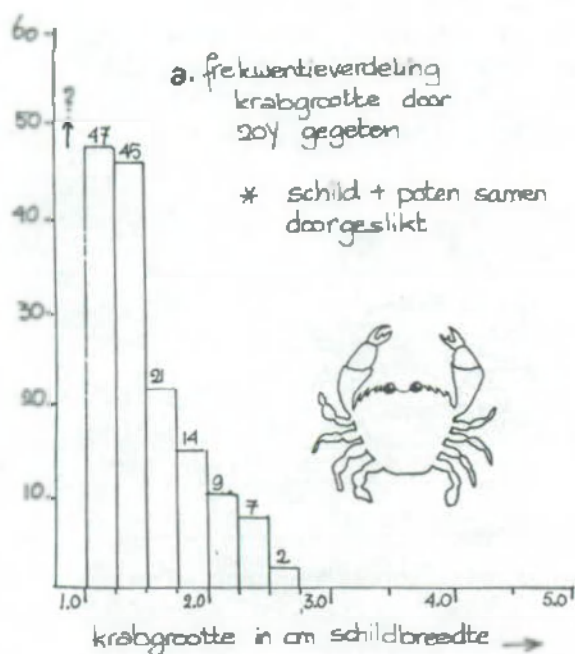
In geval 5 is de hannestrijd nul; naar enge krabben kijken valt onder de foerageertijd.

In fig. 7.2 is de grootteverdeling van gegeten krabben van 20 Y uitgesplitst voor de verschillende methoden. (zie ook tabel 7 I A) Hierin valt op dat elke methode bij een andere groep krabgrootte hoort.

Dit doet sterk vermoeden dat de keelbreedte van de wulp een beperkende factor is. Wil de wulp een grotere krab verslinden dan z'n keel breed is dan zal hij er eerst wat poten af moeten halen.

We zijn begonnen met keelbreedtes van gevangen wulpen te meten. Er lijkt weinig verschil bij lang en kort snavelige wulpen en is zo dicht mogelijk bij de basis in gesloten toestand gemeten

+ 20 mm.



figuur 7.2

frequentieverdelingen van krabgroottes die 20Y heeft gegeten,  
apart voor de verschillende op eet methoden (zie tekst).

gegevens van de basisprotokollen juli-okt '78 zie ook tabel 7.1



Het spartelen van de krabben zal een tweede factor zijn, die de methode bepaalt. Hoe groter de krab des te krachtiger zal hij zich verweren b.v. door zich om de wulpensnavel te klemmen. Na elke afgeschudde poot (en schaar) zal dit verweer afnemen.

Bij grote krabben ( $\geq 3$  cm) zagen we dikwijls dreiggedrag van de krab, met scharen opgeheven tegen de wulp. Deze knapen konden verschrikkelijk tegenspartelen en zijn in de helft van de gevallen ook niet gegeten.

We kunnen ons voorstellen dat een aantal krabben ook niet gegeten zijn doordat andere vogels (wulpen, meeuwen) of b.v. een sport-vliegtuigje het hannesen verstoorden.

De grote overlap tussen beide eerste methoden is waarschijnlijk voor een deel te verklaren door het verschil tussen net vervelde, weke krabben, die zelfs dubbelgevouwen in de snavel gepropt werden en de harde, al langer geleden vervelde krabben en natuurlijk de schattingsfouten voor de grootte v.d. krab die door ons gemaakt zijn.

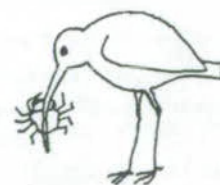
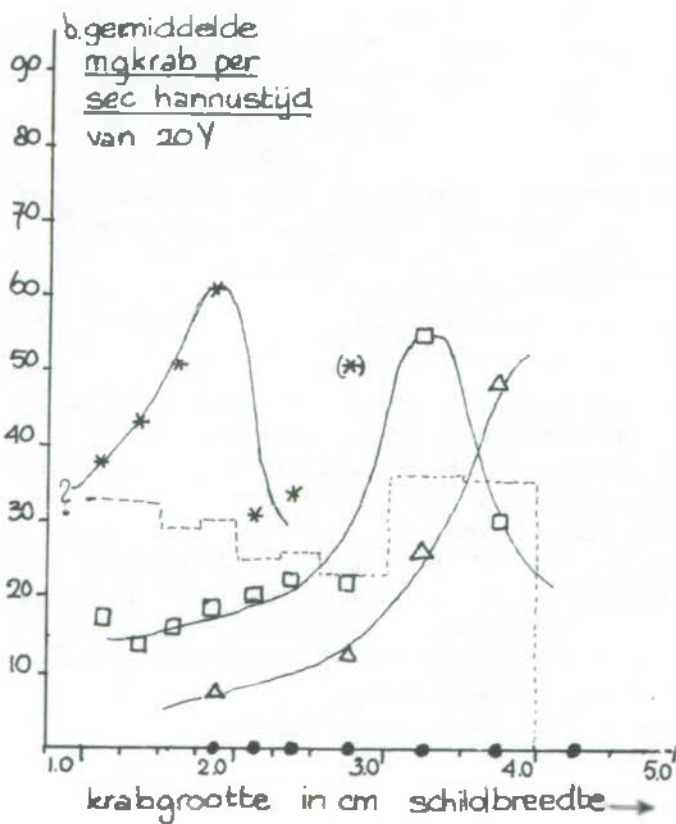
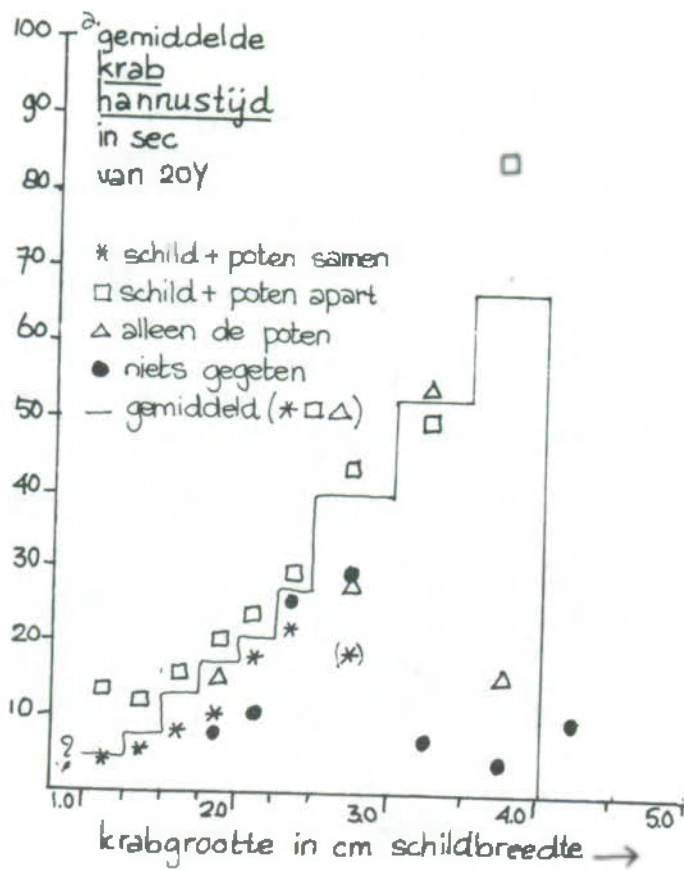
### 7.3 Wat is de opbrengst van krabben eten?

Willen we begrijpen, waarom bepaalde grootteklassen de voorkeur genieten of waarom welke hannesmethode gekozen wordt, dan kunnen we de biomassa-opname per hannestijd voor die verschillende klassen of methoden proberen te vergelijken. Davies ('77) vond bij de witte kwikstaart dat de geprefereerde grootteklasse vliegen overeen kwam met die grootteklasse waarbij de opbrengst per hannestijd het grootst was.

Wij denken dat bij de keuze van de aanvalsmethode, de wulp de kans op beschadiging van snavel en keel ook tracht te minimaliseren en niet alleen de energie-opname per tijd tracht te maximaliseren, zoals de optimalisatie-theorie aanneemt (Krebs '78). Omdat het beschadigingsrisico nog niet kwantitatief is uit te drukken, beperken we ons toch maar tot de biomassa-opname per tijd.

Allereerst een kanttekening bij de biomassaberekening: Hierbij wordt uitgegaan dat alle krabben 10 poten hebben en dat er 10 poten gegeten worden. Beide aannames zijn niet terecht. Er lopen vele invalide krabben rond en de wulp pikt ook niet altijd alle poten op. Als we gokken dat gemiddeld 7 van de 10 poten gegeten worden zullen de biomassagetallen zo'n 10% te hoog zijn bij de 2 methoden en 30% te hoog bij de 3e methode. Zie fig. 7.3

In tabel 7.1a en fig. 7.4a staan de gemiddelde hannestijden voor 20 Y per krab-grootteklasse en per methode vermeld. De ene, heel grote krab van 5 cm, die vermoedelijk pas verveld is hebben we verder buiten beschouwing gelaten. Vervolgens is m.b.v. de biomassa en de hannestijdgegevens de opbrengst in mg krab per sec. hannestijd per grootteklasse berekend (tabel 7.1b en fig. 7.4.b). Duidelijk is dan dat hoe groter de krab, hoe langer de hannestijd, maar een ongeveer gelijke opbrengst per sec. hannesen. Het voordeel van grote krabben is echter wel dat vele seconden achter elkaar deze opbrengst geboden wordt. We denken niet dat grotere krabben grotere zoektijden hebben, omdat het lijkt, of elke krab van geschikte grootte die een wulp tegenkomt aangepakt wordt; en niet speciaal naar grote krabben gezocht wordt (besproken in 7.4).



figuur 7.4a/b  
zie ook tabel 7.1

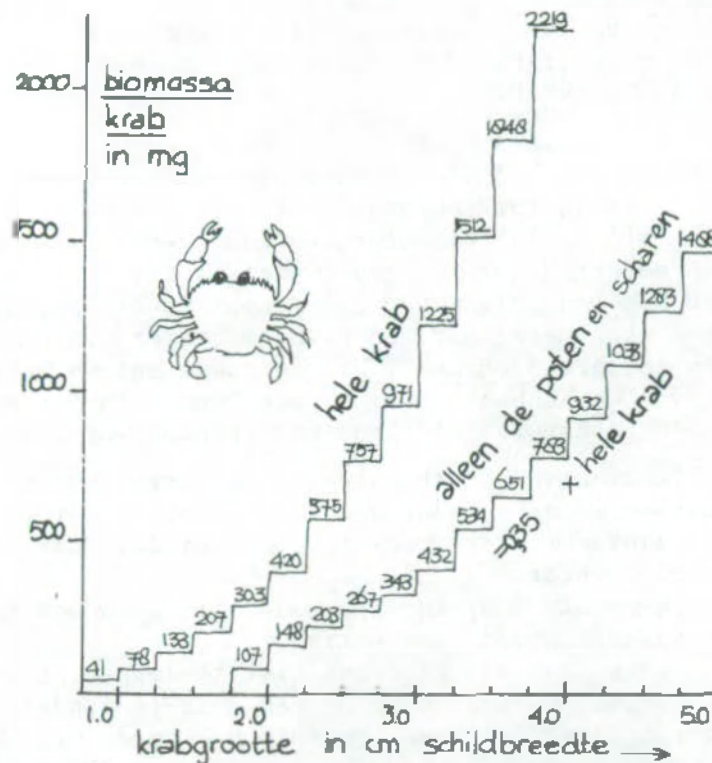


fig. 7.3

zie ook fig 3.19 en 3.20

Voor de verschillende hannesmethoden is een duidelijk verschil in opbrengst te zien met elk een optimum bij opeenvolgende krabgroottes.

Als er toch voor een onvoordelige methode gekozen wordt hangt dat mogelijk samen met een erg spartelende krab, verkeerd voor het keelgat zitten enz. of een fout in onze schatting.

Afgezien van e.v. kwaliteitsverschillen tussen krabben en gapers levert een krab in mg ongeveer 3x zoveel op per sec. hannesen als een gaper (resp. 30 mg/sec. en 11 mg/sec.) terwijl de hannes-tijd voor zowel een gemiddeld gaper (330 mg) als voor een wat royale krab (2½ cm) ongeveer 30 sec. is. Een voorkeur voor krabben wordt hieruit begrijpelijk.

#### 7.4. Wordt er speciaal naar krabben gezocht?

Als onderzoek(st)er weet je niet wat er in een wulpenhoofd omgaat. Het is dus vrijwel onmogelijk om deze vraag te beantwoorden. Het enige wat we kunnen doen is het zoekgedrag op de esterline-protokollen vergelijken dat vooraf gaat aan het vinden van een gaper of van een krab.

In tabel 7.2 zien we dan dat in de periode van de esterlineprotokollen (sept.-okt. '78), de zoektijd tot een krab veel kleiner is dan de zoektijd tot een gaper. Dit kan betekenen dat tijdens het gapers eten bij toeval ook eens een krab gevonden wordt. Na zo'n krab is de zoektijd tot een gaper veel langer dan tot weer een krab, maar ook langer dan van gaper naar gaper. Mogelijk loopt 20 Y na een krab meer naar een krab te zoeken dan naar een gaper. Is dit een zoekbeeld of heeft het te maken met verschillende plekken wad? We hebben dit niet goed kunnen analyseren door tijdgebrek. Slechts het volgende kan nog genoemd worden:

In tabel 7.2 zien we ook een ander zoekgedrag voor de verschillende prooien optreden: voordat een krab gevonden wordt, loopt 20 Y gemiddeld langzamer, pikt meer en boort minder, dan voordat een gaper gevonden wordt.

Vermoedelijk is dit een zinvolle aanpassing van zoekmethode aan een oppervlakkige prooi als de krab.

Het is op grond van deze gegevens niet te zeggen of deze "krabbenmethode", bewust gekozen wordt om een krab te vinden of dat door gemiddeld langzamer te lopen, meer te pikken en minder te boren de kans groter wordt om een krab te treffen en de kans op een gaper op te sporen kleiner wordt.

tabel voor 20Y van de verschillen in zoekgedrag voordat een krab of een gaper gevonden wordt. sept/okt '78

| tabel 7.2                    | zoektijd<br>in sec. tot<br>prooi | pas-<br>frequentie | pik-<br>intensiteit | boor-<br>intensiteit |
|------------------------------|----------------------------------|--------------------|---------------------|----------------------|
| van gaper naar gaper         | 82 8x                            | 1.5 51x            | .20 60x             | .034 81x             |
| van gaper naar krab          | 50 7x                            | 1.1 4x             | .28 5x              | .025 7x              |
| van krab naar gaper          | 108 5x                           | 1.7 3x             | .30 4x              | .024 5x              |
| van krab naar krab           | 63 4x                            | 1.0 4x             | .22 4x              | .016 4x              |
| van krab of gaper naar gaper | 84 86x                           | 1.5 65x            | .20 73x             | .032 99x             |
| van krab of gaper naar krab  | 55 11x                           | 1.1 8x             | .24 10x             | .022 12x             |

[esterline, 20Y all, VAKK=2, SIENK=2, PROOIC = resp. 1,2,3,4, 1 of 3, 2 of 4]

het gemiddelde en het aantal waarnemingen is in de tabel vermeld.

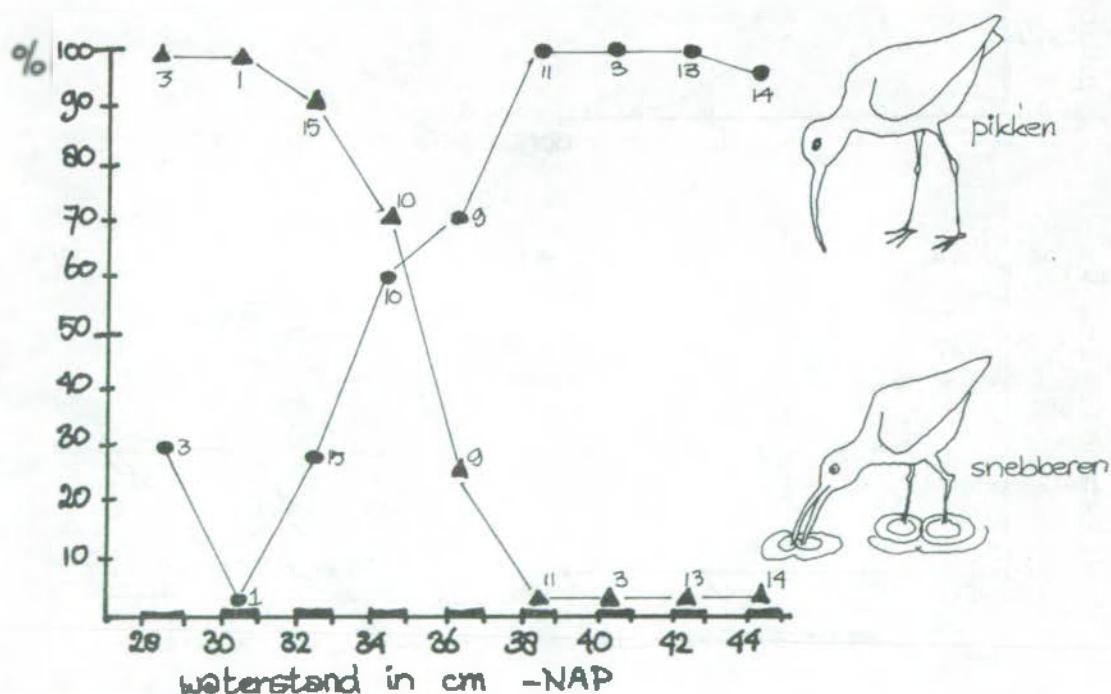


In juli en augustus werden veel meer krabben t.o.v. gapers gegeten (zie fig. 5-12); we hebben daar geen esterlineprotokollen van om het zoekgedrag te vergelijken. De kans dat 20 Y dan wel speciaal naar krabben zoekt lijkt ons groter.

Wat het terreingebruik betreft: vooral in de "1" en "2" vakken worden krabben gevonden (zie fig. 8.4) en dat is misschien de reden dat 20 Y in het krabbenseizoen (juli-aug.) vooral in de "1" en "2" vakken liep te foerageren en daarna ook in de "3" vakken.

### 7.5 Hoe worden strandgapers gezocht ?

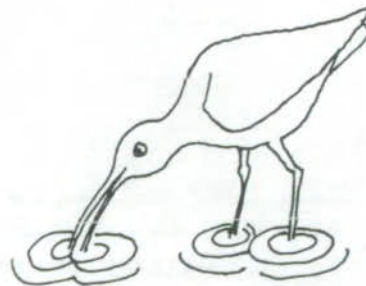
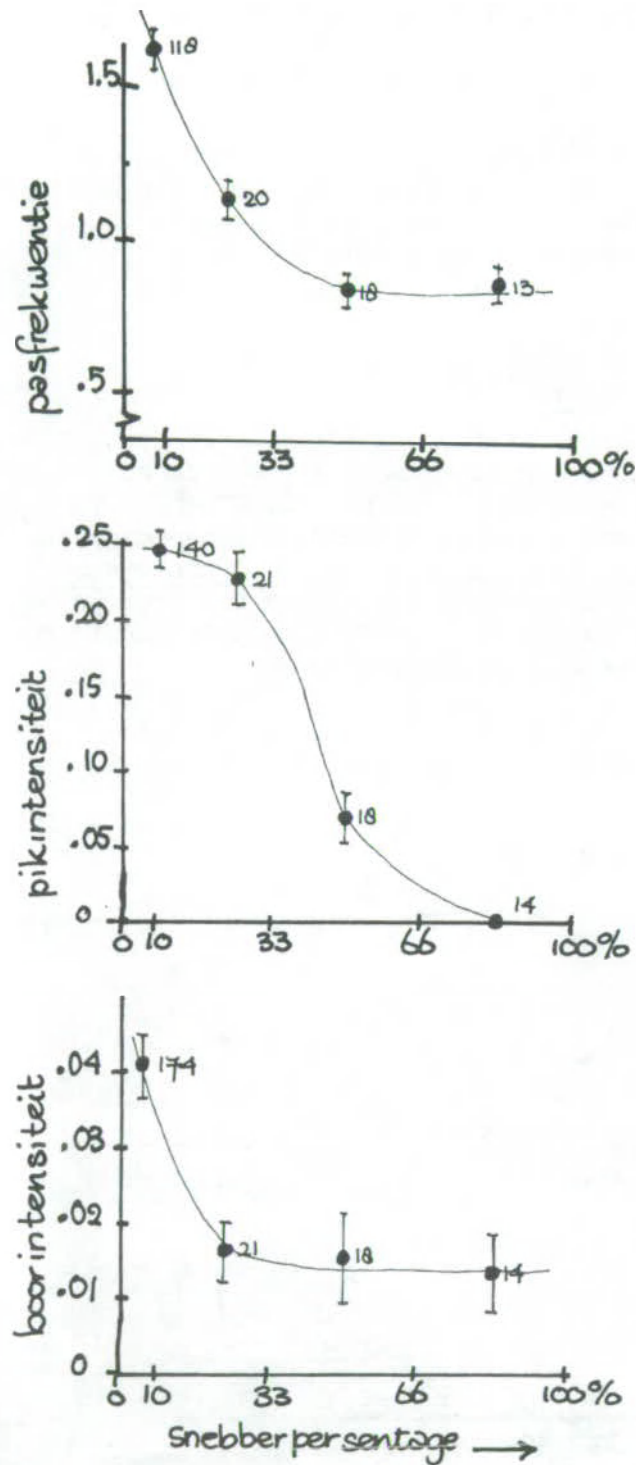
Naast de krab is de strandgaper voor ♀♀ wulpen een zeer belangrijke prooi. Op het moment dat de foerageermethoden met de esterline onderzocht worden waren gapers zelfs het hoofdvoedsel van 20 Y. Van daar dat we aan deze prooi soort uitgebreide aandacht kunnen geven. In het nu volgende hoofdstukje wordt ingegaan op de methode van zoeken en in hoofdstuk 7.6 op de methode van opeten van deze in de wadbodem verborgen prooi. In hoofdstuk 8 wordt hierna behandeld hoe 20 Y zich over haar voedselterrein beweegt.



figuur 7.5

- persentase foerageertijden dat er pikkend naar gapers gezocht wordt dwz. pikintensiteit  $\geq 0.1$
- ▲ persentase foerageertijden dat er snebberend naar gapers gezocht wordt dwz. snebberpercentage  $\geq 10\%$

[esterline 20%AL, VARC=2, PROOC=1, SLENK=2, PIKSEC  $\geq 0.1$  resp. SNEBPER  $\geq 10$ ]



figuur 7.6

de invloed van snebberen op verschillende aspecten van de zoekintensiteit van 20y.  
 in de figuur staan de gemiddelden per snebberklasse (-10%; -33%; -66%; -100% snebberen van de looptijd tot een prooi), het aantal waarnemingen en de standaardfout. [esterline, 20yall, VAKC=2]

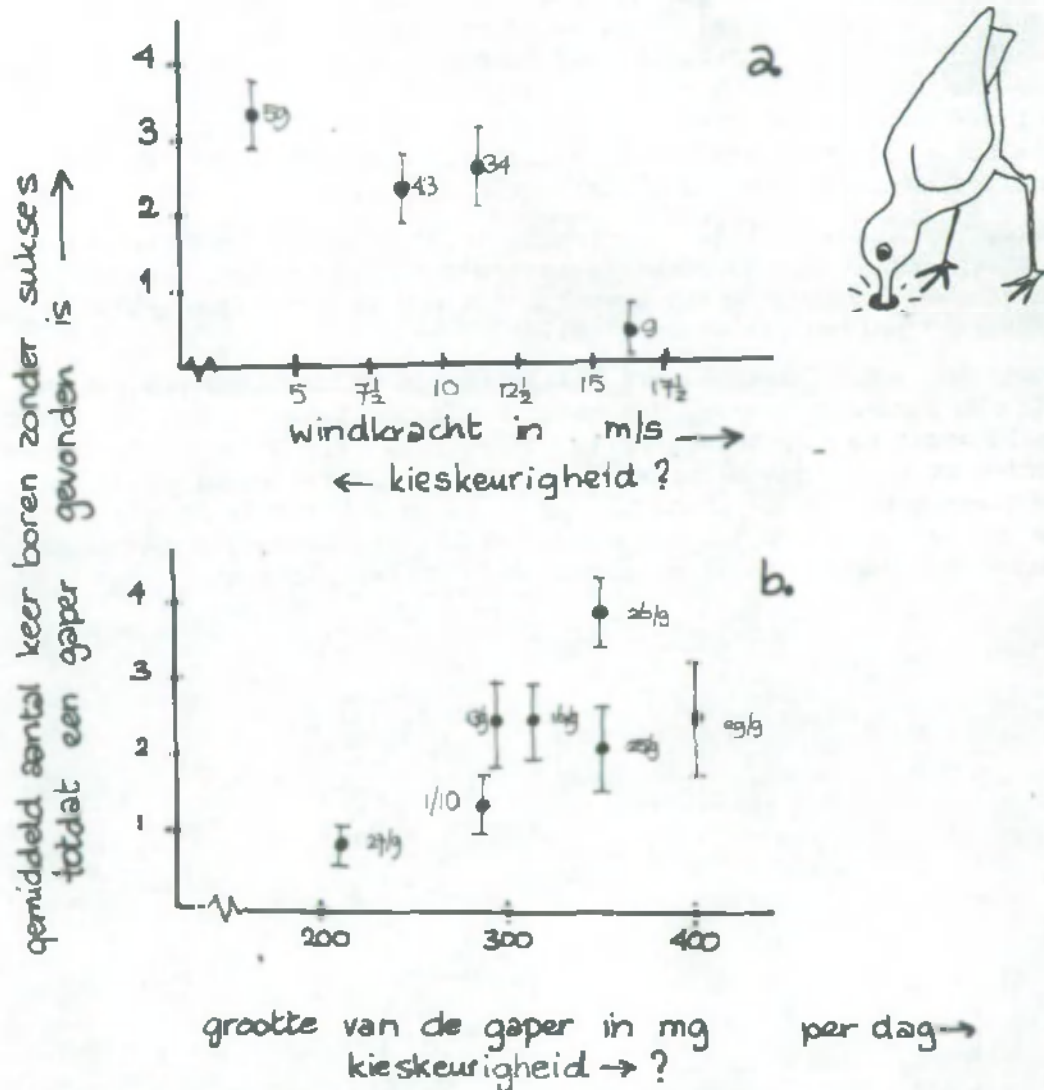


fig. 7.7 a, b

het gemidd. (\*) aantal keer dat zonder succes geboord is voordat een gaper wordt gevonden onder verschillende omstandigheden, die mogelijk de kieskeurigheid beïnvloeden.  
(esterline, 20y, VARK=2, PRODIC=1)

### Het zoeken naar strandgapers

Bij dit zoekgedrag vielen 2 opvallend verschillende zoekmethoden op: het snebberen en het pikken. (zie voor omschrijving van deze begrippen hst. 2.10). Beide methoden geven niet de indruk van een fanatiek zoekende vogel zoals een Arenicola-zoekende wulp op de zandbank of een scholekster. Het snebberen wordt onder andere omstandigheden gekozen dan het pikken (zie hst. 7.7 en 7.8). Vooral als het wad onder water staat zal er gesnebberd worden (zie fig. 7.5). Bij een waterstand van -38 cm N.A.P. ligt het wad overal droog (buiten de slenk) en dan is het snebberpercentage nihil.

Pikken is waarschijnlijk een visuele methode terwijl met snebberen waarschijnlijk de wadbodem afgetast wordt. Tijdens het snebberen wordt heel langzaam gelopen en kan dus een minder groot gebied afgezocht worden (zie fig. 7.6).

Zowel bij het pikken als bij het snebberen wordt af en toe geboord. Dit kan betekenen dat er dan zeker een gaper gevonden is, die beoordeeld wordt op oogstbaarheid (grootte, positie?) Of er moet geboord worden om beter dan met pikken te kunnen vaststellen of er al dan niet een gaper in de grond zit en zo ja, dan wordt ie gegeten. In het 1e geval kun je verwachten dat het aantal keer boren zonder succes per gaper groter is als de wulp kieskeuriger is.

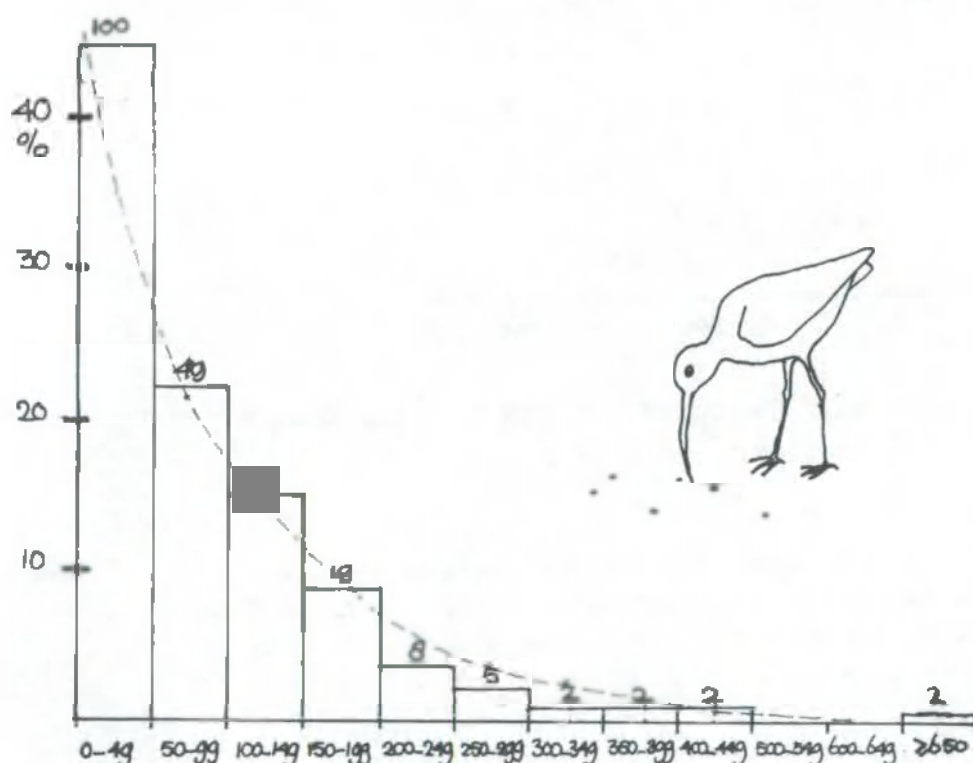


fig 7.8

frequentieverdeling van de zoektijden tot een gaper in sec. door 20y

absol<sup>te</sup> aantallen staan in de figuur vermeld (totaal 222)  
 gestippeld is de kromme, die volgens een negatief exponentiële verdeling  $F(t) = 1 - e^{-t/\theta}$  is berekend op grond van het steekproefgemiddelde  $= 2.342 = 1/\theta$ .  
 [estefline, 20y, VARI=2, PRODC=1]



Wanneer dat is, is onbekend. We kunnen ons voorstellen dat als de foerageeromstandigheden erg gunstig zijn, een wulp zich kan permitteren selectiever zijn voedsel te zoeken. Bij slechte foerageeromstandigheden zoals harde wind, kort tij, veel andere wulpen verwachten we minder selectief zoeken en dan minder proefboringen per gegeten gaper. Als het zo is, dat kieskeurige voorkeur grote gapers betreft (zie hst. 7.6), dan verwachten we ook meer boringen voordat een grote gaper gevonden wordt. Voor de windkracht en de grootte hebben we het gemiddeld aantal proefboringen kunnen bepalen (zie fig. 7.7.a en b) en deze resultaten bevestigen het idee van selectiever zoeken bij geringe windkracht en voor grote gapers.

Voordat we hiermee verder gaan in de volgende paragrafen, eerst nog wat over de zoektijd en het hannesen.

De frequentieverdeling van alle zoektijden bij elkaar geeft een negatiefexponentiële verdeling te zien, wat betekent dat het moment van prooivondst geen invloed heeft op de lengte van de zoektijd tot de volgende prooi (fig. 7.8).

Verderop zullen we zien dat grote gapers een gemiddeld langere zoektijd hebben dan kleine gapers en zoektijden waar agressie in voorkomt hebben eveneens een langere gemiddelde zoektijd dan zonder agressie.

Gooien we al deze zoektijden op een hoop dan geeft het zoeken naar gapers het beeld van een toevalsproces.

Als de zoektijd evenredig is met de afgelegde afstand tot de volgende gaper dan zou je kunnen concluderen dat de gapers al rondom verdeeld zitten. Vergelijk J. Smith '74 die de volgende verbanden vond bij merels in fig. 7.9.

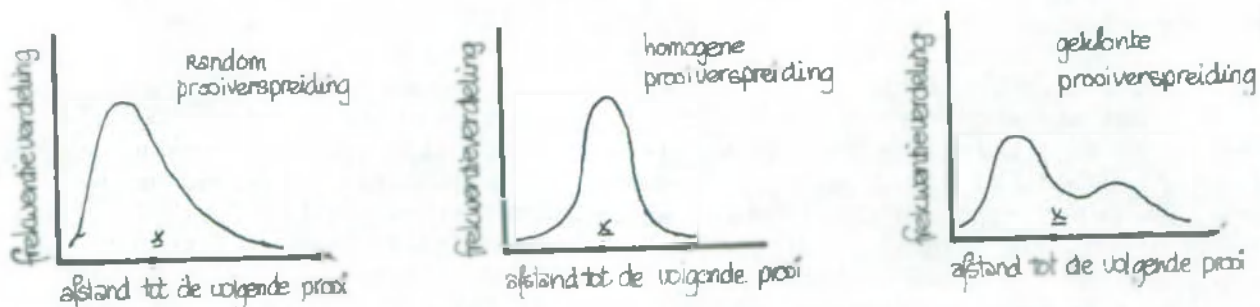


fig 7.9 vereenvoudigde modellen voor tussenprooi-afstanden bij merels (naar Smith '74)

Helaas is de voortbewegingssnelheid niet constant (zie tabel 8.4) in de tijd en spelen er zoveel gecompliceerde zaken doorheen zoals agressie en verschillende zoekmethoden dat we onze zoektijdenfrequentie alleen gebruiken om een globaal beeld te krijgen over de tijd die het 20 Y kost om de volgende gaper te vinden en niet om iets over de afstand te zeggen.

## 7.6 Het opeten van de gaper of wel: het hannesen

Als een goede gaper gevonden is, wordt onder de grond na veel geboor eerst de sipho er afgerukt.

Dit kost in vergelijking met de rest van de gaper de meeste moeite. We zien de wulp staan rukken en om het gat heen draaien, soms tot z'n ogen in de modder. Enkele keren komt de snavel zonder iets boven om even rond te kijken (of uit te rusten?) om met een daarop weer een nieuwe aanval te plegen. Ten slotte verschijnt de snavel weer met de cilindervormige sipho, die boven de grond ingeslikt wordt.

Vlot daarna worden enkele bolvormige brokjes vlees omhooggehaald, meestal 3, soms tot 20. Waarschijnlijk biedt de gaper nauwelijks weerstand als de sipho afgerukt is. Uit de opgegraven schelpen blijkt dat de schelp niet kapot gemaakt wordt maar leeggegeten vanuit het gapend gat, waar de sipho gezeten heeft.

Van de meeste gapers wordt elk brokje ter plekke in een plasje water afgespoeld, soms (vnl. bij laag water) moeten daar enkele passen voor worden gedaan. Een enkele maal kan 20 Y haar boorgat niet weer terugvinden na het spoelen.

We hebben dit spoelgedrag niet systematisch genoeg opgeschreven om te kunnen zeggen onder welke omstandigheden dit wel of niet gedaan wordt.

Bij het opgraven van de gapers vonden we dat lang niet alle schelpen leeggegeten werden. Er bleef minimaal 10-20% van het asvrij drooggewicht aan vlees achter, voornamelijk de onderste sluitspier. Maar vaak bleef er nog meer vlees achter. Dit zou ten eerste het gevolg kunnen zijn van een verstoring, b.v. 20 Y wil plotseling eerst een wulp uit haar territorium verjagen of haar gapergat wordt beroofd of er vliegt een sportvliegtuig langs waardoor alle wulpen op de wieken gaan. Een tweede mogelijkheid is dat het op een gegeven moment voordeliger wordt voor de wulp om het laatste restje gaper-vlees te laten voor wat het is en een nieuwe gaper te gaan zoeken.

Helaas weten we de kosten niet, maar het afrukken van een sipho lijkt ons veel kostbaarder dan de latere brokken uit de diepte vissen. Dan lijkt het ons een kleine moeite om de gehele schelp, met uitzondering van de sluitspier, leeg te eten. Een indruk van de tijd die nodig is voor het 1e brokje, de sipho, los te rukken geeft tabel 7.3. Uit hst. 3 weten we dat bij grote gapers een derde van het vlees in de sipho zit en dat wordt volgens tabel 7.3 in + 60% van de hannesboortijd verkregen. Voor kleine gapers kost de sipho + 80% van de hannesboortijd en bevat de helft van het vlees. We hebben dit samengevat in het model van fig. 7.10 voor een willekeurige gaper, die in 4 brokjes leeggegeten wordt.

We verwachten een kleinere hannesefficiëntie bij diepe gapers, omdat we soms vogels met heel veel "moeite" tot over hun ogen zien staan boren. We vonden met de gegevens van de opgegraven gapers (zie appendix) geen kleinere biomassa-opname per hannestijd voor diepe gapers.

De hanneskosten in energie zijn misschien wel veel groter bij diepe gapers, maar die hebben wij niet kunnen meten.

Verder lag het voor de hand dat we bij diepere gapers een groot percentage vlees achter blijft omdat de wulp er niet goed bij kon. In fig. 7.11 wordt dit heel aannemelijk.

Tevens veronderstelden we dat vogels met lange snavels efficiënter hannesen dan vogels met korte snavels. We schatten de snavel van Nero 1 cm korter dan die van 20 Y (= 14,3 cm), maar vonden nauwelijks verschil in hannesefficiëntie bij de gangbare gapers (200-500 mg) (zie fig. 2.10.).

We weten niet of dit uitzondering is of regel, maar gebruiken voor de zekerheid aparte hannesefficiëntiegrafieken voor aparte individuen, waar mogelijk.

| 1 <sup>e</sup> | 2 <sup>e</sup> | 3 <sup>e</sup> | 4 <sup>e</sup> | 5 <sup>e</sup> | 6 <sup>e</sup> | 7 <sup>e</sup> | 8 <sup>e</sup> | 9 <sup>e</sup> | 10 <sup>e</sup> | enz. | brokje | %   |
|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|-----------------|------|--------|-----|
| 16             | 2              | 2              |                |                |                |                |                |                |                 |      |        | 80  |
| 13             | 3              | 2              | 2              | 2              |                |                |                |                |                 |      |        | 59  |
| 66             | 4              | 5              | 3              | 2              | 3              | 3              | 9              | 5              |                 |      |        | 60  |
| 8              | 2              | 2              | 2              | 2              |                |                |                |                |                 |      |        | 50  |
| 13             | 2              | 1              |                |                |                |                |                |                |                 |      |        | 60  |
| 52             | 3              | 3              | 3              | 2              | 2              | 2              | 2              | 2              | 3               | 1    | 2      | 68  |
| 35             | 3              | 1              | 2              | 1              | 1              |                |                |                |                 |      |        | 53  |
| 6              | 7              | 3              | 3              |                |                |                |                |                |                 |      |        | 32  |
| 29             |                |                |                |                |                |                |                |                |                 |      |        | 100 |
| 2              | 2              | 2              | 2              |                |                |                |                |                |                 |      |        | 25  |
| 5              | 1              | 1              |                |                |                |                |                |                |                 |      |        | 72  |
| 14             | 2              | 2              |                |                |                |                |                |                |                 |      |        | 78  |
| 3              | 1              | 1              | 1              |                |                |                |                |                |                 |      |        | 80  |
| 7              |                |                |                |                |                |                |                |                |                 |      |        | 100 |
| 17             | 3              | 2              | 1              |                |                |                |                |                |                 |      |        | 74  |
| 30             |                |                |                |                |                |                |                |                |                 |      |        | 100 |
| 8              | 3              | 4              |                |                |                |                |                |                |                 |      |        | 53  |
| 3              |                |                |                |                |                |                |                |                |                 |      |        | 100 |
| 3              |                |                |                |                |                |                |                |                |                 |      |        | 100 |
| 16             |                |                |                |                |                |                |                |                |                 |      |        | 100 |
| 2              |                |                |                |                |                |                |                |                |                 |      |        | 100 |
| 8              | 2              |                |                |                |                |                |                |                |                 |      |        | 80  |
| 10             | 1              | 2              |                |                |                |                |                |                |                 |      |        | 77  |
| 30             | 26             | 5              | 4              |                |                |                |                |                |                 |      |        | 46  |
| 12             | 2              | 2              |                |                |                |                |                |                |                 |      |        | 75  |



tabel 7.3

van de hannesboortijd in sec. tot het 1<sup>e</sup>, van het 1<sup>e</sup> tot het 2<sup>e</sup>, enz. brokje vlees van de gaper boven het wad wordt gehaald. het 1<sup>e</sup> brokje is meestal de siphon; bij kleine gapers kan het 1<sup>e</sup> brokje de gehele gaperinhoud bedragen. vervolgens is het percentage boortijd voor het 1<sup>e</sup> brokje t.o.v. de totale hannesboortijd berekend.

de getallen zijn afkomstig van de 1<sup>e</sup> 25 gapers van 20Y op 25/9/78 m.b.v. de esterlineprotokollen.

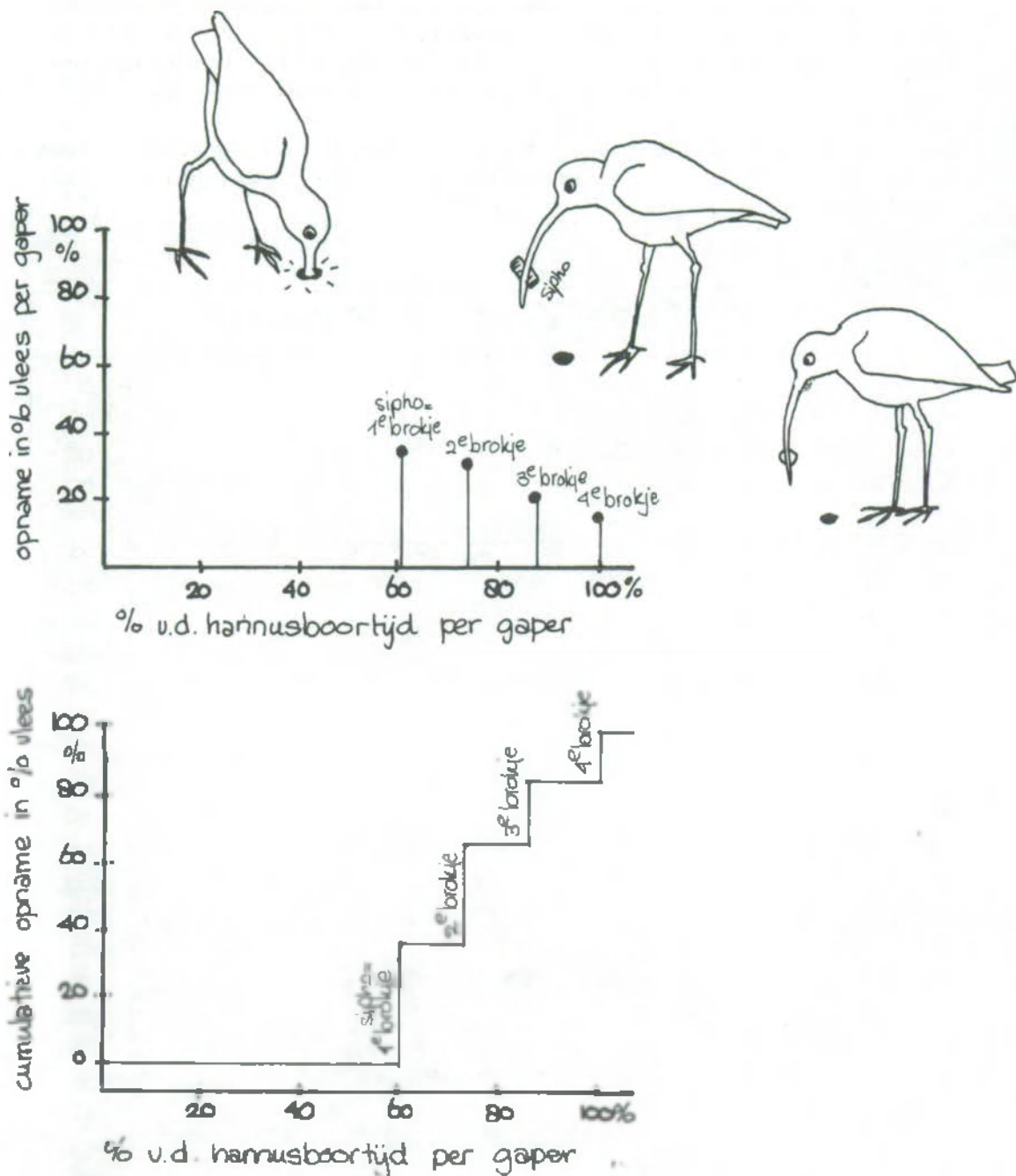


fig 7.10

model van het opeten van een grote strandgaper gebaseerd op tabel en de opname van het gapervlees is weergegeven als functie van de boortijd tijdens het harnussen. voor het gemak is de sluitspier even vergeten en kan alle vlees uit de schelp gehaald worden.



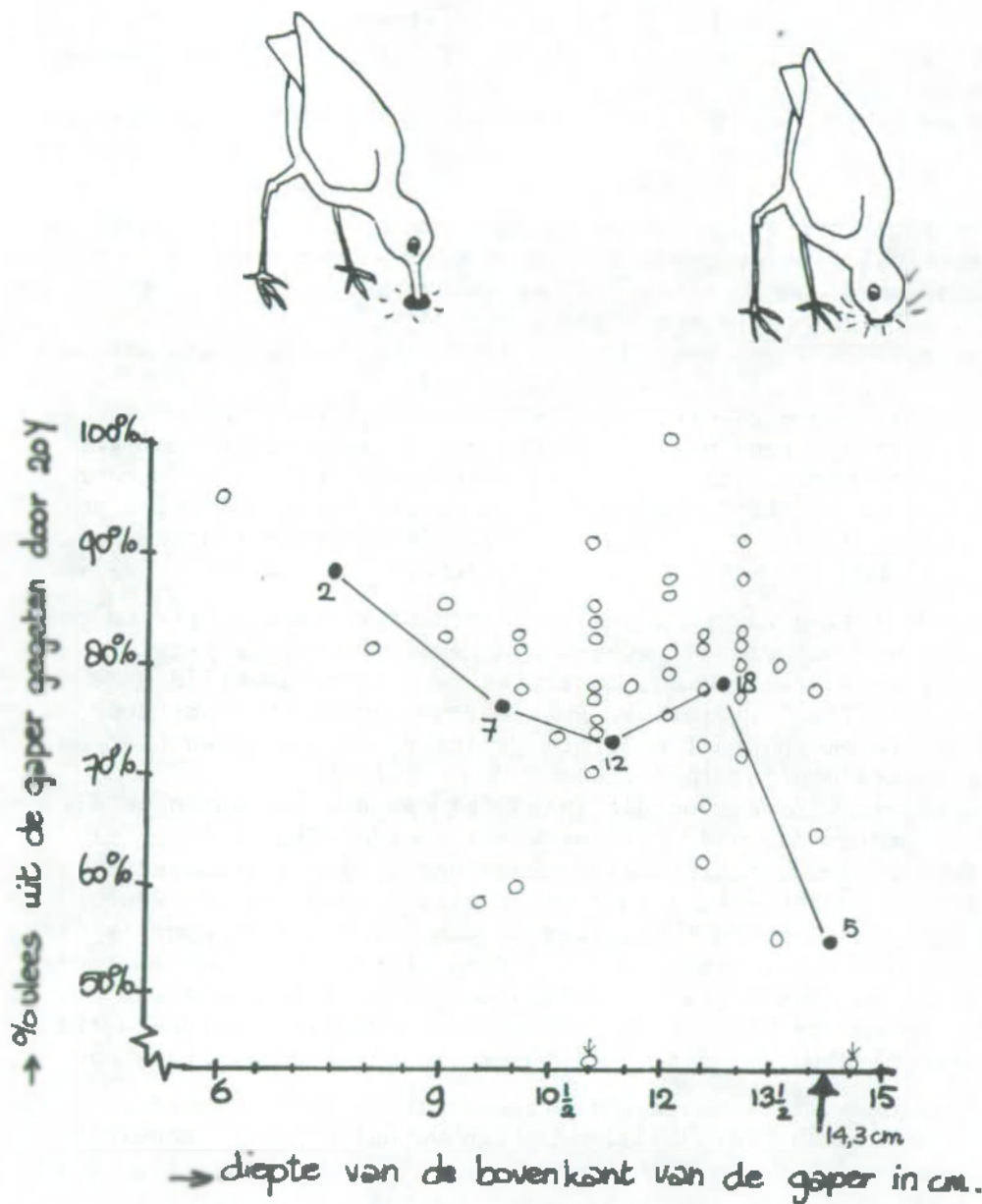


fig. 7.11.

de relatie tussen het percentage gaperulcers dat 20Y uit een gaper kan halen en de diepte van de gaper. de gegevens zijn afkomstig van de opgegraven gapers, zie appendix en zowel de oorspronkelijke getallen = 0, als gemiddelden per diepteklasse = ● met het aantal waarnemingen is weergegeven. de pijl = ↑ geeft de snavellengte van 20Y aan.

## 7.7 Verschillende gaperzoekmethoden en hun succes

Tijdens het observeren van fouragerende wulpen viel ons op dat er een groot verschil in frequentie van het lopen, pikken en boren te zien was. In het hiervolgende verhaal samengevat in het woord "zoekintensiteit", (zie ook de verklarende woordenlijst in hst. 2.10).

Als we aannemen dat een hoge zoekintensiteit meer energie kost, dan verwacht je dat het succes bij hoge zoekintensiteit ook hoger moet liggen dan bij lage zoekintensiteit.

Om deze ingewikkelde hypothese te onderzoeken zijn enkele (ook al ingewikkelde) figuren gemaakt. Als we eerst beperken tot het pikkend of wel visueel zoeken (fig. 7.12 k) (witte balkjes) dan zien we dat grote gapers gemiddeld een lange zoektijd hebben.

Het onderste deel van het balkje is de zoektijd, daarboven de hannes-tijd en samen vormen zij de fourageertijd.

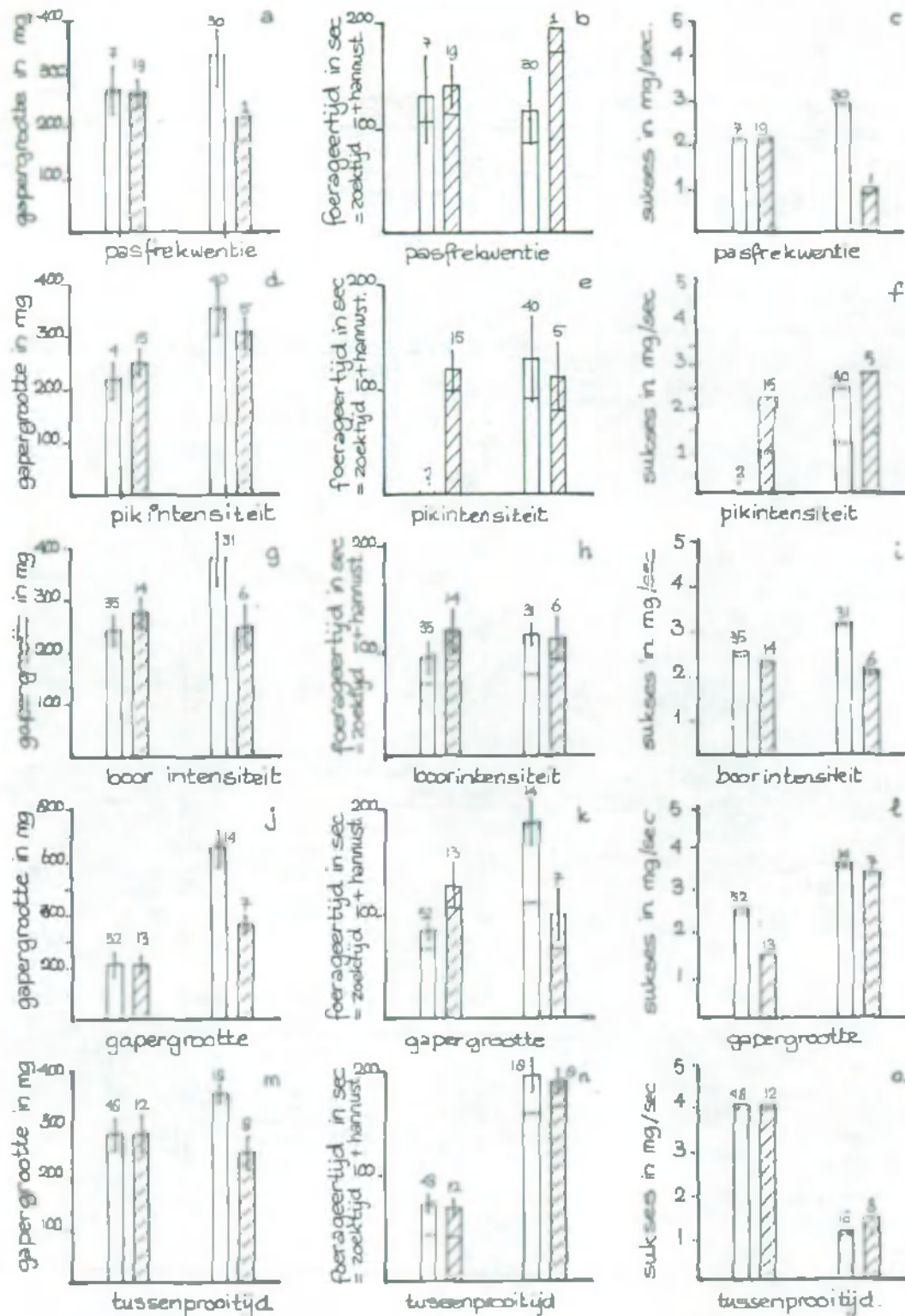
Maar doordat grote gapers veel meer biomassa bieden is het succes bij grote gapers toch nog groter dan bij de gemiddelde snel vind-bara, kleine gaper (fig. 7.12 l). De omgekeerde relatie is minder duidelijk: gemiddeld lange zoektijden leveren gemiddeld niet zo veel grotere gapers op (fig. 7.12 m). Hieruit volgt dat de keuze om lang te zoeken ten behoeve van grote gapers een bewuste keuze is.

Uit figuur 7.12 a, d, g blijkt dat frequenter stappen, pikken en boren tijdens het visueel zoeken een gevolg is van de strategie om grotere gapers te zoeken, maar niet om kortere zoektijden te verkrijgen. (fig. 7.12 b, h). Deze extra inspanning wordt dus geïnvesteerd om speciaal de grote gapers op te sporen en niet om kleine gapers sneller te vinden.

Het succes in mg/sec. van dit intensief gapers zoeken is gelijk tot iets groter dan bij niet intensief zoeken (fig. 7.12 c, i). Door gebruik van het gemiddeld succes per tijd als succesmaat (zie hst. 4 over succesbegrip) gaat de spreiding rond het gemiddelde verloren, zodat niet getoetst kan worden hoe groot de kans is dat het werkelijk groter is. Juist bij deze gegevens zou een kosten-schatting van de energie die extra nodig is bij intensiever zoeken een betere kijk op de zaak geven. Misschien valt de netto energie-opname per tijd dan wel lager uit bij intensief zoeken.

Kijken we naar snebberen als fourageermethode (dit zijn de gearceerde blokken in fig. 7.12), dan zien we dat er geen langere zoektijden aan het vinden van grote gapers vooraf gaat (fig. 7.12 k). Het succes bij grote gapers is logischerwijs dan ook groter (fig. 7.12 l) dan bij kleine gapers. Dit geeft de indruk dat snebberend zoeken geen bewust, maar een toevallig proces is. De figuren 7.12 j en n lijken triviaal, maar geven toch informatie over de klassen gemiddelden.

De "grote" gapers bij het snebberen zijn ook niet zo groot als bij het pikken (fig. 7.12 j) en als we de gapergrootte vergelijken met die van het aanbod blijkt dat 20 Y tijdens het pikken meer de groten selecteert en tijdens het snebberen ongeveer dezelfde grootteverdeling eet als wat aangeboden wordt. (zie fig. 7.13). Deze bevinding verstrekt het idee dat pikken een visuele methode is waarbij 20 Y een overzicht heeft van het aanbod en daar bewust haar voorkeur (nl. de grote gapers) selecteert. Snebberen is een zoeken op de tast waarbij 20 Y geen overzicht van het aanbod heeft en eet wat ze voor de snavel krijgt.



figuur 7.2 a/o

gebaseerd op de getallen van tabel 7.4 zie ook die toelichting  
aangegeven is slechts het verschil tussen veel en weinig van wat op  
de horizontale as staat, uitgesplitst voor veel- en weinig- en knedberen.  
verder is de standaardfout en het aantal waarnemingen vermeld.

het sukkers is de gemiddelde opname per foerageertijd (n)  
de foerageertijd is opgesplitst in zoektijd (onder) en harnusttijd (bovenste deel van balkje)

| mg<br>gaper | pasfrequentie |               |        | sec<br>zoekt | pasfrequentie |              |        | sucjes<br>mg/s | pasfrequentie |      |        |         |
|-------------|---------------|---------------|--------|--------------|---------------|--------------|--------|----------------|---------------|------|--------|---------|
|             | weinig        | veel          | totaal |              | weinig        | veel         | totaal |                | weinig        | veel | totaal |         |
| B.          | weinig        | 272,2<br>±51  | 338,20 | 326,37       | weinig        | 121,7<br>±14 | 117,38 | 120,37         | weinig        | 21,7 | 29,20  | 27,37   |
|             | veel          | 269,19<br>±23 | 223,1  | 267,20       | veel          | 111,19       | 197,1  | 144,20         | veel          | 1,9  | 1,1    | 1,9, 20 |
|             | snelboeren    | 270,25        | 305,3  | 305,37       | snelboeren    | 118,16       | 119,3  | 119,37         | snelboeren    | 2,3  | 3,0    | 2,6 37  |

| mg<br>gaper | pikintensiteit |               |               | sec<br>zoekt | pikintensiteit |               |               | sucjes<br>mg/s | pikintensiteit |      |        |        |
|-------------|----------------|---------------|---------------|--------------|----------------|---------------|---------------|----------------|----------------|------|--------|--------|
|             | weinig         | veel          | totaal        |              | weinig         | veel          | totaal        |                | weinig         | veel | totaal |        |
| d           | weinig         | 220,4<br>±20  | 302,20        | 340,44       | weinig         | 25,4<br>±13   | 129,40        | 120,44         | weinig         | 8,8  | 27,40  | 28,44  |
|             | veel           | 252,15<br>±20 | 310,8<br>±30  | 267,20       | veel           | 120,15<br>±16 | 113,3         | 118,20         | veel           | 2,1  | 2,7    | 2,3 00 |
|             | snelboeren     | 245,8<br>±23  | 348,45<br>±43 | 277,5        | snelboeren     | 100,19<br>±7  | 127,45<br>±12 | 119,64         | snelboeren     | 24,9 | 27,48  | 27,64  |

| mg<br>gaper | boorintensiteit |               |        | sec<br>zoekt | boorintensiteit |               |              | sucjes<br>mg/s | boorintensiteit |       |        |        |
|-------------|-----------------|---------------|--------|--------------|-----------------|---------------|--------------|----------------|-----------------|-------|--------|--------|
|             | weinig          | veel          | totaal |              | weinig          | veel          | totaal       |                | weinig          | veel  | totaal |        |
| g           | weinig          | 241,35<br>±34 | 379,3  | 306,66       | weinig          | 91,35<br>±14  | 117,3        | 105,66         | weinig          | 25,25 | 3,2    | 29,66  |
|             | veel            | 274,14<br>±14 | 249,6  | 267,20       | veel            | 120,14<br>±13 | 114,6<br>±25 | 118,20         | veel            | 9,3   | 2,2    | 2,3 20 |
|             | snelboeren      | 250,49<br>±13 | 358,97 | 297,86       | snelboeren      | 102,49<br>±10 | 117,37       | 108,86         | snelboeren      | 28,49 | 3,1    | 28,66  |

| mg<br>gaper | gaper grootte |               |              | sec<br>zoekt | gaper grootte |               |               | sucjes<br>mg/s | gaper grootte |       |        |       |
|-------------|---------------|---------------|--------------|--------------|---------------|---------------|---------------|----------------|---------------|-------|--------|-------|
|             | klein         | groot         | totaal       |              | klein         | groot         | totaal        |                | klein         | groot | totaal |       |
| i           | weinig        | 208,52<br>±8  | 670,14       | 306,66       | weinig        | 83,52<br>±7   | 187,14<br>±22 | 105,66         | weinig        | 25,52 | 3,6    | 29,66 |
|             | veel          | 211,13<br>±12 | 379,2        | 267,20       | veel          | 128,13<br>±23 | 100,7<br>±22  | 118,20         | veel          | 1,6   | 37,7   | 23,20 |
|             | snelboeren    | 209,65<br>±7  | 570,2<br>±65 | 297,86       | snelboeren    | 92,67<br>±9   | 188,9         | 108,86         | snelboeren    | 23,65 | 3,6    | 28,86 |

| mg<br>gaper | tussenprooftijd |               |               | sec<br>zoekt | tussenprooftijd |             |               | sucjes<br>mg/s | tussenprooftijd |      |        |        |
|-------------|-----------------|---------------|---------------|--------------|-----------------|-------------|---------------|----------------|-----------------|------|--------|--------|
|             | kort            | lang          | totaal        |              | kort            | lang        | totaal        |                | kort            | lang | totaal |        |
| m           | weinig          | 282,48<br>±60 | 367,18        | 305,66       | weinig          | 71,48<br>±6 | 197,18        | 105,66         | weinig          | 4,0  | 1,9    | 29,16  |
|             | veel            | 283,12<br>±34 | 246,8         | 268,20       | veel            | 70,12<br>±8 | 191,8<br>±14  | 118,20         | veel            | 4,0  | 1,3    | 2,3 20 |
|             | snelboeren      | 283,60        | 309,26<br>±49 | 309,66       | snelboeren      | 71,60       | 195,26<br>±11 | 108,86         | snelboeren      | 4,0  | 1,7    | 2,8 20 |

tabel 7.4.

(PAC=2, PRODC=1, SLENC=2, esboline 20Y21)

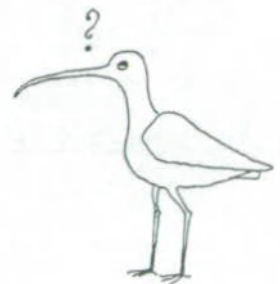
esbolinegegevens, 20Y alle dagen per gaper, buiten de slenk.

vermeld worden de gapergrootte in mg; de fouragertijd per gaper in sec;  
de zoektijd tot een gaper in sec (fouragertijd - hantestijd) en het sukses in mg/sec (fouragertijd/4)

uitgezet tegen:

pasfrequentie weinig is  $\leq 1.5$  pas/sec looptijd ; veel is  $> 1.5$  pas/sec  
pikintensiteit weinig is  $\leq 0.1$  pik/sec piktijd enz  
boorintensiteit weinig is  $\leq 0.03$  boor/sec zoektijd  
gapergrootte klein is  $\leq 300$  mg  
tussenprootheid groot is  $\leq 100$  sec

apart voor veel en weinig snelboeren is resp. 7 en 5 10%

in de tabel is het gemiddelde, het aantal en de standaardfout vermeld, indien bekend.  
deze getallen zijn afgeleid in fig. 7.12



| tabel<br>7.7. a. | gaper grootte in mg |                 | fourageertijd in sec |           | zoektijd in sec |                  | sukses in mg/sea<br>fourageertijd<br>tot. / pikken / snobben |
|------------------|---------------------|-----------------|----------------------|-----------|-----------------|------------------|--------------------------------------------------------------|
|                  | totaal              | mbov.<br>pikken | mbov.<br>snobben     | totaal    | mbov.<br>pikken | mbov.<br>snobben |                                                              |
| waterstand       |                     |                 |                      |           |                 |                  |                                                              |
| 28-33            | 292 20/10           | -               | 252 12/32            | 107 15/19 | -               | 124 12/20        | 79 2.7                                                       |
| 34-35            | 306 12/09           | 255 7/10        | 252 3/09             | 116 12/17 | 125 7/17        | 104 3/40         | 85 2.6                                                       |
| 36-42            | 283 57/28           | 318 2/64        | -                    | 92 45/10  | 112 2/18        | -                | 65 3.1                                                       |
| 43-47            | 389 15/53           | 411 10/64       | -                    | 157 14/54 | 161 12/26       | -                | 118 2.5                                                      |

tabel 7.7 a en b

| tabel<br>7.7. b. | pas-<br>frequentie |           | pik-<br>intensiteit |            | boor-<br>intensiteit |  | snobber<br>percentage |
|------------------|--------------------|-----------|---------------------|------------|----------------------|--|-----------------------|
|                  |                    |           |                     |            |                      |  |                       |
| waterstand       |                    |           |                     |            |                      |  |                       |
| 28-33            | .6 14/06           | .03 14/01 | .008 15/003         | 50 15/7.3  |                      |  |                       |
| 34-35            | 1.0 6/21           | .18 12/05 | .04 12/013          | 20 12/81   |                      |  |                       |
| 36-42            | 2.0 24/09          | .28 24/04 | .04 45/005          | .5 45/4    |                      |  |                       |
| 43-47            | 1.7 13/13          | .29 14/04 | .04 14/007          | 2.5 14/1.7 |                      |  |                       |

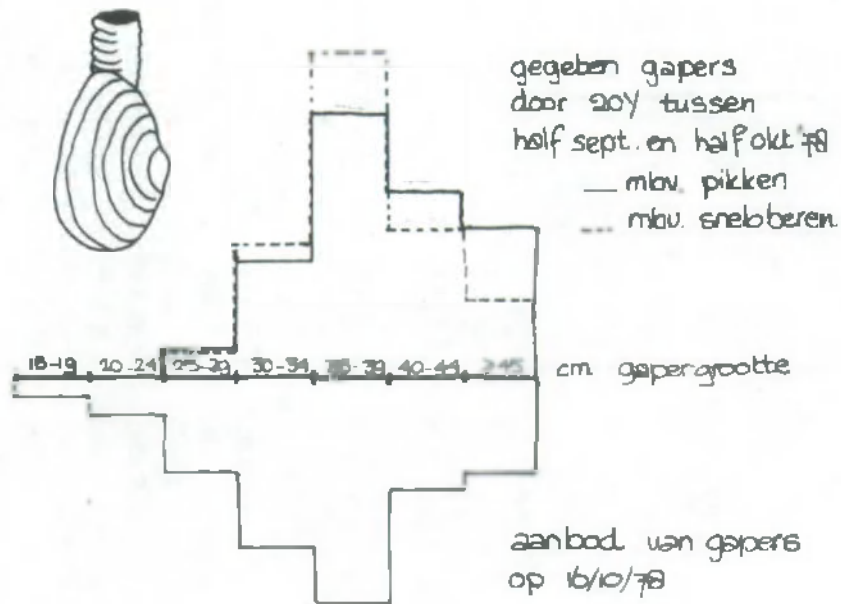
gegevens van 20Y over het gaperfourageersukses en de zoekintensiteit afhankelijk van de waterstand buiten de slenk. deze getallen zijn weergegeven in de figuren 7.18 en 7.19.

naast de totalen, zijn ook de gegevens vermeld als 20Y alleen de visuele (pikken) of alleen de tastmethode gebruikte om gapers te zoeken, dwz

- pikken = pikintensiteit  $\geq 0.1$  en % snobben  $< 10\%$
- snobben = pikintensiteit  $< 0.1$  en % snobben  $\geq 10\%$

van de gapergrootte, de fourageertijd en de zoekintensiteit zijn het gemiddelde, de aantallen en de standaardfout vermeld. van de zoektijd en het sukses (\*\*) zijn slechts de gemiddelden vermeld omdat ze van de gapergrootte zijn afgeleid.

[sterline, 20/21, P2001C-1, SUENH-2, VAKC-2]



figuur 7.13

selectiediaagram voor de gapers, die 20Y  
gegeten heeft t.o.v. het aanbod,  
mbv. de visuele methode en de snelbermethode.  
pikken = pikfrequentie  $\geq 0.1$  en % snelberen  $< 10\%$   
snelberen = pikfrequentie  $< 0.1$  en % snelberen  $\geq 10\%$

[estekline, 20/01,  $\text{VAKC} = 2$ ,  $\text{PROOC} = 1$ ]

een probleem bij een dergelijk selectie diagram is dat de  
grootte van de gegeten gapers berekend is via de hannestijd  
en de gegeten biomassa. Vele gapers worden niet helemaal  
leeg gegeten (maximaal 90% v.h. vlees wordt gegeten, zie appendix  
over de opgegraven gapers) dus zal de frequentieverdeling van  
de gegeten gapers in werkelijkheid meer naar de rechterkant  
(d.w.z. grotere gapers) verschoven liggen.

Bij het op de tast zoeken is geen verschil in gapergrootte (fig. 7.12 a, d, g); zoektijd (fig. 7.12 b, e, h) of -succes (fig. 7.12 c, f, i) te ontdekken bij frequenter stappen, pikken of boren. Hetgeen alweer in overeenstemming is met het snebberen als toevals-proces.

Over het algemeen levert het snebberen in vergelijking met het pikken iets minder succes op (fig. 7.12 c, f, i). De klasse-indeling laat hier echter wel wat te wensen over als gevolg van het samengaan van snebberen met geringe zoekintensiteit (zie ook fig. 7.6 b, c).

In de volgende hoofdstukken zal ingegaan worden op het succesvoller zijn van visueel of op de tast zoeken onder verschillende abiotische omstandigheden en aan welke methode 20 Y de voorkeur geeft.

Als het succes in mg vlees per sec. foerageertijd bij het eten van grote gapers groter is en we denken dat het zoeken ernaar een bewust zoeken is dan vragen we ons vervolgens af waarom 20 Y dan niet altijd naar groter gapers zal zoeken. De "optimal foraging theory" verwacht namelijk dat als er gekozen is om te foerageren dat er dan naar maximale opname gestreeft zal worden.

(Krebs '78 p. 23). Mogelijke antwoorden waarom ook kleine gapers gegeten worden zouden kunnen zijn:

1. De extra energie, die door het eten van grote gapers verkregen wordt is nodig voor het intensieve zoeken en het netto succes is in werkelijkheid bij grote gapers niets groter, mogelijk zelfs kleiner.  
Dit is verder niet onderzocht bij gebrek aan mogelijkheden om energie-uitgaven te meten.
2. Voor de wulp zijn calorieën niet het enig belangrijke; mogelijk zijn jonge, malse gapers rijker aan vitaminen en/of essentiële aminozuren.  
Het kwaliteitsaspect wordt door Krebs ('78 p. 24) genoemd; Goss Custard ('78) en Joost Tinbergen ('78) verklaarden hiermee het eten van kwantitatief weinig succesvol voedsel door resp. tureluur en spreekw.  
Ook dit hebben we niet onderzocht.
3. Er zijn genoeg grote gapers om altijd grote gapers te eten. Door kleine gapers te eten onder gunstige omstandigheden blijven de grote over voor de barre tijden. Dit geldt dan alleen voor de territoriale vogels. Enkele aspecten hiervan worden in de volgende hoofdstukken onderzocht.
4. De kleine en grote gapers zijn in de ruimte gescheiden waarbij de kleine talrijk zijn en de grote zeldzaam. Vanwege exploratie en/of agressies is 20 Y gedwongen een deel van haar tijd door te brengen in gebieden met kleine gapers.  
In hst. III blijkt m.b.v. onze bemonstering dat de gaperverspreiding niet afwijkt van random:  
de grote en kleine gapers zitten door elkaar op de schaal van het territorium.
5. Door uitputting zijn de meeste grote gapers verdwenen uit het territorium en moet 20 Y genoegen nemen met kleine gapers.  
Dit is onderzocht in hst. 9.
6. De vindbaarheid van grote en kleine gapers is afhankelijk van het weer of de waterstand en dit bepaalt of 20 Y wel/niet speciaal naar grote zal zoeken.  
Hierover meer in het hoofdstuk 7.9 over de getijde invloed.

### 7.8. De invloed van het weer op gapers zoeken

In het vorige hoofdstuk (7.7.) is gebleken dat 20 Y twee gaperzoekmethoden gebruikt. We willen hier ingaan op welke van de 2 het meest succesvol is onder welk soort weersomstandigheden. We hebben gekeken naar windkracht en bodemtemperatuur.

#### Windkracht

- We zien in fig. 7.14c bij een windkracht tussen 8 en 11 m/sec. dat het gapersucces plotseling daalt. De zoektijd neemt toe met toenemende windkracht (fig. 7.14b) totdat van pikken naar snebberen wordt overgegaan (fig. 7.14d) bij een windkracht van + 15 m/sec.; de zoektijd blijft daarna constant (fig. 7.14e). Vermoedelijk kan 20 Y het wadoppervlak dan niet meer goed zien doordat met harde wind alle plasjes op het wad rimpelen en water over de plaat geblazen wordt. Een visuele methode zou dan weinig opleveren (zie dalende lijn in fig. 7.14e, f), zodat ze beter over kan gaan op de snebbermethode.
- Met het snebberen hangt de geringe pas-, pik- en boorfrequentie samen (zie fig. 7.6) die bij harde wind gevonden worden (fig. 7.15abs) en ook de kleine gapers (fig. 7.14a).

We kunnen echter geen bevredigende verklaring vinden voor de kleine gapers, die gegeten worden bij zwakke wind.

#### De bodemtemperatuur

Bij een stijgende bodemtemperatuur gaat 20 Y steeds grotere gapers eten (tabel 7.6 en fig. 7.16a) wat samengaat met een langer worden de zoektijd. In hoofdstuk 7.7 vermoedden we dat als 20 Y gemiddeld grote gapers at, ze de gelegenheid had om ze zorgvuldig te selecteren op grootte. Dat zou hier betekenen dat bij hogere bodemtemperatuur de gaperzichtbaarheid misschien toeneemt of misschien alleen van de grote gapers.

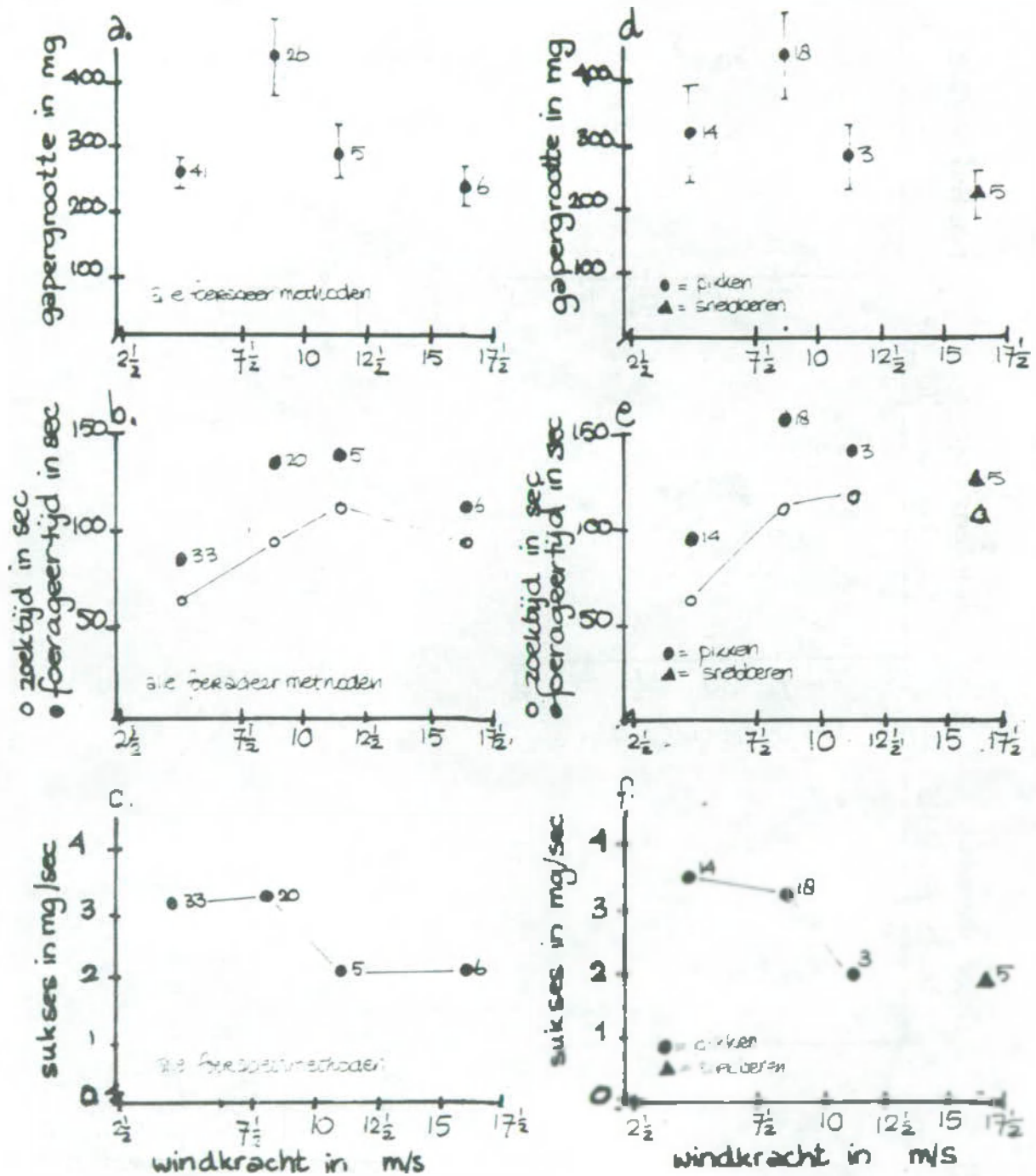
Lage bodemtemperaturen kwamen vooral in november en december voor. We zien ook in de loop van het jaar een duidelijke afname van de gapergrootte (fig. 7.16b), die niet verklaart kan worden door het aanbod (zie hoofdstuk 3.2).

tabel 7.6

| bodemtemperatuur<br>in °C | gapergrootte<br>in mg | fouraagertijd in sec<br>per gaper | zoektijd in sec<br>per gaper | sukses in ma/sec<br>fourtijd |
|---------------------------|-----------------------|-----------------------------------|------------------------------|------------------------------|
| 10,11,12 °C               | 247 22/28             | 107 23/7                          | 94 23                        | 2.3 23                       |
| 13,14,15 °C               | 284 109/10            | 113 119/10                        | 96 119                       | 2.5 119                      |
| 16,17,18 °C               | 325 55/21             | 132 66/12                         | 101 56                       | 2.5 56                       |

[esterline 20Y 20, VAKC=2, 20EKC=1]



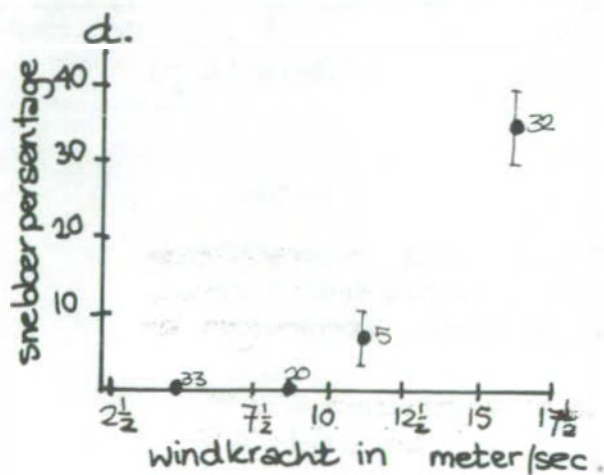
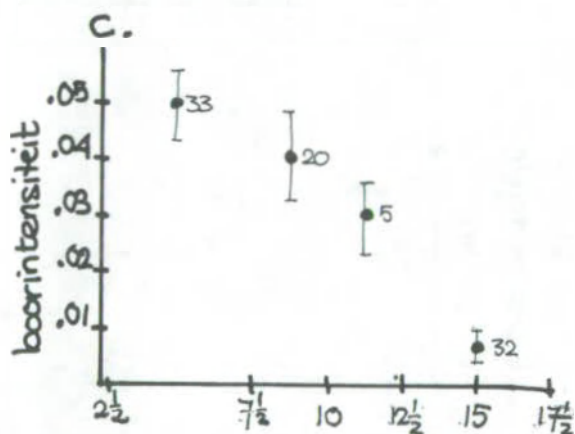
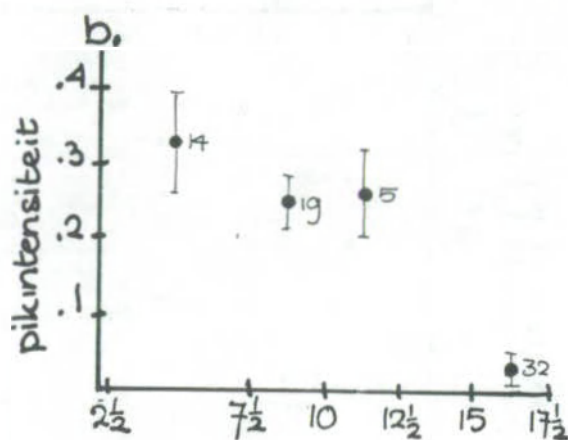
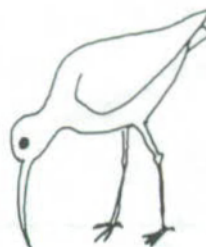
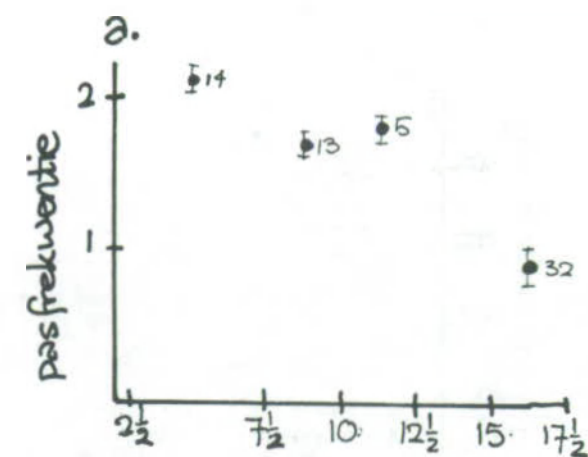


figuur 7.14 a/f

gegevens van 904 esterline per gaper voor 4 verschillende windklassen, buiten de slenk (est. re 20,  $MKS=2$ ,  $PR 20, C=1$ ,  $SLEAK=2$ ) in de figuur staan het gemiddelde, het aantal waarnemingen en (de standaardfout.)

het sukses is uitgedrukt in mg gaper/sec. foerageertijd

zie tabel: 7.5



figuur 7.15 a/d

gegevens van 204 esterline  
voor de 1e 3 windkracht-  
groepen per gaper; voor  
de laatste per ongeluk  
per valje. allen buiten de stek  
getekend zijn: het gemidd.  
het aantal en de standaard-  
fout. zie tabel 7.5

[esterline 204 all, VAKC=2 resp 0.5,  
PRD/C=1, SLEUK=2]

| tabel 7.5 a                      |       | gaper grootte in mg |             |                  | fourageertijd tot gaper in sec |                  |       |                  |         | zoektijd in sec |        |         | sukses in mg/4sec per fourageertijd |        |         |
|----------------------------------|-------|---------------------|-------------|------------------|--------------------------------|------------------|-------|------------------|---------|-----------------|--------|---------|-------------------------------------|--------|---------|
| windkracht                       | total | met pikken          | met snellen | total            | pikken                         | snellen          | total | pikken           | snellen | total           | pikken | snellen | total                               | pikken | snellen |
| 2 $\frac{1}{2}$ -7               | 263   | 41 $\frac{1}{2}$    | 317         | 14 $\frac{1}{8}$ | 85                             | 33 $\frac{1}{8}$ | 90    | 14 $\frac{1}{7}$ | 61      | 60              | 3.1    | 3.5     |                                     |        |         |
| 7 $\frac{1}{2}$ -9 $\frac{1}{2}$ | 441   | 26 $\frac{1}{8}$    | 445         | 18 $\frac{1}{8}$ | 139                            | 20 $\frac{1}{2}$ | 152   | 18 $\frac{1}{2}$ | 94      | 107             | 3.2    | 3.2     |                                     |        |         |
| 10-12                            | 287   | 54 $\frac{1}{2}$    | 201         | 3 $\frac{1}{8}$  | 141                            | 5 $\frac{1}{2}$  | 147   | 3 $\frac{1}{5}$  | 114     | 120             | 2.0    | 1.9     |                                     |        |         |
| 15-17                            | 231   | 6 $\frac{1}{2}$     | -           | 229              | 5 $\frac{1}{5}$                | 111              | 128   | 54 $\frac{1}{2}$ | 90      | 108             | 2.0    | 1.8     |                                     |        |         |

tabel 7.5 a,b

| tabel 7.5 b                      |            | pas              |             | pik                |     | hoor               |     | sneller           |  |
|----------------------------------|------------|------------------|-------------|--------------------|-----|--------------------|-----|-------------------|--|
| windkracht                       | frekwentie | intensiteit      | intensiteit | persentage         |     |                    |     |                   |  |
| 2 $\frac{1}{2}$ -7               | 2.2        | 11 $\frac{1}{1}$ | .33         | 14 $\frac{1}{8}$   | .05 | 33 $\frac{1}{100}$ | .1  | 33 $\frac{1}{1}$  |  |
| 7 $\frac{1}{2}$ -9 $\frac{1}{2}$ | 1.7        | 9 $\frac{1}{1}$  | .25         | 9 $\frac{1}{8}$    | .04 | 20 $\frac{1}{100}$ | .4  | 20 $\frac{1}{3}$  |  |
| 10-12                            | 1.8        | 5 $\frac{1}{10}$ | .26         | 5 $\frac{1}{16}$   | .03 | 5 $\frac{1}{100}$  | 7.2 | 5 $\frac{1}{4.3}$ |  |
| 15-17                            | .9         | 32 $\frac{1}{1}$ | .03         | 32 $\frac{1}{102}$ | .06 | 32 $\frac{1}{100}$ | 35  | 32 $\frac{1}{5}$  |  |

gegevens van 207 over het gaperfourageersukses en de zoekintensiteit afhankelijk van de windkracht.

(alles buiten de slenk) zie ook fig. 7.14 en 7.15 naast de totals, zijn ook de gegevens vermeld als 207 alleen visueel (pikken) of op de tast (snellen) gezocht heeft, voor zo ver dat heeft plaatsgevonden tenminste.

- pikken = pikintensiteit  $\geq .1$  en % snellen  $< 10\%$
- snellen = pikintensiteit  $< .1$  en % snellen  $\geq 10\%$

van de gapergrootte, de fourageertijd en de zoekintensiteit staan het gemiddelde, het aantal waarnemingen en de standaardfout vermeld. van de zoektijd en het sukses(\*) zijn slechts de gemiddelden vermeld. omdat ze van de gapergrootte zijn afgeleid.

[estime 207 all, predic=1, slenk=2, ranc=2]

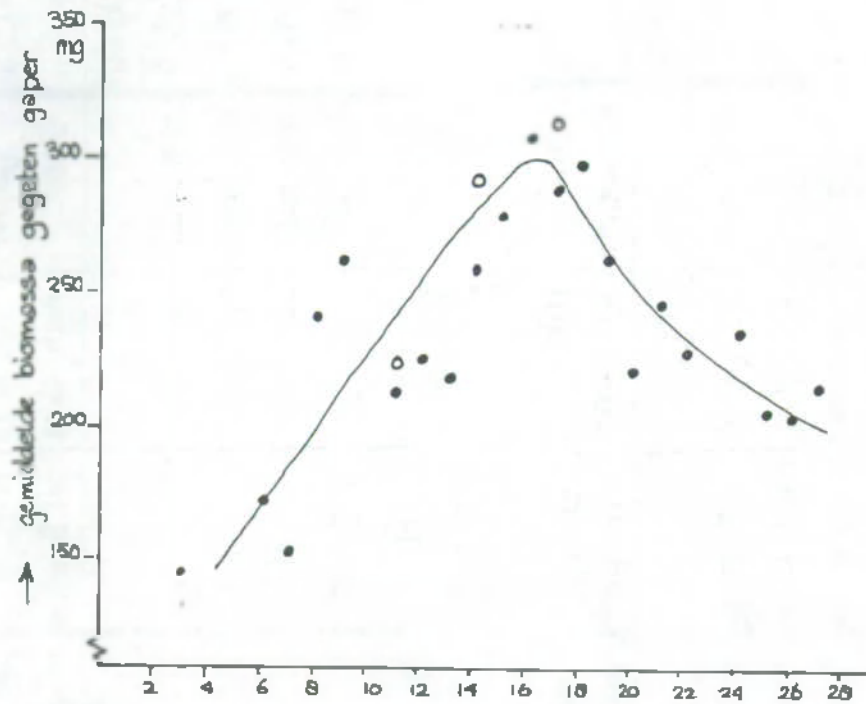


fig 7.16a

bodempomp in °C ± 3 on diep →

de gemiddelde gapergrootte, die 204 gegeven heeft per grondtemperatuur, berekend over de periode juli - dec '78 m.b.v. de basisprotokollen (●) en m.b.v. tabel 7.6 van de esterlineprotokollen (○)

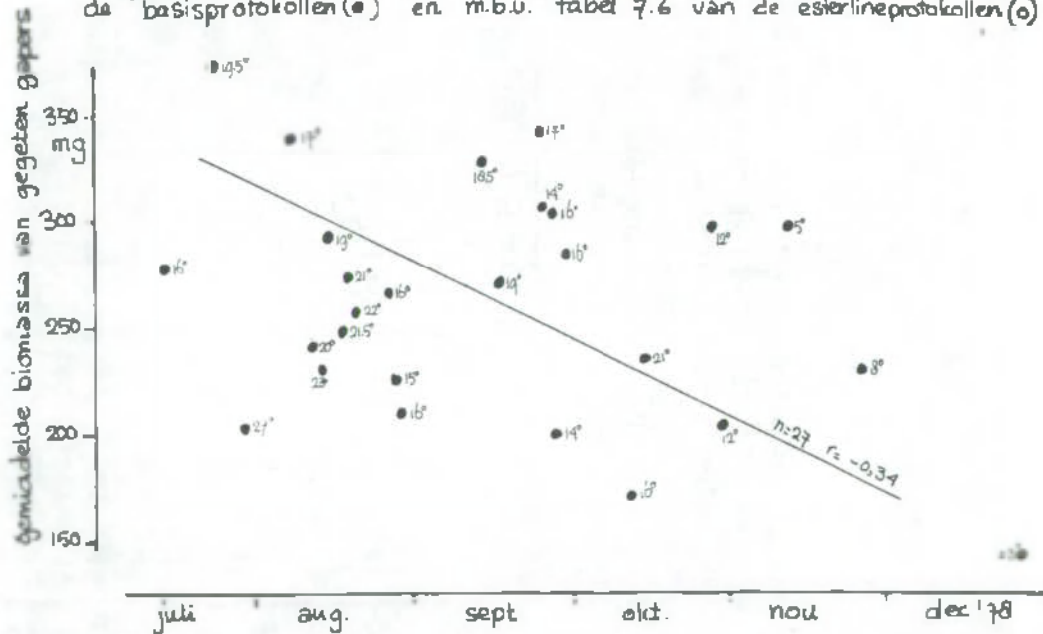


fig 7.16b

de gemiddelde gapergrootte, die 204 gegeven heeft per dag gedurende het seizoen, met maximale bodemtemperatuur in °C.



We moeten echter voorzichtig zijn met deze zichtbaarheidsverklaring. De biomassa van de gapers is geschat m.b.v. de hannustijd eind september - begin oktober (zie hoofdstuk 2.6 voor de methode). Misschien laten verkleumde gapers zich zonder tegenstribbelen uit het wad trekken en is de biomassa-hannustijd-relatie temperatuur gevoelig.

Na 18° C daalt de gemiddelde gapergrootte plotseling weer (fig. 7.16a). In hoofdstuk 5.4 bleek dat op deze warme momenten de krabbezichtbaarheid veel groter is dan met koud weer en omdat 20 Y dol op krabben is (zie hoofdstuk 5.4), zal ze zich dan voornamelijk gaan richten op het krabbenzoeken en een gaper alleen eten als ze die "per ongeluk" tegenkomt.

De zoekintensiteit is vrij constant in het onderzochte traject van 10 tot 18° C (geen fig.) en een bepaalde bodemtemperatuur geeft ook geen aanleiding tot snebberen.

## 7.9. De invloed van het getij op het gaperszoeken

### 7.9.1. De waterstand

Met een dalende waterstand neemt de grootte van de gegeten gapers toe (fig. 7.17). D.w.z. hoe droger het wad, hoe grotere gapers 20 Y gemiddeld eet. In fig. 7.5 zagen we reeds dat 20 Y bij een hogere waterstand dan ongeveer -35 cm N.A.P. kiest voor de snebbermethode; waarschijnlijk omdat een laagje water op het wad het visueel naar gapers zoeken onmogelijk maakt. Dit snebberen verklaart ook weer de geringe pik-, pas- en boorfrequentie (fig. 7.19abs) en de kleine gapers (fig. 7.17 en fig. 7.18a) bij een laagje water op het wad.

In fig. 7.18e zien we hoe de zoektijd van het snebberen afneemt bij het verdwijnen van het laagje water. Het succes (fig. 7.18f) gaat hierdoor omhoog. Bij een waterstand van -38 cm, als het wad overal droog is wordt het pikken succesvoller en blijft bij het verder opdrogen van het wad ongeveer constant.

20 Y kiest bij lagere waterstanden dan -38 cm N.A.P. dan ook steeds de pikmethode (zie fig. 7.5). De overgang tussen snebberen en pikken als meest gekozen zoekmethode zal vermoedelijk in werkelijkheid iets scherper liggen en bij een iets hogere waterstand. Dit vindt zijn oorzaak in het feit dat de waterstand gemeten wordt op één plaats in de slenk en niet op de plek waar 20 Y loopt. Zo kan ze bij een waterstand van -30 cm in vak J4 droog lopen te pikken en in K1 met haar poten in het water lopen te snebberen (zie hoogtekaartje van fig. 1.5).

Hoe droger het wad des te groter de gapers worden die 20 Y gemiddeld eet (fig. 7.18d) en des te langer de zoektijd (fig. 7.18e). In hoofdstuk 7.5 werd geopperd dat als 20 Y grote gapers eet, ze de "gelegenheid" heeft om de grootste te selecteren. Dit kan alleen als ze veel gapers kan zien. We hebben dan ook het sterke vermoeden dat met het uildrogen van het wad, of meer gapers zichtbaar worden of in ieder geval de groten.

### 7.9.2. Het moment in de getijcyclus

Behalve dat 20 Y aan het eind van het tij, als het water al op komt verschrikkelijk loopt te bunkeren (fig.5.2) met bijbehorende grote zoekintensiteit en hoog succes, vinden we verder een vrij constante zoekintensiteit en succes. De effecten van de waterstand, die hierboven besproken zijn, vinden we echter wel terug. Geen figuren deze keer.

### 7.9.3. De tijlengte

Als het wad lang droog ligt kan 20 Y een langere tijd besteden aan foerageren. Ze deed dat inderdaad ook, maar niet zoveel als mogelijk was. Naar mate het tij langer werd besteedde ze relatief meer tijd aan andere activiteiten als poetsen en agressies. Hierover is in hoofdstuk 6.3 al uitvoerig verteld. Als je daaruit concludeert dat ze tijd genoeg heeft, verwachten we ook dat ze selectiever haar gapers zal zoeken.

Een probleem bij het toetsen van dit idee is dat de waterstand en de windkracht zoveel invloed hebben op het al of niet selectief gapers zoeken. Bij het vergelijken van gemiddelden voor verschillende dagen van esterline protokollen, moet dan ook steeds opgezocht worden onder welke omstandigheden de protokollen gemaakt zijn (zie overzicht in appendix 2).

We zien b.v. dat de daggemiddelden voor de gapergrootte en de fourageertijd het hoogst zijn op de dagen dat er veel protokol gemaakt is aan het eind van het tij, als de lage waterstand zorgt voor selectief zoeken. Zo ook zijn windkracht en tijlengte met elkaar gecorreleerd afhankelijk van de windrichting. Er is met de weinige dagen waarop we de tijlengte weten bij esterline-protokollen dan ook geen relatie te vinden met tijlengte.



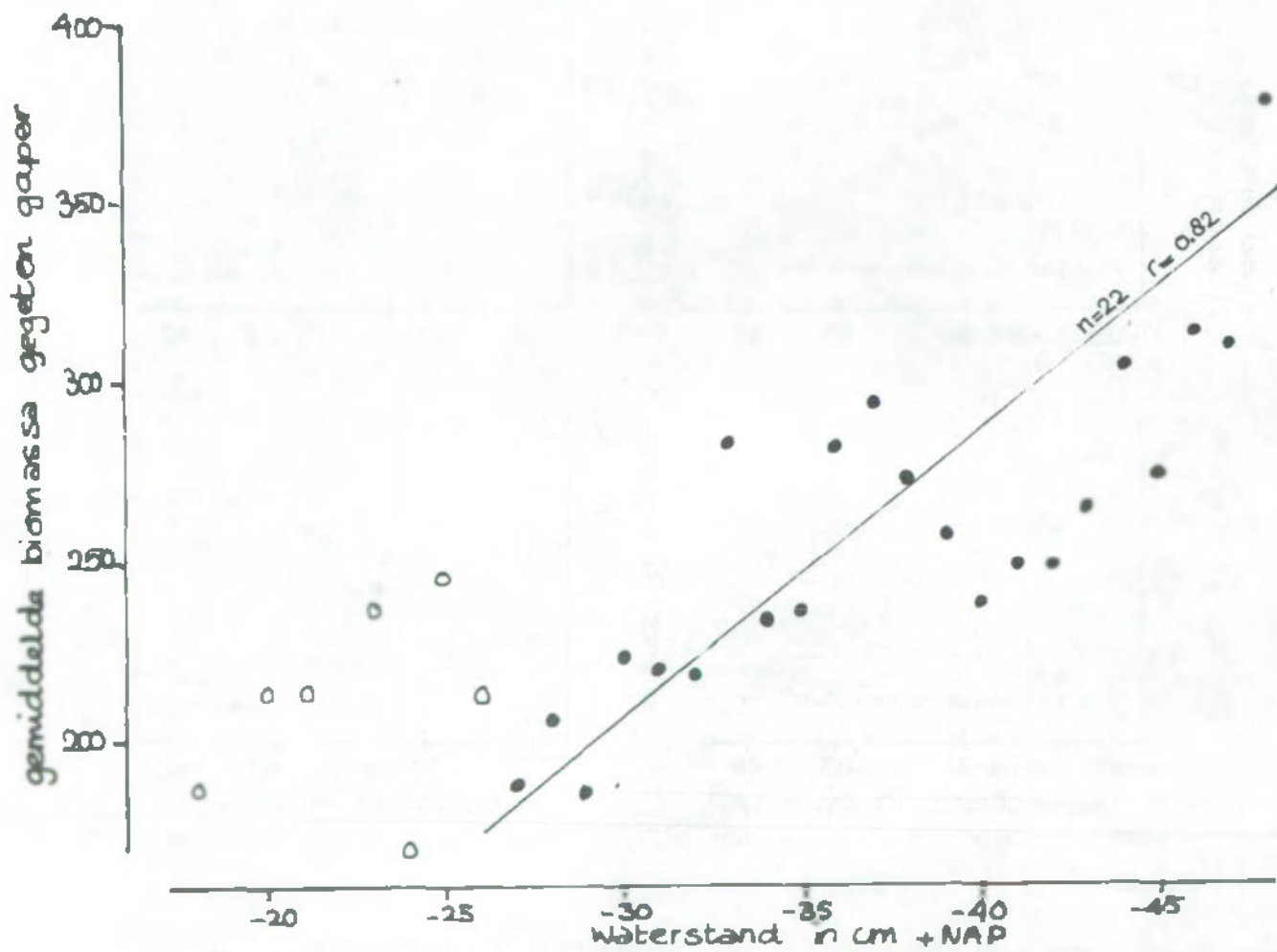
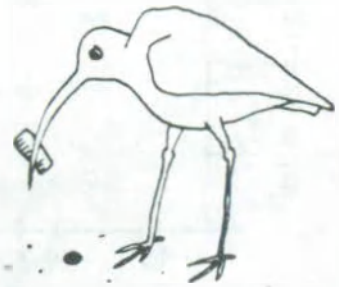
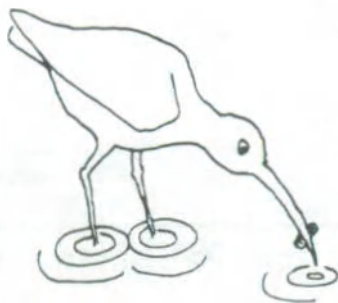
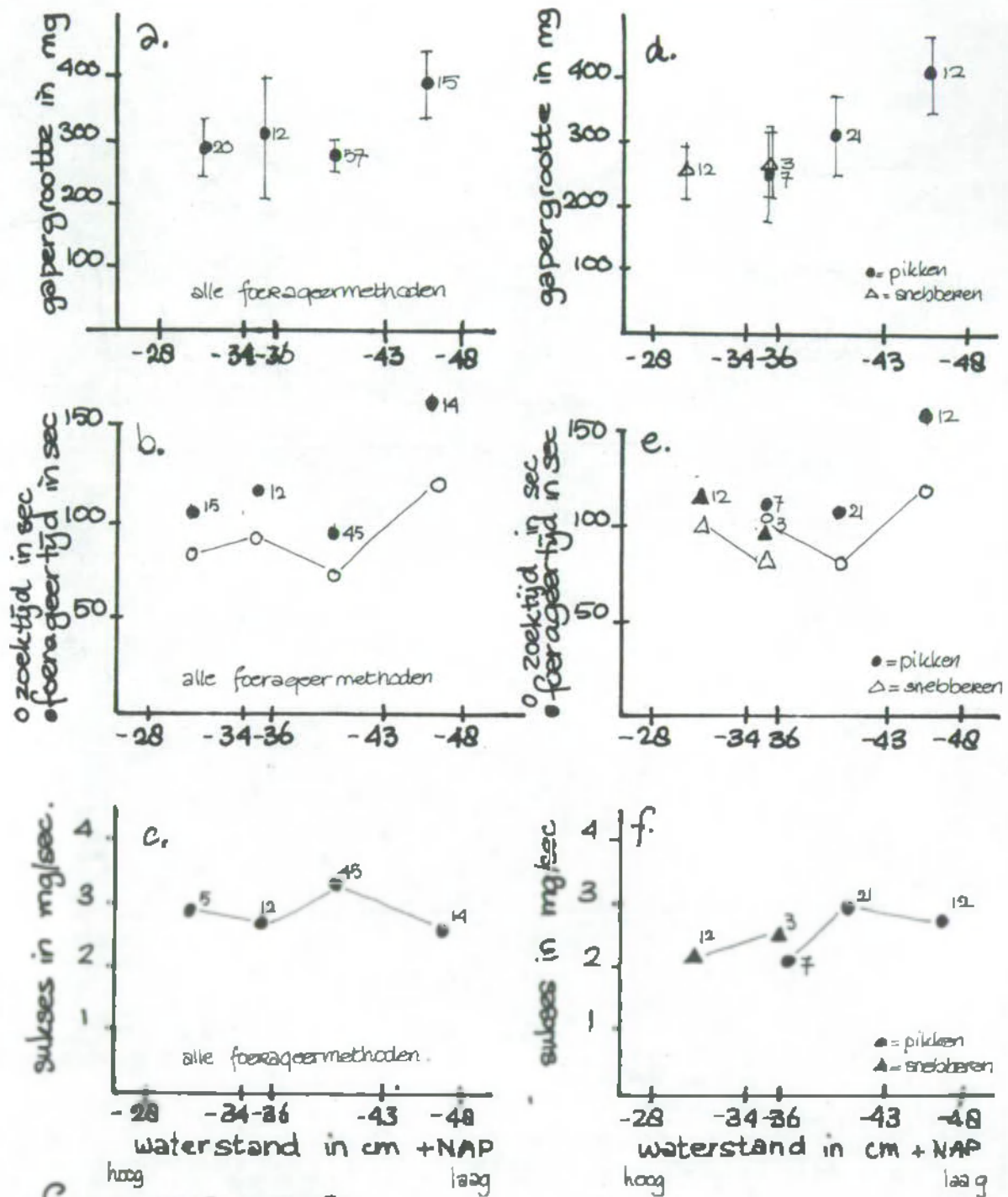


fig 7.17

de gemiddelde biomassa van door 20y gegeten gapers per waterstand. basisprotokol gegevens tussen juli en dec '78

● = gemiddelde over 10 of meer gapers

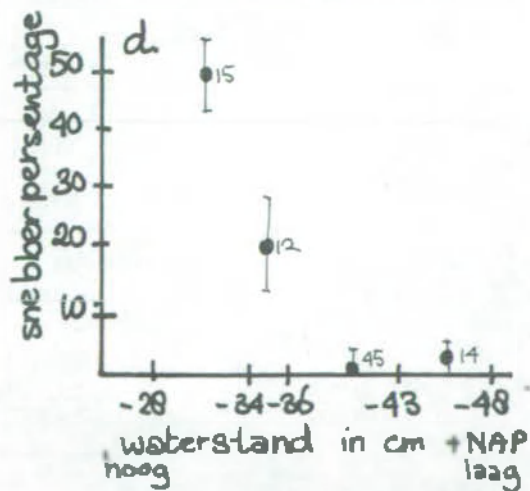
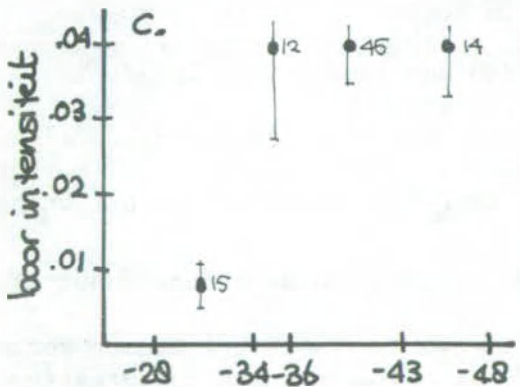
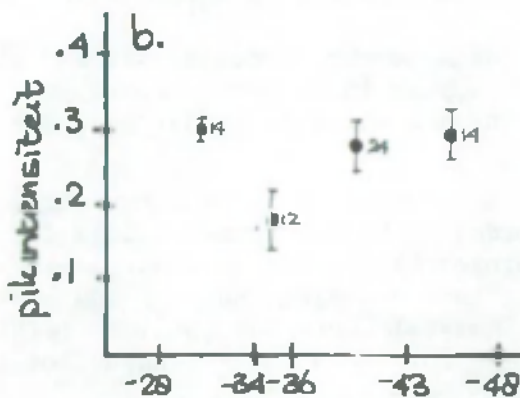
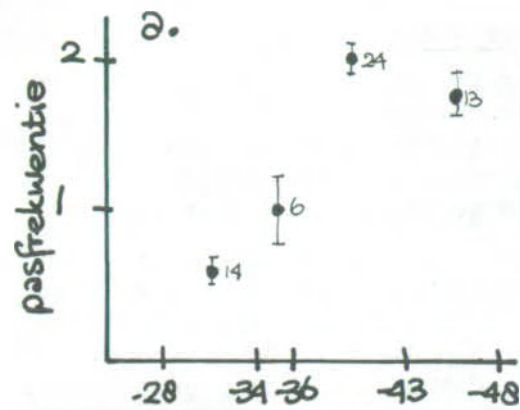
○ = gemiddelde over minder dan 10 gapers



figuur 7.10 a t/m f

gegevens van 204 esterline per gaper voor 4 verschillende waterstandsgroepen, buiten de stek (esterline 80/41, VAKC=2, PROOC=1, SLEUKS2) in de figuur staan het gemiddelde, het aantal waarnemingen (en de standaardfout)  
het sukses is uitgedrukt in mg gaper / sec. foerageertijd \*\*  
zie tabel 7.7





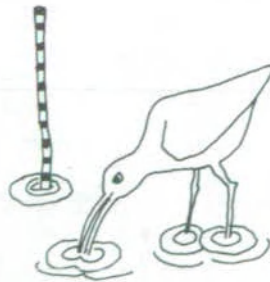
figuur 7.19 a t m c

gegevens van 204 eestertine  
voor 4 verschillende  
waterstandgroepen.

buiten de slenk en  
per gaper. zie tabel 7.7  
getekend zijn:

het gemiddeld, het aantal  
en de standaardfout.

[eestertine 204 al, VAK=2,  
PRODIC=1, SLEUK=2]



### 7.10. De invloed van agressie op gaperszoeken

Uit fig. 7.20 blijkt dat als er tijdens het gaperszoeken een of andere agressie heeft plaatsgevonden, 20 Y gemiddeld een langere foerageertijd per gaper nodig heeft. En omdat de gaper-grootte zowel met en zonder agressie in de zoektijd vrij constant is, levert dit dus een geringer succes per tijd op.

In de foerageertijd zit de agressietijd zelf niet meegerekend. Dit resultaat betekent dus, dat behalve de tijd, die 20 Y kwijt is aan de agressieve handeling zelf, er een extra tijd bovenop komt, waarin zij niet of niet zo goed kan voedselzoeken.

Je kunt je hierbij voorstellen, dat ze van haar goede voedselplek is afgedwaald en eerst moet teruglopen. Bekijk hiervoor de zoekpaadjes waarin je dit effect in ongeveer de helft van de gevallen ziet optreden.

Een andere mogelijkheid is dat de aandacht verdeeld moet worden tussen voedselzoeken en de andere wulp in de gaten houden, waardoor het voedselzoeken voor en na een agressie minder goed als normaal zou lukken.

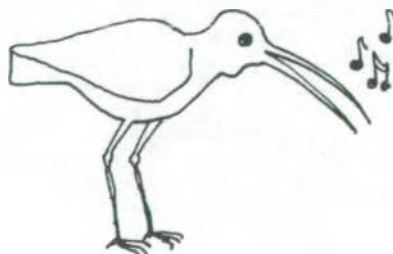
Als voor en/of na de agressie de opponent al in de gaten wordt gehouden, zonder dat er van duidelijk kijken sprake is, is dit bij ons ten onrechte onder foerageertijd gerekend. Vooral bij het jodelen (geen verplaatsing, geen afdwalen van de goede plek) zou dit het geval kunnen zijn. Meestal duurt het jodelen slechts 3 seconden, maar de foerageertijd wordt wel 100 seconden langer!

Voor het effect van grensincidenten hebben we slechts 2 punten van 20 Y, omdat zij bijna nooit gapers eet tijdens grensincidenten en zelden er vlak na. Dit in tegenstelling tot NERO die tijdens haar grensincidenten op 27/10 wel 9 gapers eet met nauwelijks langere foerageertijden dan zonder grensincident (nl. resp: 114 (n=9) en 85 (n=74) sec.)

Bij haar worden de grensincidenten wel onder de foerageertijd gerekend. Verder was de zoektijd bij NERO gemiddeld veel korter dan bij 20 Y (zie appendix ), maar ook langer o.i.v. het wulpen verjagen (NERO jodelt niet).

In fig. 7.21 is gekeken naar de invloed van de agressieduur op de zoektijd tot een gaper.

Er is geen significant verschil gevonden ( $p > 0.05$ ) tussen korte en lange agressietijd, zodat we nu denken dan wel de agressie, doch niet de agressieduur van invloed is op het succes per sec. foerageertijd.



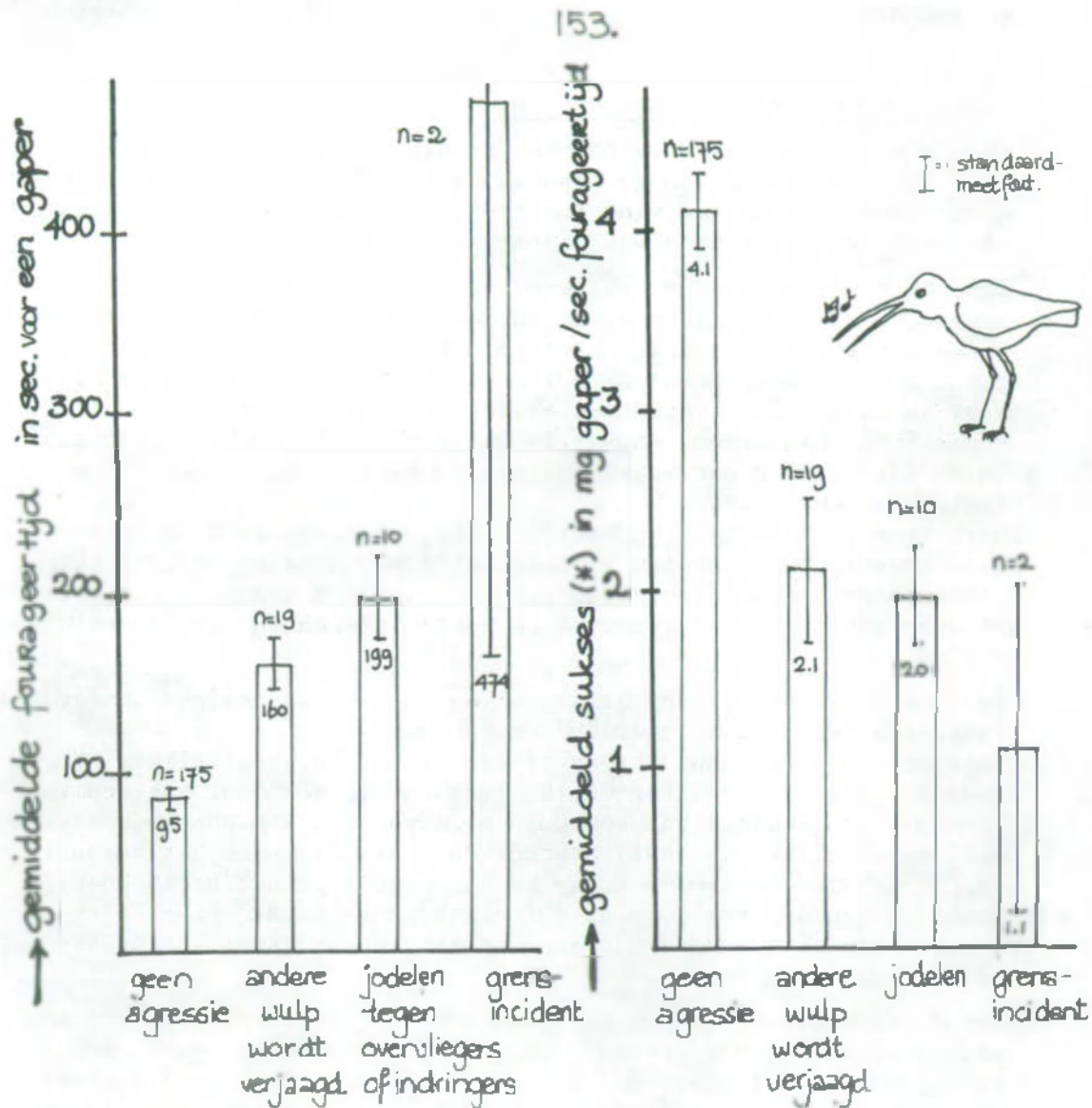
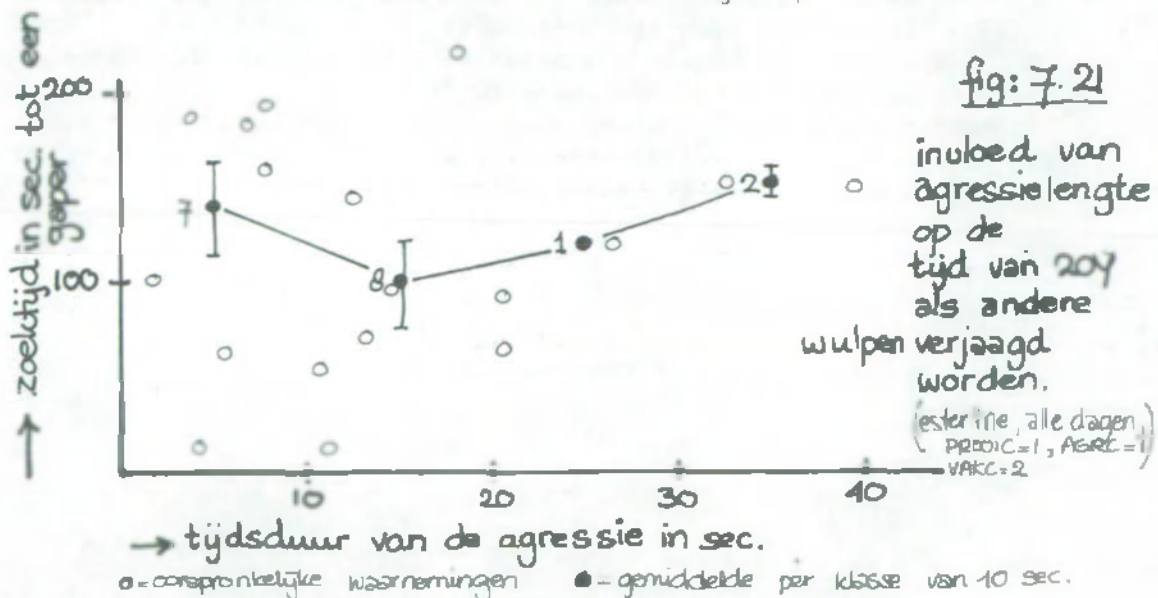


fig: 7.20 ab  
invloed van agressie op de fourageertijd en het sukses van 20Y bij het gaperszoeken. (estelline, alle dagen, vakc=2, prooic=1)  
agrc. resp: 0,1, 8,4



### 7.11. Waarom een kromme snavel handig is

Een vogel met zo'n opvallende snavel als de wulp, nodigt uit om naar een aanpassing van de vorm van de functie of omgekeerd, te zoeken. Daarbij vallen vier functies op waarvoor een lange, gebogen snavel uitstekend van dienst kan zijn.

Ten eerste is de wulp vooral een visuele jager, maar moet ook steeds de zichtbare gaatjes met de snavelpunt betasten of schelpjes omdraaien of er kleine krabben onder zitten. Als de snavel recht geweest was, moest de wulp z'n kop bij elke pik helemaal naar beneden buigen. Dit kost veel energie en onderbreekt het rondkijken. Een kromme snavel is volgens Burton (1974) dan ook juist ideaal voor een vogel die een combinatie van visueel- en tastzoeken gebruikt.

Streefkerk (1960) noemt hierbij ook nog, dat een zo dikke vogel als een wulp, de wadbodem tijdens het lopen mogelijk doet trillen, waardoor de prooidieren gewaarschuwd zijn. Een kromme snavel biedt het voordeel om verder vooruit te kunnen pikken in een "ongestoord" gebied.

Ten tweede wordt er voor het afrukken van een gapersipho een grote trekkracht diep onder de wadbodem gevraagd.

Een rechte snavel zou voor de zelfde trekkracht veel dikker en zwaarder moeten zijn (Burton 1974) en dat is een heel gesleep voor zo'n wulp. Bovendien kan een wulp de sipho met een gekromde snavelpunt gemakkelijk van opzij beetpakken. Vergelijk ook het verschil in gebruik van de kromme en de rechte pincet in het biologensnijdoosje. In hoofdstuk 5 is al duidelijk gemaakt dat een elke cm langere snavel een aanzienlijke uitbreiding betekent van de bereikbare gaper-biomassa.

Ten derde zitten juist in de snavelpunt de tastzintuigen. Bij een proefboring naar een worm of standgaper kan door de snavel zowel wat op en neer als door draaien rondom de snavelas, een maximaal groot gebied rondom het gat met de gebogen snavelpunt bevoeld worden (Burton 1974).

Ten vierde lijkt ons een gebogen snavelpunt heel handig bij het beetpakken van krabben. Door het hoofd even schuin te houden kan een wulp z'n snavel onder en boven het platte schild steken en dan kan de krab geen kant meer uit.

Een lange snavel is doelmatig omdat vele krabben in wat diepere poeltjes of slenken over de bodem rondrennen.

We kennen zowel bij een observatiehut in Ferwerd als bij de hutten bij Nes, in elke wat diepere poel, een territoriale poeleigenaar met uitzonderlijke lange snavel, die vooral krabben vist.





### 7.12. Samenvatting van hfst. 7 over de foerageermethoden

Voor de twee belangrijkste prooidieren van de wulp 20 Y, de krab en de strandgaper, zijn in dit hoofdstuk enkele aspecten van de zoek- en opeetmethode aan bod gekomen. Krabben, vooral gegeten als het warm is en dus vooral in de zomermaanden juli en augustus; daarna zijn de gapers het hoofdvoedsel.

In september en oktober vonden we m.b.v. de esterline protokollen een verschillend zoekgedrag voorafgaand aan een gaper of krab als prooi. Oorzaak en gevolg zijn hier moeilijk te scheiden, zodat we niet weten of bewust gekozen wordt om naar één bepaalde prooi te zoeken (hfst. 7.4.).

Van de krabben worden de kleinere dan + 1 cm schildbreedte weinig gegeten; de groten tot + 4 cm werden gegeten overeenkomstig het aanbod en de nog groteren zijn te gevaarlijk om beet te pakken (hfst. 7.1.).

Afhankelijk van de krabgrootte, het vervelstadium en het spartelen worden de krabben in hun geheel ingeslikt, of eerst van poten en scharen ontdaan en deze apart gegeten, of slechts de poten worden gegeten, omdat het schild niet meer door het keelgat past (hfst. 7.2.). De keuze van deze aanvalsstrategie komt ongeveer overeen met de optimale hannusefficiëntie per methode (hfst. 7.3.).

Strandgapers worden onder de grond leeggegeten.

Er blijft minstens 10-20% vlees achter en hoe dieper de schelp zit hoe meer er achter blijft omdat de wulp er niet meer bij kan. Van gapers die net zo diep zitten als de wulpensnavel lang is, wordt alleen de siphogaten gegeten (hfst. 7.6.).

Bij het zoeken naar gapers zijn 2 duidelijk verschillende methoden te onderscheiden: het pikken en het snebberen.

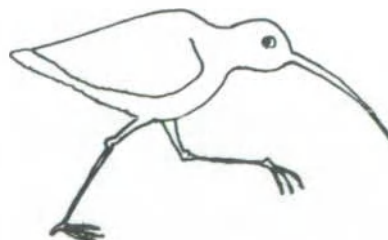
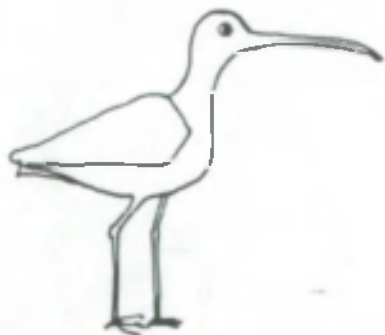
De eerste is een visuele methode waarbij vooral de grote gapers uitgeselecteerd worden, waarschijnlijk m.b.v. het zien van grote en kleine siphogaten, proefpikken en proefboringen. De snebbermethode is een zoeken op de tast met de snavelpunt vlak over de wadoppervlakte, die toegepast wordt als het wadoppervlak niet goed te zien is door hoge waterstand of harde (plassen met rimpels). Bij het snebberen wordt nauwelijks op grootte geselecteerd, alleen kleinere dan 25/30 mm worden gemeden. Er wordt dan heel langzaam gelopen en nauwelijks gepikt of geboord (hfst. 7.5.).



De grote gapers gaan gemiddeld vooraf door een langere zoektijd, maar leveren wel meer biomassa per foerageertijd op (hfst. 7.7.). We veronderstellen dat als 20 Y de "gelegenheid" heeft te selecteren, ze kiest voor een strategie van grote gapers met lange zoektijden. De selectiemogelijkheden hangen af van de zichtbaarheid van de gapers en we denken dat een lage waterstand, een hoge bodemtemperatuur en weinig wind deze zichtbaarheid bevorderen omdat bij deze gelegenheden gemiddeld grotere gapers gegeten worden (hfst. 7.8. en 7.9.).

Als binnen een gaperzoektijd een vorm van agressie plaatsvindt, zoals een wulp verjagen, jodelen of een grensincident dan kost dat 20 Y niet alleen de agressietijd, maar ook nog een aanzienlijke extra zoektijd voordat weer een gaper gevonden wordt. Deze extra zoektijd is onafhankelijk van de lengte van de agressie. De extratijd is naar vermoed wordt een gevolg van de verdeelde aandacht voor zowel gapers als voor andere wulpen voor en na de agressie (hfst. 7.10.).

Het hoofdstuk wordt besloten met een filosofie over hoe doelmatig een lange, naar beneden gebogen snavel voor het eten en zoeken van krabben en gapers is (hfst. 7.11.).



# hoofdstuk 8: het terreingebruik van 20 Y

## 8.1. Globale verschuivingen in het foerageergebied van 20 Y

20 Y is een territoriale wulp, wat betekent dat ze hoofdzakelijk binnen haar territorium foerageert en daar andere wulpen uit probeert te houden (zie hoofdstuk 9 over territoria).

Ze komt er echter ook wel buiten om te foerageren en maakt af en toe uitstapjes naar de zandbank buiten de landaanwinningswerken (zie fig. 1.3) wanneer ze daar heen gaat komt bij de voedselkeus (hoofdstuk 5) al ter sprake.

Daar komt ook de baas van H2 ter sprake, die op verschillende plaatsen verschillende prooien eet.

Op 15 oktober 1978 is ze na een dramatisch gevecht met een ongemerkte, met de poot trekkende wulpenvrouw uit haar territorium verdreven, naar een tot dan toe "vrij" gebied, dat ze daarna als haar nieuwe territorium verdedigde.

Fig. 8.1 laat haar foerageergebieden zien, voor en na de overname half oktober.

Fig. 8.2 geeft deze foerageergebieden ongeveer per maand.

We zien dan dat ze haar foerageergebied langzaam naar het noorden verschuift. Dit was de reden dat op 8 september de vakken K4, Q1, Q2 en Q3 erbij gemaakt zijn. Gestippelde vakken zijn vakken, die op dat moment nog niet uitgezet zijn. Begin oktober, voorafgaand aan de coup, foerageerde ze veel buiten haar territorium in I3, I4 en J4. In fig. 8.3 zijn de accenten van haar voedselopname aangegeven.

Bij hoge waterstand, als haar territorium al/nog onder water stond, foerageerde ze ook buiten haar territorium.

Aan het begin van het tij landde ze dikwijls in de buurt van J5 en aan het eind van het tij liep ze voor het water uit (zie ook hoogtekkaartje fig. 1.5) in de richting van I4, H4 en G4 en had daar een heel hoog foerageersucces (zie fig. 8.4a en fig. van het succes in de loop van het getij). Ze liep daar te bunkeren voor de waterlijn uit alsof alles wat ze nu nog binnen kon krijgen van levensbelang was voor de 6 (?) uren die ze moet wachten. Met uitpuilende krop vertrekt ze dan naar de hvp of eerst nog even naar landaanwinningsvak 5B.

Als we naar de verschillende prooien kijken dan zien we in fig. 8.4b dat gapers overal gevonden worden; krabben vooral in de buurt van de slenk (fig. 8.4c) en garnalen in de slenk en af en toe eentje in een plasje op het wad (fig. 8.4d) en zie ook het hoofdstuk over voedselkeuze. Door het zoeken naar krabben en garnalen bij de slenk is de hoeveelheid gevonden gapervlees per totale foerageertijd daar natuurlijk geringer.

Door het wegtrekken van krabben en garnalen in de loop van de herfst kunnen we begrijpen dat 20 Y steeds minder belang had bij foerageren in de buurt van de slenk.

Gapers kan ze overal eten (zie hoofdstuk 3). Dit verklaart mogelijk de verschuiving in terreingebruik van de slenk af.

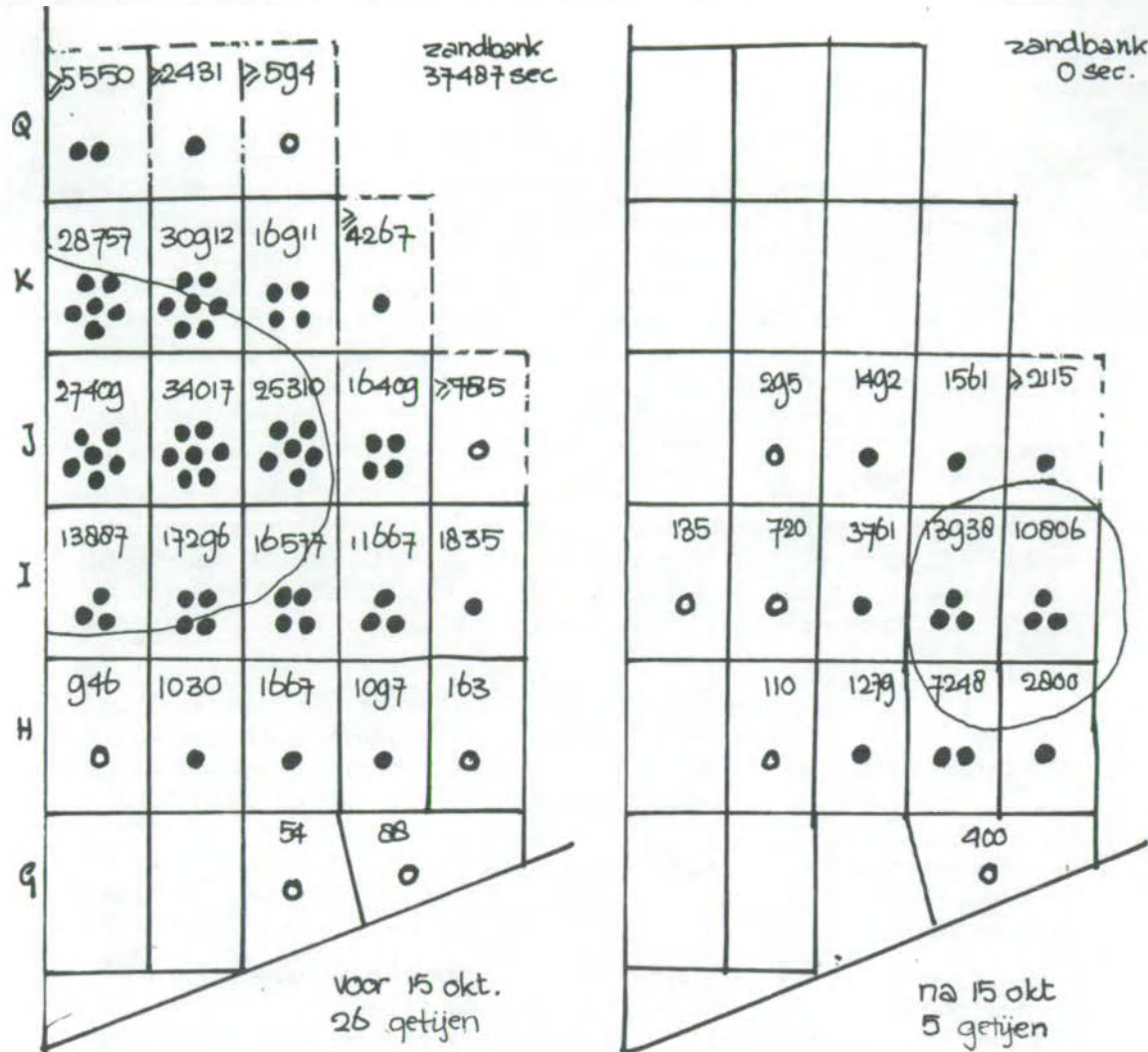
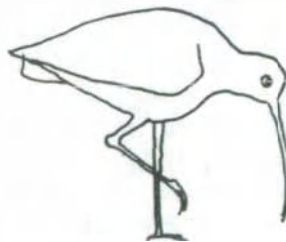


fig. 0.1

totale fourageertijd in seconden per vak door 20Y.  
voor en na de territorium overname op 15 okt '78.  
de territoriumgrenzen zijn ingetekend.

- 1-999 sec.
- 1000-4999
- 5000-9999
- 10.000-14999
- 15.000-19999
- 20.000-24999
- 25.000-29999
- ≥ 30.000





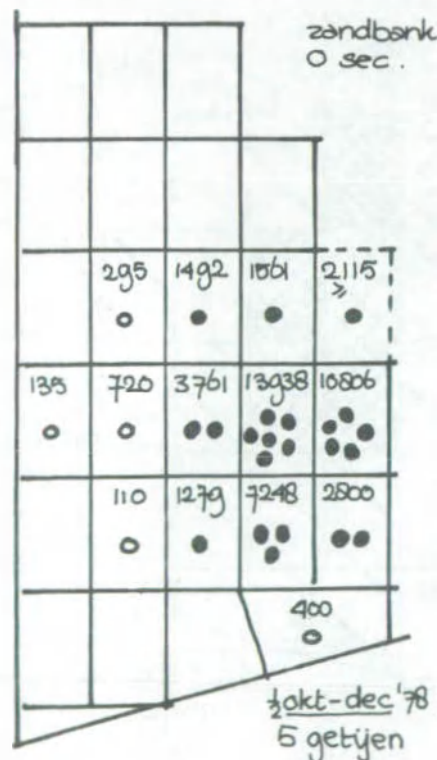
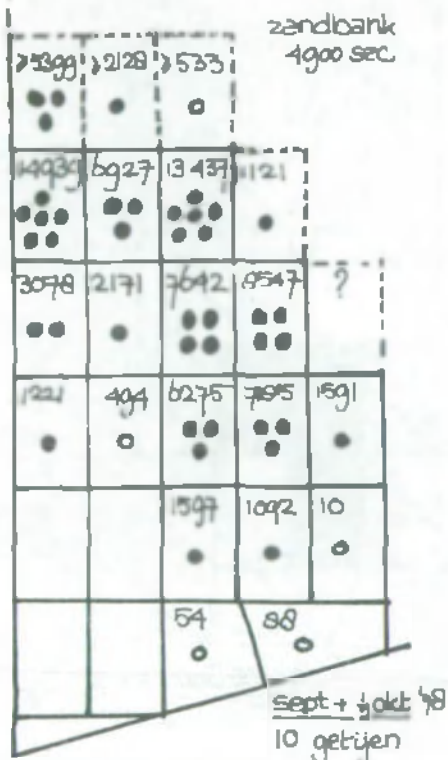
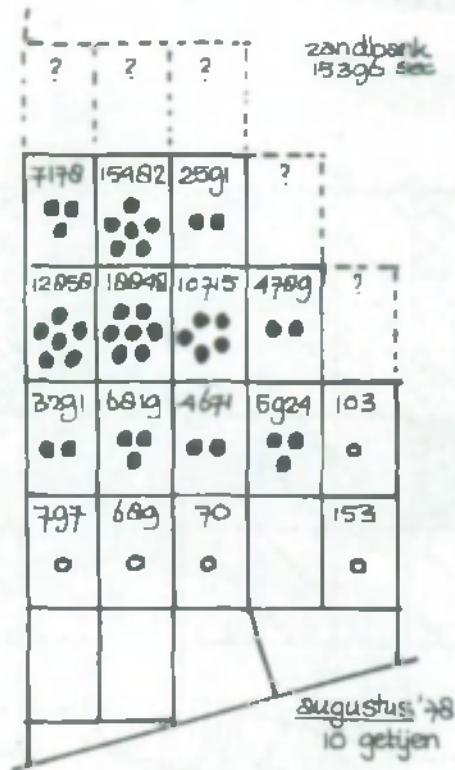
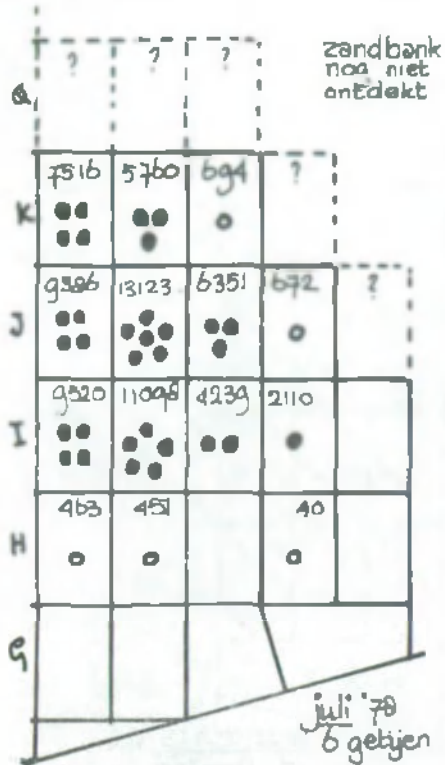


fig. 8.2

totale fourageertijd in sec per vak  
voor 20Y in verschillende maanden.  
15 okt. territoriumovername.

[de fourageertijden in juli bevatten nog  
agressie- en kijktijden en zijn dus te  
groot in vergelijking met andere maanden]

- 1-999 seconden
- 1000 - 2499
- 2500 - 4999
- 5000 - 7499
- 7500 - 9999
- 10000 - 12499
- 12500 - 14999
- ≥ 15000

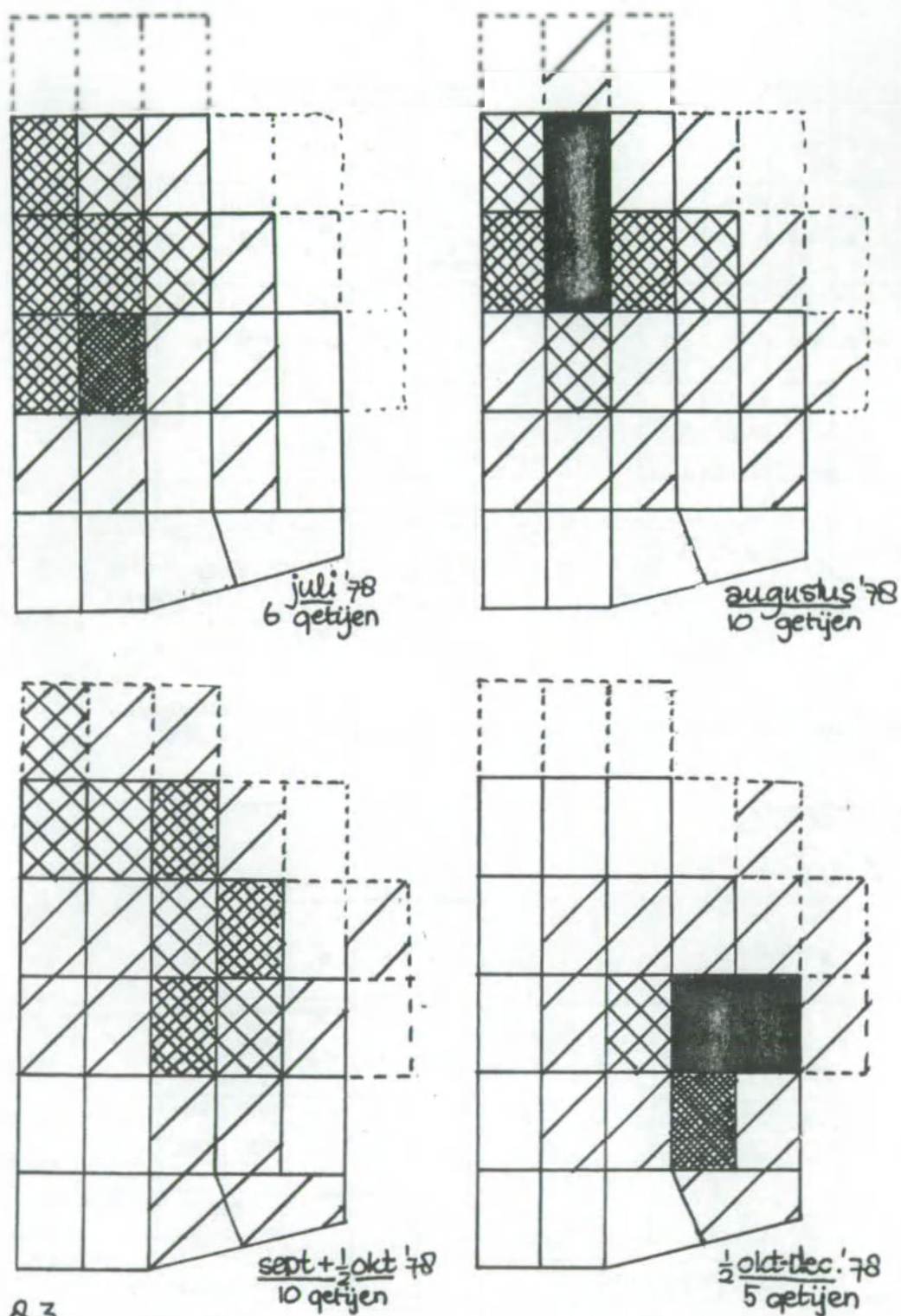
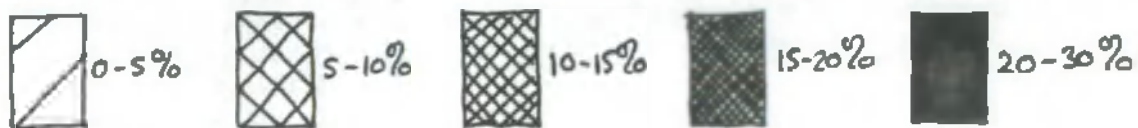


fig. 8.3

% van de totale biomassa, die 20Y in die periode gegeven heeft.





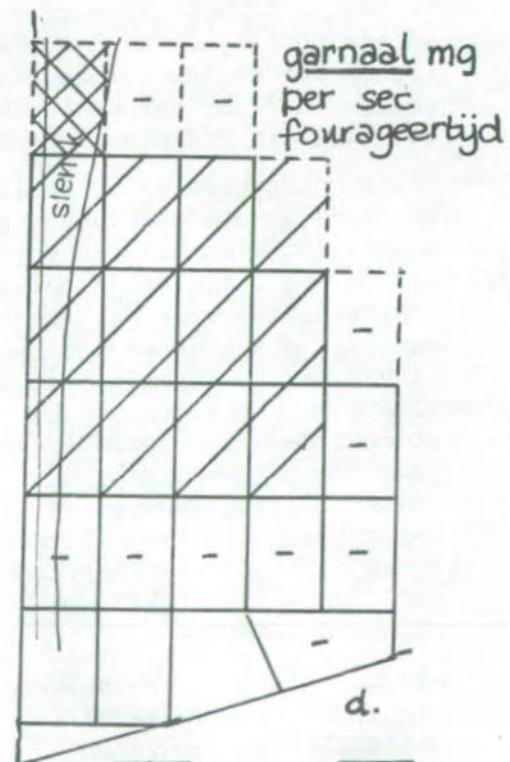
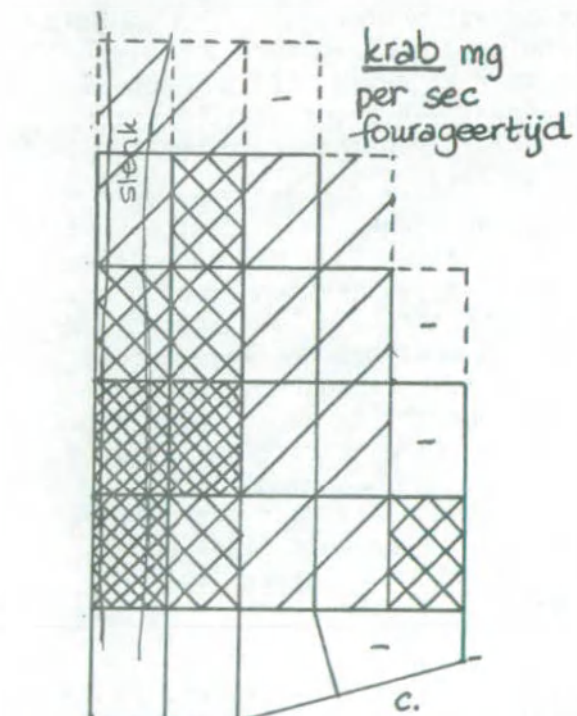
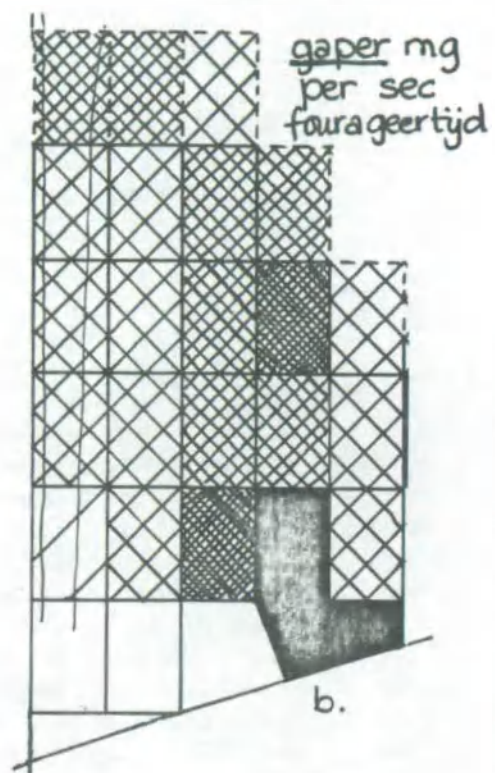
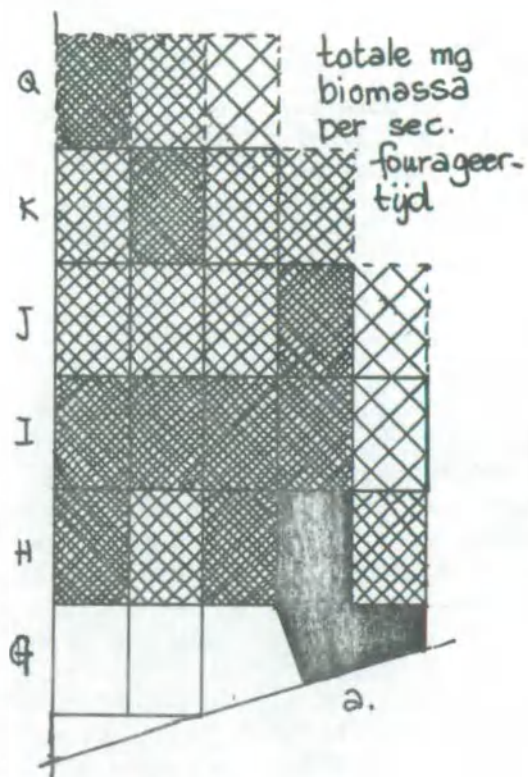


fig 84



1-0,75



0,76-1,50



1,51-2,25



2,26-3,00

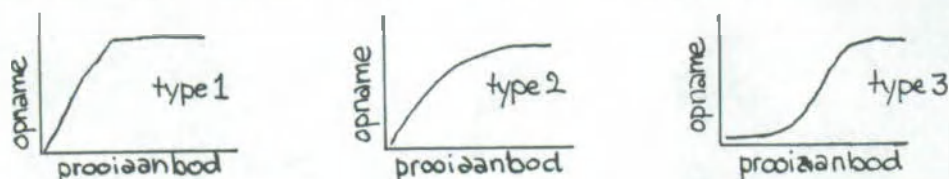


3,01-3,75

mg asvrijdrooggewicht per sec. totale fourageertijd tot  $\frac{1}{2}$  okt.

## 8.2. Functionele respons en terreingebruik

Een van de factoren, die het terreingebruik bepalen kan het aanbod van het voedsel zijn. Holling 1959 (in C.J. Krebs 1972) noemde het verband tussen prooidichtheid en opname per tijd door de predator: "functionele respons". Hij onderscheidde daar in 3 typen:



Het eerste type werd gevonden bij invertebraten, zoals filtervoeders, die zoveel opnemen als aangeboden wordt totdat ze niet meer prooien tegelijk kunnen opnemen of verteren. Het tweede type werd gevonden, ook bij invertebraten, maar tevens bij vertebraten, die slechts op één prooi foerageerden. De geleidelijke afvlakking verklaarde hij doordat relatief steeds meer tijd in het hannussen werd gestoken of dat het dieet nooit voor 100% uit die ene prooi bestond of ev. doordat de verzadigde predator minder efficiënt gaat zoeken. Dit type kromme vond Holling ook bij zijn geblinddoekte secretaresse, die hij schuurpapiertjes op de tafel liet zoeken (J.R. Krebs 1973). Type 3 daarentegen werd alleen gevonden bij gewervelde predatoren, die m.b.v. een zoekbeeld zoeken (Tinbergen 1960).

In fig. 8.5 is te zien welk verband wij vonden voor 20 Y en haar gapers. De lijnen zijn uit de hand getrokken en type 2 en type 3 lijken beiden het verband aardig weer te geven. Dit zou dan volgens Holling betekenen dat er naar één prooi gezocht wordt (de gaper in dit geval) of dat 20 Y met een zoekbeeld werkt.

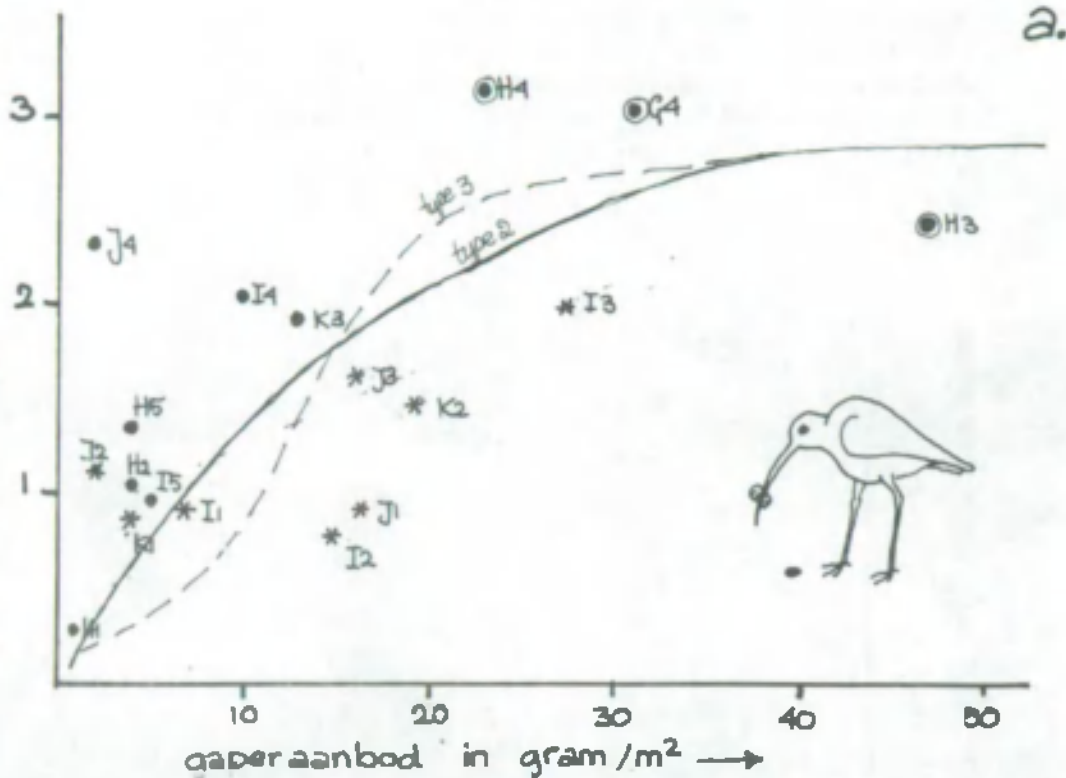
Als we de punten nader bekijken, dan blijkt dat de "vakken 1" en in mindere mate de "vakken 2" langs de slenk, waar juist ook krabben en garnalen gegeten worden een relatief laag gapersucces te hebben (vgl. fig. 8.4 voor de verdeling van gegeten prooien per foerageertijd over de vakken). De territoriumvakken liggen voornamelijk onder de kromme, wat overeen komt met het lage succes binnen het territorium uit hoofdstuk 8.4. De vakken, waar 20 Y vlak voor het einde van het tij foerageert, de zgn. bunkervakken, spannen de kroon. Deze liggen binnen andermans territoria (de baas van H2 resp. G4).

We veronderstellen dat op de momenten dat 20 Y daar eet, nl. bij het opkomende water, de territoria niet meer verdedigd worden, omdat elke wulp dan nog probeert z'n krop tot barsten vol te proppen in de rijke vakken, alvorens het eetgetij als beëindigd te beschouwen.

Als we in fig. 8.5b opzoeken of 20 Y de meeste foerageertijd doorbrengt in de rijkste vakken, dan zien we dat haar territorium bepaald niet het beste stuk van het NO-kwadrant besloeg. Binnen het oude territorium vinden we ook geen duidelijke relatie met de rijkdom. De 2 vakken van haar nieuwe territorium stemmen wel overeen met de verwachting. Het vak K3, dat we niet onder het territorium rekenden, maar wel als het geliefde snoepvak van 20 Y bekend stond, springt er als zodanig uit.



→ mg gegeten gaper per sec. fourageertijd



aantal sec x 1000 dat zo'y daar fourageerde

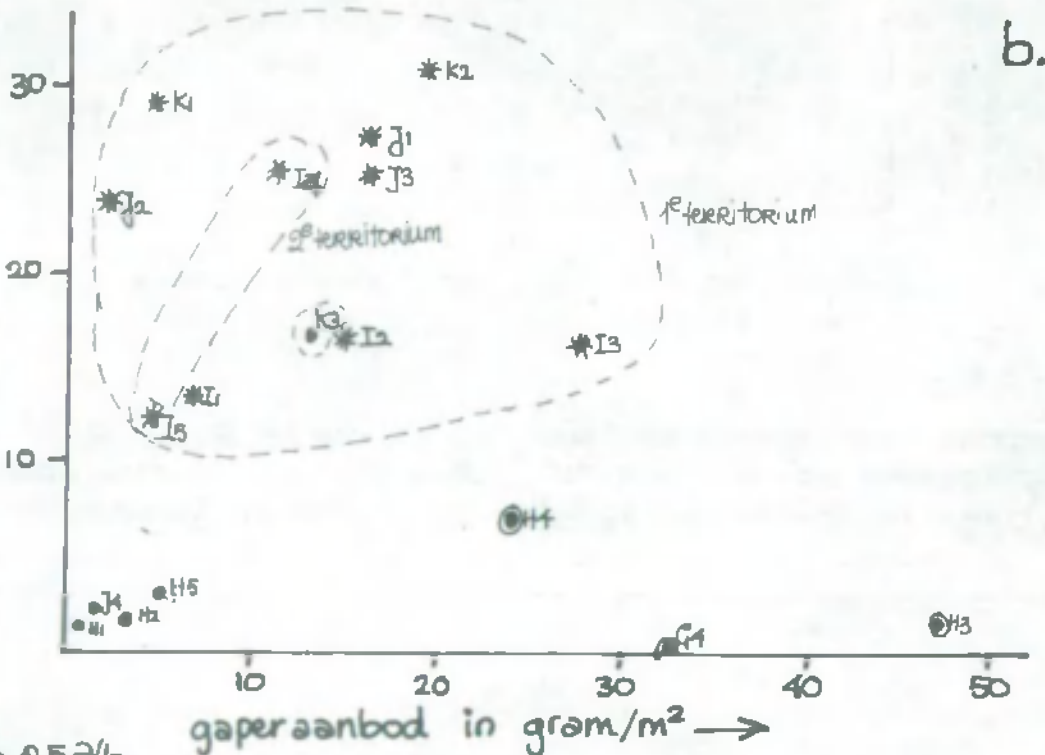


fig 152/b

de gaperopname per fourageertijd (juli-½ okt) en de totaal gefourageerde tijd (juli-dec) in relatie met de gaperdichtheid op 3/7-1/8/78 per 0,1 ha. vak apart.

\* = binnen territorium    • = buiten territorium    @ = bunkervakken

Omdat elk vak zo z'n eigen verhaal heeft, waar veel meer factoren het terreingebruik bepalen als alleen het aanbod of het succes, vinden we geen positieve correlatie tussen gapersucces per vak en foerageertijd in dat vak (fig. 8.5c) zoals op het eerste gezicht logisch zou zijn.

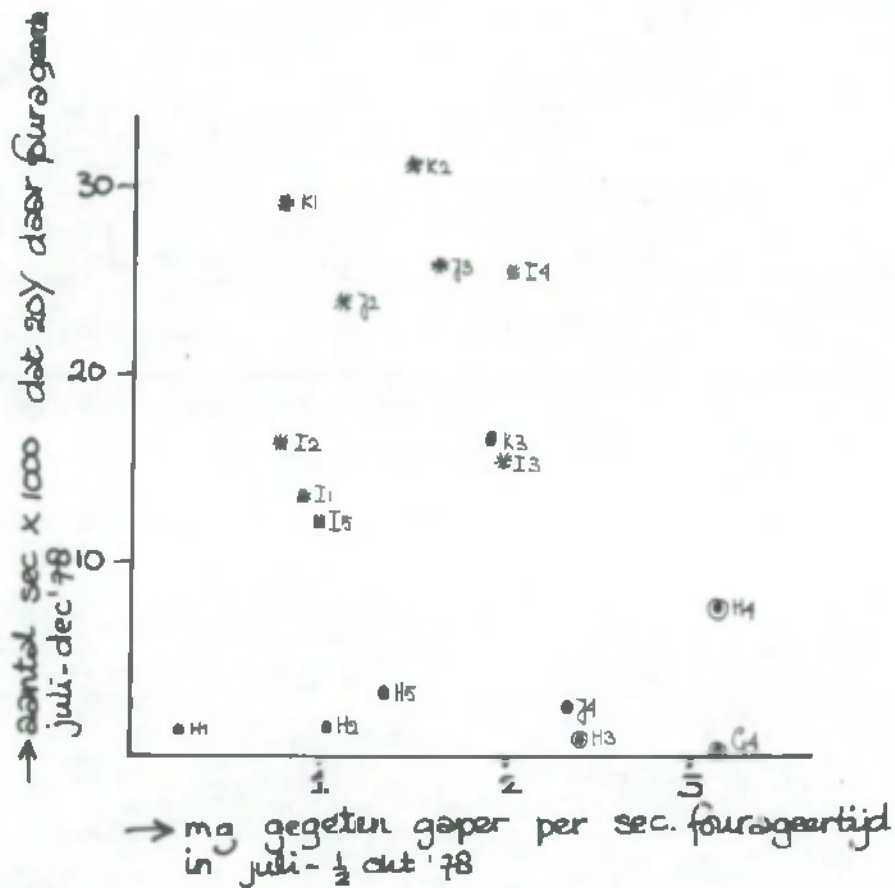


fig 8.5 c

de totaal gefourageerde tijd (juli-dec) in relatie met de  
gaperopening per fourageertijd (juli-okt) per 0.1 ha-vak apart  
\* = binnen het territorium • = buiten het territorium ⊙ = bunkervakken

### 8.3. Zoekpaadjes

Willen we meer begrijpen van het mechanisme dat het terreingebruik bepaalt, dan is het noodzakelijk gedetailleerder naar het zoekgedrag te kijken.

Eerst in de vakken J1, J2, K1 en K2 (12-9-1978) en later ook in de vakken J3, K3, Q1, Q2 en Q3 (23-9-1978) zijn lettervakjes van 4,2 x 6,7 meter uitgezet. Dit gebied ligt gedeeltelijk binnen en gedeeltelijk buiten het oorspronkelijk territorium van 20 Y. M.b.v. de esterline zijn veel gedetailleerdere beschrijvingen van het terreingebruik van verschillende wulpen gemaakt: zie de zgn. zoekpaadjes, die in de appendix (no. 5) gevonden kunnen worden te zamen met de samenvattende kaartjes (Ap. 6-12).

Opvallende dingen bij het doorbladeren van de zoekpaadjes zijn:

#### Ten aanzien van het terreingebruik van 20 Y

1. De homerange van 20 Y tussen half september en half oktober omvat een groot deel van het territorium van de baas van K2 (zie kaart ) zonder dat ze daaruit verjaagd wordt (zie hoofdstuk 8.4 en 9).
2. Als we de opeenvolgende dagen 25, 26 en 27 september bekijken, zien we dat ze iedere dag een ander deel van haar homerange gebruikt. Op 29 september worden de lettervakjes voornamelijk gebruikt om vanaf het foeragegebied in J4 naar de slenk te lopen om daar te poetsen en garnalen te eten (zie hoofdstuk 8.3).
3. Voor de vraag of het zoekpad anders is voor en na een prooi is de schaal van deze zoekpaadjes te groot. 20 Y blijft wel dikwijls in de buurt van het 0.1-ha-vak waar ze succes gehad heeft en keert daarheen ook vaak terug na een poetspauze (zie ook 8.8).
4. Op dagen met harde wind lopen wulpen of met de wind mee of er juist tegenin. Bovendien blijven ze veel langer in een vakje. Dit hangt samen met het snebberen (zie hoofdstuk 7.5).
5. Na een agressieve renpartij keert 20 Y meestal om in de richting van het zojuist verlaten gebied. Soms wordt op de terugweg nog een gaper gevonden en dan daar in de buurt weer verder gezocht (zie ook hoofdstuk 7.10).

#### Ten aanzien van andere vogels dan 20 Y

6. De wulpen in het noordelijkste deel van het lettervakjesgebied (de baas van K2, Y 110 en een wormeter) hebben in vergelijking met 20 Y heel lange vakbezoeken en vinden gapers met heel constante hannustijd.
7. Mannelijke wulpen met korte snavel ( $\leq 13$  cm) eten voornamelijk wormen en geen gapers (zie hoofdstuk 5 over voedselkeus). De wormeters hebben geen zichtbaar ander zoekpad als de gapereters. De ene lanice-eter echter zoekt het terrein opvallend systematisch af.
8. De meeste indringers hebben slechts een heel kort zoekpad. Zij werden snel verjaagd door de territoriumeigenaar. (Dit is een onoplosbaar probleem bij het verzamelen van voldoende gegevens van niet territoriale indringers). Y 110 houdt het nog heel lang uit door te gaan staan slapen als ze verjaagd dreigt te worden en slapend werd ze met rust gelaten.

#### 8.4. Verschillen tussen binnen en buiten het territorium van 20 Y

Een van de voordelen van een vast foerageergebied voor de vogel, is de mogelijkheid om een nauwkeurige terreinkennis op te doen (Krebs 1978, J. Tinbergen 1978). Dit voordeel zou moeten blijken uit een hoger foerageersucces. Vergelijken we op fig. 8.4a de vakken binnen het territorium van 20 Y (I1, 2, 3, J1, 2, 3, K1 en 2) met die daarbuiten, dan is de totale prooiopname per foerageertijd in het territorium eerder kleiner dan groter. In tabel 8.1a voor het gapersucces per foerageertijd vinden we zelfs een veel groter succes buiten het territorium.

We zouden dan nog kunnen veronderstellen dat ze misschien op gemakkelijker manier aan haar kostje zou komen binnen het territorium (minder energiekosten bij het foerageren kan ook tot groter succes leiden). We kunnen echter geen verschil vinden in zoekintensiteit (= frequentie van passen, pikken en boren) binnen en buiten het territorium (geen figuur).

De zoektijd per gaper is binnen het territorium wel groter dan er buiten (tabel 8.1c). Een mogelijke verklaring hiervoor is dat binnen het territorium meer agressies plaatsvinden, die zoals in fig. 7.20 bleek, de zoektijden aanzienlijk vergroten. Maar het procent agressies is ongeveer gelijk binnen en buiten het territorium (tabel 8.1ce) omdat 20 Y ook van buiten haar territorium indringers in haar gebied achtervolgde (zie de agressiekaarten fig 9.4).

Nu we niet op eenvoudige wijze een groter foerageersucces kunnen vinden binnen het territorium moeten we rekening houden met het feit dat naast het voordeel van de terreinkennis nog vele andere factoren meespelen. De agressies zijn al genoemd. Misschien bestaat er buiten het territorium een noodzaak om zeer efficiënt te zoeken en te hannesen, om zoveel mogelijk te eten tot ze terug gestuurd wordt door de buurvrouw.

Een andere oorzaak voor het geringe succes binnen het territorium zou de uitputting van de gapers kunnen zijn. In hoofdstuk 9 hebben we enige speculaties over uitputting opgeschreven en komen dan op 1,3 tot 3,8% predatie per maand dat vermoedelijk ruimschoots door de gapergroei gecompenseerd kan worden (gapergroei; hoofdstuk 3). Een andere aanwijzing voor uitputting zou een kleinere gemiddeld prooi-biomassa kunnen zijn. Als we het territorium (minus de slenk) vergelijken met het gebied erbuiten is de biomassa juist iets groter binnen het territorium (tabel 8.1b5).

Een derde mogelijkheid voor het geringe succes of de lange zoektijd binnen het territorium zou kunnen zijn dat 20 Y in haar territorium vele oriëntatietochten maakt om zich op de hoogte te stellen van indringers en de voedselstapel. Uit tabel 8.1h blijkt dat het gemiddelde vakbezoek korter is d.w.z. ze loopt veel rond. We weten niet of dit geheel te verklaren is door alle wandelingen vanaf de rand van haar territorium naar de slenk om te poetsen en terug, waarbij ze ook wel gapers vindt en eet maar mogelijk niet zo goed zoekt, of dat we het oriëntatie moeten noemen. Als maat voor het "letten op indringers" is het percentage opkijken tijdens het gapers zoeken of opeten gekozen (tabel 8.1fg). Dit is zelfs groter buiten het territorium dan daarin.



a. gewogen succes

| in mg/sec<br>* *      | in de<br>slenk | buiten<br>slenk | totaal   |
|-----------------------|----------------|-----------------|----------|
| binnen<br>territorium | 1.9   2        | 1.9   54        | 1.9   56 |
| buiten<br>territorium | 2.7   5        | 2.3   32        | 2.5   37 |
| totaal                | 2.5   7        | 2.1   86        | 2.7   93 |

b. biomassa  
gaper in mg

| in de<br>slenk        | buiten<br>slenk | totaal                     |
|-----------------------|-----------------|----------------------------|
| binnen<br>territorium | 267   2<br>44   | 302   54<br>97             |
| buiten<br>territorium | 478   5<br>107  | 288   32<br>43             |
| totaal                | 418   7         | 297   86<br>305   93<br>23 |

c. zoektijd  
per gaper  
in sec.

| in de<br>slenk        | buiten<br>slenk | totaal               |
|-----------------------|-----------------|----------------------|
| binnen<br>territorium | 119   2         | 127   54<br>127   56 |
| buiten<br>territorium | 127   5         | 96   32<br>96   37   |
| totaal                | 126   7         | 118   86<br>117   93 |

d. fourageertijd  
per gaper  
in sec.

| in de<br>slenk        | buiten<br>slenk | totaal                      |
|-----------------------|-----------------|-----------------------------|
| binnen<br>territorium | 144   2<br>65   | 156   54<br>111             |
| buiten<br>territorium | 177   5<br>29   | 123   32<br>10              |
| totaal                | 168   7         | 144   86<br>146   93<br>7.6 |

e. % agressie  
tijd \*

| andere<br>wulpen<br>waargen | joden         | totaal               |
|-----------------------------|---------------|----------------------|
| binnen<br>territorium       | 63   73<br>45 | 10   16<br>25        |
| buiten<br>territorium       | 45   30<br>81 | 4.8   6<br>1.9       |
| totaal                      | 58   123      | 9.5   22<br>48   143 |

f. % kijken  
tijdens zoeken  
in sec

| in de<br>slenk        | buiten<br>slenk | totaal                      |
|-----------------------|-----------------|-----------------------------|
| binnen<br>territorium | 16.7   2<br>17  | 9.2   54<br>1.5             |
| buiten<br>territorium | 5.8   5<br>5    | 18.4   32<br>6              |
| totaal                | 8.9   7         | 12.6   86<br>12.3   93<br>3 |

g. % kijken  
tijdens abor  
van gaper

| in de<br>slenk        | buiten<br>slenk | totaal    |
|-----------------------|-----------------|-----------|
| binnen<br>territorium | 0               | 2.3   2.2 |
| buiten<br>territorium | 1.1             | 3.4   3.1 |
| totaal                | .8              | 2.7   2.6 |

h. bezoektijd  
in sec  
per gaper

| in de<br>slenk        | buiten<br>de slenk | totaal                    |
|-----------------------|--------------------|---------------------------|
| binnen<br>territorium | 59   22<br>10      | 22   502<br>1             |
| buiten<br>territorium | 43   15<br>14      | 31   171<br>3             |
| totaal                | 53   37            | 24   673<br>26   710<br>1 |

### tabel 81. ating.

verschillen in gedrag van 20y binnen en buiten haar territorium en binnen en buiten de slenk. de grenzen zijn volgens fig... in de tabel staan resp. het gemiddelde, het aantal waarnemingen en de standaard meet fout indien bekend.

[sterkte: 20y, 5.3% m O4, 2.4m f vkrcc = 2, 20555 = 1, y vkrcc = 5 of 0, success = 1 of 3 bij =]

3) doe geen gapers of grote succeswaarde wordt slechts door één reuze gaper veroorzaakt.

| VAKBEZOEKEN<br>N=212 | * 25/9      | + 26/9      | Δ 27/9     | 0 29/9     | □ 1/10     | X 14/10    |
|----------------------|-------------|-------------|------------|------------|------------|------------|
| * 25/9               | $N_1 = 131$ | -           | +          | +          | +          | +          |
| + 26/9               | 81<br>(87)  | $N_2 = 140$ | =          | -          | -          | -          |
| Δ 27/9               | 39<br>(25)  | 23<br>(25)  | $N_3 = 40$ | +          | +          | +          |
| 0 29/9               | 45<br>(59)  | 48<br>(64)  | 29<br>(19) | $N_4 = 66$ | =          | +          |
| □ 1/10               | 42<br>(36)  | 26<br>(38)  | 17<br>(11) | 27<br>(26) | $N_5 = 68$ | -          |
| X 14/10              | 60<br>(47)  | 33<br>(50)  | 23<br>(14) | 43<br>(24) | 10<br>(21) | $N_6 = 70$ |

$$\chi^2 = 55 \gg \chi_{14, 0.001} = 36.1$$

tabel 8.2.a

van gemeenschappelijk bezochte vakjes tussen verschillende dagen. (op fig. 2.2.1)  
( ) = verwachting van het aantal gemeensch. bezochte vakjes op grond van de volgende berekening:

$N$  = aantal verschillende bezochte vakjes

$N_1$  = Idem op dag 1 enz.

$b$  = aantal gemeenschappelijk bezochte vakjes tussen 2 dagen.

$b$  is hypergeometrisch verdeeld.

$$E(b) = \frac{N_1 \times N_2}{N}$$

p.s. de verwachting zal iets te laag zijn omdat:

- de wulp de keus had uit meer dan  $N$  vakjes
- de bezochte gebieden buiten de lettervakjes buiten beschouwing bleven.

| SUKSESVAKJES<br>S=68 | * 25/9     | + 26/9     | Δ 27/9     | 0 29/9     | □ 1/10     | X 14/10    |
|----------------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|
| * 25/9               | $S_1 = 18$ | -          | +          | +          | +          | +          |
| + 26/9               | 1<br>(2.0) | $S_2 = 21$ | =          | +          | +          | -          |
| Δ 27/9               | 3<br>(0.6) | 0<br>(0.8) | $S_3 = 7$  | =          | =          | =          |
| 0 29/9               | 2<br>(0.7) | 3<br>(6.9) | 1<br>(0.3) | $S_4 = 8$  | =          | =          |
| □ 1/10               | 3<br>(1.3) | 5<br>(1.7) | 0<br>(0.5) | 1<br>(0.7) | $S_5 = 16$ | =          |
| X 14/10              | 3<br>(1.5) | 0<br>(2.0) | 0<br>(0.3) | 0<br>(0.7) | 2<br>(1.3) | $S_6 = 18$ |

$$\chi^2 = 32 > \chi_{14, 0.005} = 31.3$$

tabel 8.2.b.

van gemeenschappelijke suksesvakjes tussen verschillende dagen (op fig. 2.2.2)  
succes = één of meer gapers gevonden.

( ) = de verwachting op grond van de volgende berekening:

$N$  = aantal verschillende bezochte vakjes, zie boven

$S_1$  = aantal suksesvakjes op dag 1

$g$  = aantal gemeenschappelijke suksesvakjes tussen 2 dagen

$g$  is hypergeom. verdeeld.

$$E(g) = \frac{S_1 \times S_2}{N}$$

deze verwachting is misschien iets te laag, omdat niet in elk bezocht vakje ook naar gapers gezocht is.

Na alle vergeefse pogingen om het geringe succes binnen het territorium te verklaren zijn nu 3 conclusies mogelijk:

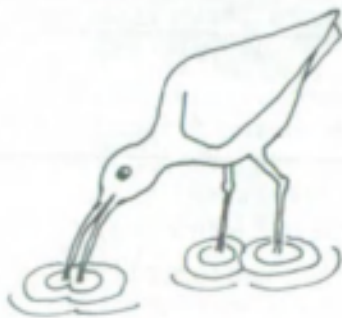
1. Een territorium leidt op deze korte termijn (+ 1 maand) niet tot een groter gapersucces. Mogelijk op langere termijn wel (de honger winter) of onder andere omstandigheden.  
De tijd waarin de esterlineprotokollen gemaakt zijn viel samen met het laatste weken van het territorium op deze plaats. Mogelijk was het inderdaad niet rendabel meer en heeft ze zich gemakkelijk laten verjagen.
2. De territoriumgrens, die we bij de esterlinegegevens gebruikt hebben (gebaseerd op slechts 2 grensincidenten op 25 september en 1 oktober) is zeer flexibel. 20 Y heeft daarbuiten een rijk gaperwad gevonden dat niet fel verdedigd wordt door de baas van K2 en rekent dat ook tot haar territorium. Ze verjoeg nl. ook daarbinnen dringende wulpen (zie agressiekaart 4).
3. Vanwege de vele wandeltochten door het territorium naar de slenk vinden we een misleidend laag succes in het territorium.

#### 8.5. De slenk

In de slenk staat zelfs bij zeer lage waterstand nog water en wordt door vele vogels gebruikt als badwater. 20 Y combineert het baden meestal met een poetspauze daar in de buurt (vaak op het dammetje langs de "I" vakken).

Het vakbezoek is in de slenk heel lang (tabel 8.1e) omdat naar deze onder water staande gapers gesnebbert wordt, waarbij de loop-snelheid zeer gering is (zie fig. 7.6).

Verder wordt de slenk bij opkomend water op heldere dagen gebruikt om garnalen te vangen (zie hoofdstuk 5 over voedselkeus). Al met al neemt de slenk een heel andere positie in als de rest van het wad en zijn deze vakbezoeken bij gemiddelde berekeningen over foerageermethoden meestal weggelaten.



### 8.6. Speelt het geheugen een rol bij het terreingebruik?

In experimentele situaties waar in een enkele vogel niets anders hoeft te doen als foerageren, is gevonden dat zowel spreeuwen (J. Tinbergen 1978), ovenbirds (Zachs & Falls 1976) als koolmezen (Krebs & Cowie 1976) eerst hun omgeving onderzoeken, bemonsteren en vervolgens die plek kiezen waar zij de hoogste opbrengst per tijd verwachten.

Onder de prakties natuurlijke omstandigheden waarin onze wulp haar weg moet zoeken zal niet alleen het hoogste rendement meespelen, maar ook interacties met andere vogels en andere activiteiten, zoals poetspauzes bij de dam. Het foerageren is hiermee verweven. We hebben het gaperaanbod onvoldoende nauwkeurig kunnen bemonsteren om een goed beeld te krijgen van het prooi-aanbod of de verspreiding en gaan hier niet verder op in (zie hoofdstuk 3). Over de agressies is reeds opgemerkt dat na een jaagpartij, 20 Y soms daar bleef foerageren waar ze gestopt was met rennen, maar vaker kwam ze langzaam foeragerend terug. In hoeverre is het terreingebruik t.b.v. het foerageren dan haar eigen keus? En bij het lopen naar de slenk om te gaan poetsen, in hoeverre wordt het terreingebruik dan door het foerageren bepaald? Toch worden er dan wel gapers onderweg gevonden.

Ondanks al deze complicaties hebben we geprobeerd een aantal veronderstellingen over de foerageerstrategie en het geheugen van 20 Y te toetsen. Twee grote problemen doen zich daar bij voor: het schaalprobleem en de tijdsduur. Als je kunt aantonen dat de wulp een geheugen gebruikt, welke dingen kan ze dan hoelang onthouden? Als ze een plek kan onthouden hoe groot of hoe precies is die plek dan? De volgende hypothesen hadden op oneindig veel verschillende schalen en over vele tijdsduren getest kunnen worden; we hebben als voorbeeld een gemakkelijke maat voor onze waarnemingen genomen en het er verder bij gelaten.

#### Hypothese 1

Een bezochte plek wordt gemeden: het zoekpad is zodanig dat zo min mogelijk reeds afgezocht gebied wordt afgezocht. We nemen dan aan dat eenmaal bezocht gebied onaantrekkelijk is geworden. Het voordeel is dat na een foerageerperiode het verschil tussen goede (nog niet bezochte) en slechte plekken duidelijk is. Het minimaliseren van dubbele zoekpaden werd volgens Pyke (1977) bereikt door redelijk recht toe recht aan te lopen en volgens Smith (1974) door links- en rechtsafslaan te compenseren.

Het minimaliseren van dubbele zoekpaden, hebben we bekeken voor de lettervakje-bezoeken tussen 6 dagen dat er esterlineprotokollen gemaakt zijn. Hierbij zitten ook 3 opeenvolgende dagen: 25, 26 en 27 september, waar wel steeds één tijds' nachts tussen zit, waarbij we niet weten of ook gefoerageerd wordt op het wad.

Uit tabel 8.2a en fig. 8.7 en 8.6 blijkt dat tussen de meeste dagen een groter aantal gemeenschappelijke vakjes bestond dan verwacht bij random bezoek binnen het totaal aantal bezochte vakjes van die 6 dagen ( $X^2=55$ ). Bij beide stellen opeenvolgende dagen, 25-26/9 en 26-27/9, was dit aantal (iets) kleiner dan verwacht. Dit verschil is echter te klein om te concluderen dat tussen opvolgende dagen dezelfde vakjes vermeden worden.



Die indruk krijgen we wel als we naar de zoekpaden kijken (zie appendix). Ook voor de vakjes waar een gaper gevonden is blijkt dat deze elkaar bij opvolgende dagen nauwelijks overlappen (zie tabel 8.2b en fig. 8.6).

### Hypothese 2

Een bezochte plek wordt gemeden als de wulp er bij voorgaand bezoek geen succes gehad heeft en wordt juist eerder bezocht na een succesvol bezoek. We nemen dan aan dat de plek na succesvol bezoek van een wulp niet veel minder aantrekkelijk is geworden; een geklonte prooiverspreiding is noodzakelijk. Op het geheugen van de wulp wordt een groot beslag gelegd.

Deze hypothese hebben we onderzocht voor opvolgende vakje-bezoeken binnen dezelfde dag (tabel 8.3a) en voor vakjebezoeken tussen opeenvolgende dagen (tabel 8.3b) m.b.v. de esterline protokollen en de 2 x 2 onafhankelijkheidstest (p. 300 Sokal & Rohlf 1973).

Het al of niet succes gehad hebben in een bepaald vakje bleek niet van invloed op het al of niet terugkeren die zelfde dag.

Hetzelfde geldt voor de opeenvolgende dagen.

We hebben de bij deze hypothese behorende geklonte prooiverspreiding ook nooit kunnen hard maken (zie hoofdstuk 3).

### Hypothese 3

Tijdens het voedselzoeken moet een wulp zeer veel informatie opslaan omtrent de verspreiding van de bereikbare prooien. Als we aannemen dat de geheugencapaciteit het terreingebruik bepaalt en dat dit "geheugenspoor" telkens weer versterkt moet worden, dan zal een deel van de zoektijd aan verkennen besteed worden. Daarna zal de rest van de zoektijd optimaal kunnen zijn totdat prooi-uitputting optreedt ("het bergje" zoals Joost Tinbergen bij de spreeuwen vond, mond. med.).

We hebben gekeken of het al of niet eerder bezocht hebben van een vakje van invloed is op het succes in dat vakje, zowel binnen een dag (tabel 8.3c) als tussen opvolgende dagen (tabel 8.3d) m.b.v. esterline protokollen.

Voor beide gevallen bleek dat, als er informatie tijdens het vorig bezoek verkregen werd, dit in ieder geval geen invloed had op het succes de volgende keer.

Vervolgens hebben we gekeken, of het hebben van succes tijdens het vorig bezoek de kans op succes het volgend bezoek verkleint, i.v.m. uitputting.

Ook dit is weer m.b.v. esterline protokollen binnen een dag (tabel 8.3e) en tussen opvolgende dagen bekeken (tabel 8.3f). De conclusies verschilden:

Succes tijdens het vorig bezoek, vergroot de kans op succes het volgend bezoek binnen één dag. Geen succes bij het vorig bezoek verkleint de kans op succes de volgende keer binnen één dag. Dit zou verklaard kunnen worden door of geklonte prooi of door het samengaan van succes tijdens het bezoek en lange bezoektijd (zie fig. 8.8) waardoor tijdens het vorig bezoek informatie kan zijn opgedaan.

Tussen opeenvolgende dagen echter, verkleint succes de vorige dag juist de kans op succes de volgende dag en dat zou door uitputting volgens de hypothese verklaart kunnen worden. Uitputting hebben we echter niet aannemelijk kunnen maken in hoofdstuk 9.

Samenvattend kunnen we vermelden dat we géén vermijden van eerder bezochte vakjes en géén gebruik van geheugen hebben kunnen aantonen binnen één dag of tussen opvolgende dagen. We hebben wel gevonden dat een succesvol vakjebezoek de kans op succes bij het volgende bezoek in hetzelfde tij vergroot, terwijl dit de kans op succes de volgende dag juist verkleint en dit zou eerst door geklonte prooi en daarna door uitputting verklaard kunnen worden. Uit tijdgebrek is volstaan met enkele probeersels om de methode uit te testen; deze lijkt wel veel mogelijkheden in zich te hebben. Zo zouden met de ons beschikbare esterline gegevens nog veel meer zaken uitgezocht kunnen worden b.v.:

1. Gebruikt een wulp goed weer of een lang tij voor meer oriënterend onderzoek en maakt zij van deze informatie gebruik onder de slechte omstandigheden?
2. De in dit hoofdstukje genoemde hypothesen op andere schaal (b.v. 9 lettervakjes samen = 240 m<sup>2</sup>) en over een andere tijd (b.v. na de volgende poetspauze) testen.

| a.                           | vorig<br>bezoek<br>sukses | vorig<br>bezoek<br>geen sukses |     |
|------------------------------|---------------------------|--------------------------------|-----|
| wel een<br>volgend<br>bezoek | 22<br>(22.6)              | 134<br>(133.4)                 | 156 |
| geen<br>volgend<br>bezoek    | 22<br>(21.4)              | 126<br>(126.6)                 | 148 |
|                              | 44                        | 260                            | 304 |

het al of niet sukses gehad hebben in een vakje is niet van invloed op het al of niet terugkomen in dat vakje op die zelfde dag.

$$G = 0 < \chi^2_{.05[1]} = 3.8$$

| b.                                  | wel een<br>vorig<br>bezoek | geen<br>vorig<br>bezoek |     |
|-------------------------------------|----------------------------|-------------------------|-----|
| volaend<br>bezoek<br>wel<br>sukses  | 20<br>(23.8)               | 255<br>(21.2)           | 45  |
| volgend<br>bezoek<br>geen<br>sukses | 136<br>(132.2)             | 114<br>(117.8)          | 250 |
|                                     | 156                        | 139                     | 295 |

het al of niet bezocht hebben van een vakje eerder op de dag heeft geen invloed op het sukses in dat vakje later in het tij.

$$G = 1.52 < \chi^2_{.05[1]} = 3.8$$

| c.                                  | vorig<br>bezoek<br>sukses | vorig<br>bezoek<br>geen sukses |     |
|-------------------------------------|---------------------------|--------------------------------|-----|
| volaend<br>bezoek<br>sukses         | 9<br>(2.8)                | 12<br>(17.1)                   | 20  |
| volgend<br>bezoek<br>geen<br>sukses | 14<br>(19.2)              | 122<br>(116.9)                 | 136 |
|                                     | 22                        | 134                            | 156 |

sukses in een vakje bij het vorig bezoek vergroot de kans op sukses bij het volgende bezoek de zelfde dag. idem voor geen sukses.

(met Yates correctie omdat  $156 < 200$ )

$$G = 8.4 > \chi^2_{.005[1]} = 7.9 \\ \Rightarrow \chi^2_{.05[1]} = 3.8$$

### tabel 8.3 atmc

de gevonden en verwachte aantallen van opeenvolgende vakje (4.2x6.7m) bezoeken binnen 1 dag. alle vakjebezoeken binnen j3 op 25,26,27, 29 sept en 1 en 10 oktober zijn gebruikt. de verwachting is gebaseerd op de randtotalen. "sukses" = één of meer gapers of krabben gevonden. m.b.v. de 2x2 onafhankelijkheidstest is getoetst of de aantallen significant van de verwachting verschillen. (Sokal & Rohlf '78)  
[estierline 20Y, S25-014, vakc=0 (=geen sukses) of vakc=5 (wel sukses)]

174.

| d.                          | vorige dag<br>sukkses | vorige dag<br>geen sukses |     |
|-----------------------------|-----------------------|---------------------------|-----|
| volgende dag wel<br>bezoek  | 19<br>(16.3)          | 42<br>(44.7)              | 61  |
| volgende dag geen<br>bezoek | 11<br>(16.3)          | 40<br>(44.7)              | 51  |
|                             | 30                    | 82                        | 112 |

het al of niet sukses gehad hebben in een vakje op de vorige dag is niet van invloed op het al of niet terugkomen in dat vakje op de volgende dag.

met Yates correctie

$$G = 1.0 < \chi^2_{0.05[1]} = 3.8$$

| e.                              | vorige dag<br>wel<br>bezoek | vorige dag<br>geen<br>bezoek |    |
|---------------------------------|-----------------------------|------------------------------|----|
| volgende dag<br>wel<br>sukkses  | 16<br>(16.6)                | 5<br>(4.4)                   | 21 |
| volgende dag<br>geen<br>sukkses | 45<br>(44.4)                | 11<br>(11.6)                 | 56 |
|                                 | 61                          | 16                           | 77 |

het al of niet bezocht hebben van een vakje op de vorige dag is niet van invloed op het sukses in dat vakje de volgende dag.

met Yates correctie

$$G = 0.2 < \chi^2_{0.05[1]} = 3.8$$

| f.                                | vorige dag wel<br>sukkses | vorige dag<br>geen sukses | wel<br>bezoek |
|-----------------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------|
| volgende dag wel<br>sukkses       | 0<br>(5.0)                | 16<br>(11.0)              | 16            |
| volgend bezoek<br>geen<br>sukkses | 19<br>(14.0)              | 26<br>(31.0)              | 45            |
|                                   | 19                        | 42                        | 61            |

sukkses in een vakje de vorige dag, verkleint de sukseskans op de volgende dag.  
geen sukses de vorige dag vergroot de sukseskans op de volgende dag

met Yates correctie

$$G = 10.2 > \chi^2_{0.05[1]} = 3.8$$

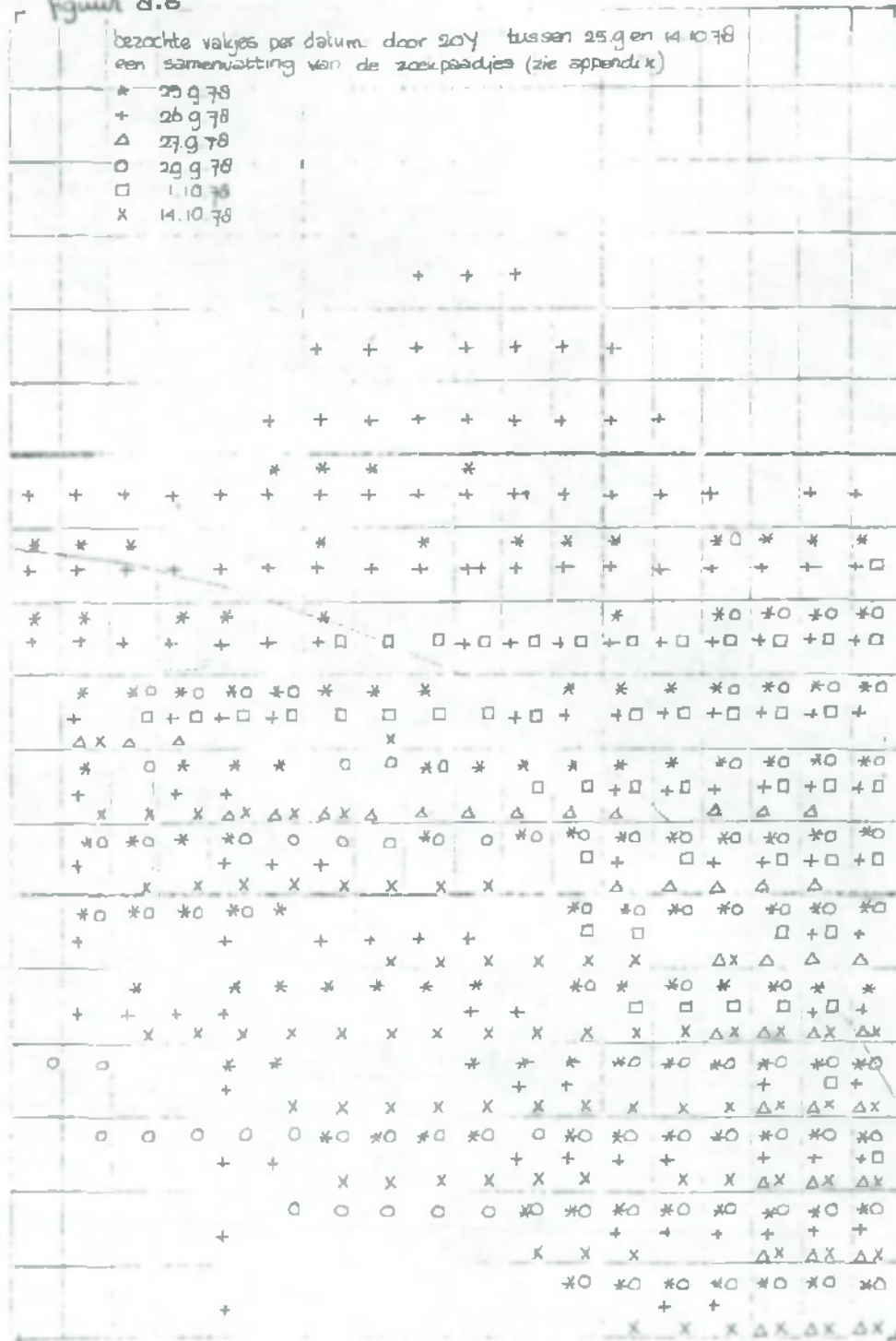
### tabel 8.3. d + m f

de gevonden en verwachte aantallen van bezoeken aan een bep. vakje (4.2 x 6.7 m) tussen opeenvolgende dagen. alle vakje-bezoeken binnen J3 en K3 op 25-26 sept en 26-27 sept zijn gebruikt. de verwachting is gebaseerd op de randtotaal. "sukkses" = één of meer krabben of gapers gegeten in dat vakje op die dag. mbw de 2x2 onafhankelijkheidstest is getoetst of de aantallen significant van de verwachting verschillen. (Sokal & Rohlf '73)  
(festerline, 2001, S25 S26 S27, geen sukses: noot VAKC=5, wel sukses: VAKC > 1x5)



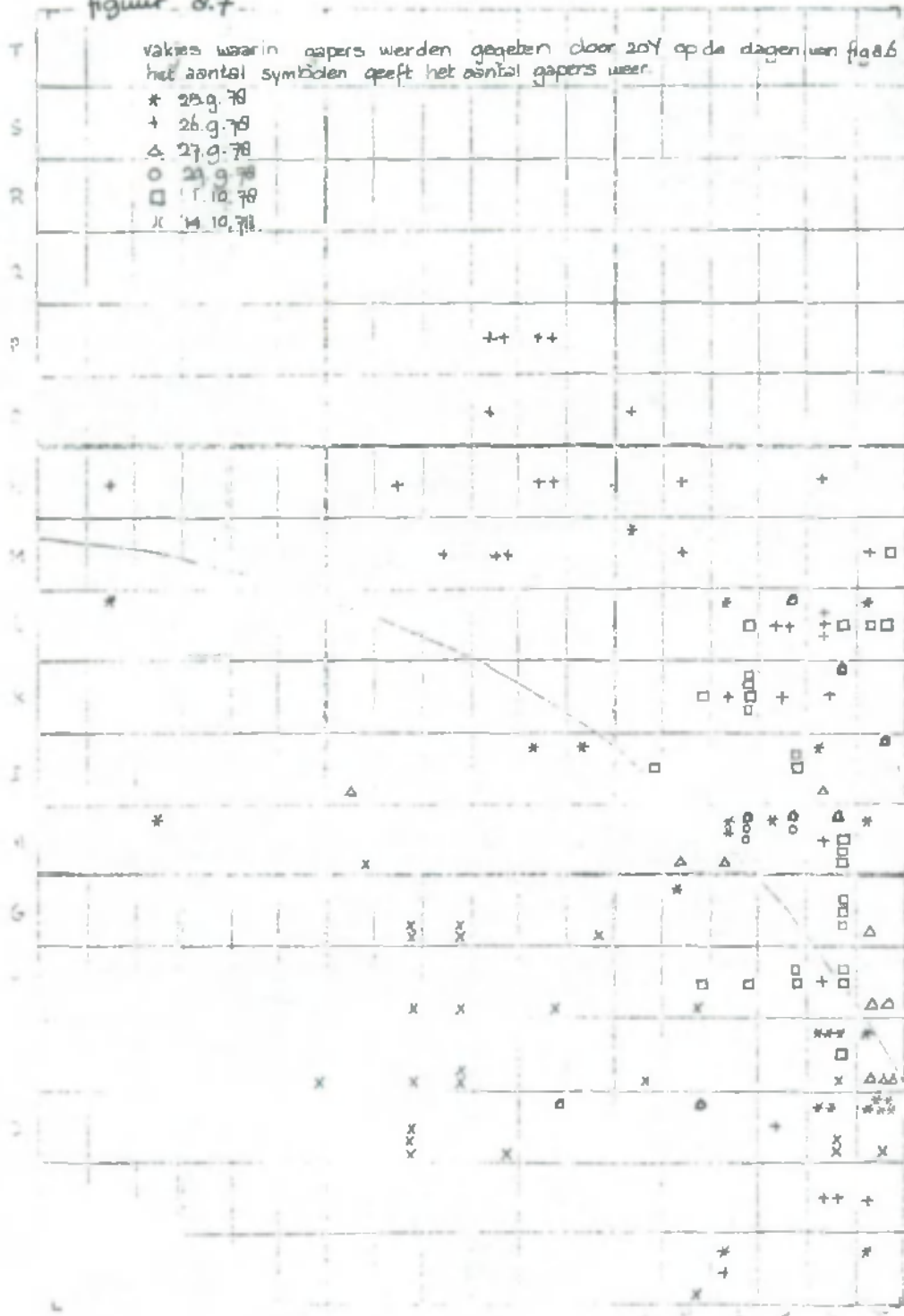
204

Figuur 8.6



20Y

figuur 8.7



### 8.7. Blijft 20 Y na een prooi, in de buurt zoeken?

Het merendeel van de actief naar voedsel zoekende dieren, zoekt naar voedsel dat een geklonte of pleksgewijze verdeling heeft (Krebs 1978). Een zinvolle aanpassing van het zoekgedrag is om na een gevonden prooi in de buurt te blijven zoeken. Dit is mogelijk b.v. door in het zoekpad meer bochten op te nemen of kleinere stappen te maken en intensiever te zoeken, de zgn. "area-restricted-search" (Smith 1974).

Voor 20 Y vinden we een groot verschil in bezoektijd van vakjes met en zonder succes (zie fig. 8.8).

Zonder de tijd, die aan de gaper besteed wordt mee te rekenen is de bezoektijd van een succesvakje toch veel groter dan in niet succesvakjes. Bovendien is het vakbezoek na de gaper langer dan voor de gaper zodat we kunnen zeggen dat 20 Y na de gaper in dat vakje blijft zoeken en niet dat het lange zoeken in dat vakje tot een prooi heeft geleid.

20 Y vertoont dus ook area-restricted-search of te wel: in-de-buurt-blijf-zoekgedrag, ondanks het feit dat wij geen geklonte gaperver-spreiding hebben kunnen aantonen in hfst. 3. zie ook de illustratie op pag. 186 van het wulpenzoekpad van de "baas van U3", die op het slikgige wad bij Ferwerd werd overgetrokken op plastic en 10x verkleind.

### 8.8. Speculaties over afgezochte oppervlakten en vindbaarheid van de gapers

Om enig idee te krijgen welke oppervlakte wadbodem 20 Y in een tijd af kan zoeken hebben we een schatting gemaakt van de loopsnelheid m.b.v. enkele metingen aan paslengte en pasfrequentie. Om daaruit de afgezochte oppervlakte te berekenen moeten we de breedte van het zoekpad gokken (niet gemeten) en de zoektijd invullen (bekend uit de basisprotokollen). Omgekeerd kunnen we ook de afgezochte oppervlakte en het procent zichtbare gapers gokken en dan de zoekpadbreedte berekenen.

Hieronder volgen nu deze zeer speculatieve berekeningen, opdat we een idee van de orde van grootte krijgen.

#### Paslengte

Deze is van zeer veel factoren afhankelijk. Enkele factoren die zijn opgevallen bij het opmeten van wulpensporen op het wad zijn van klein naar groot:

- Voetbreedte en dus waarschijnlijke beenlengte en dus afhankelijk van de vogelgrootte (vrouwelijke zijn groter dan mannelijke).
- Zachtheid van de bodem: slik of zand.
- Windkracht: harde of zachte wind.
- Aantal pikken: veel of weinig.
- Grootte van de bochten in het zoekpad: veel of weinig.

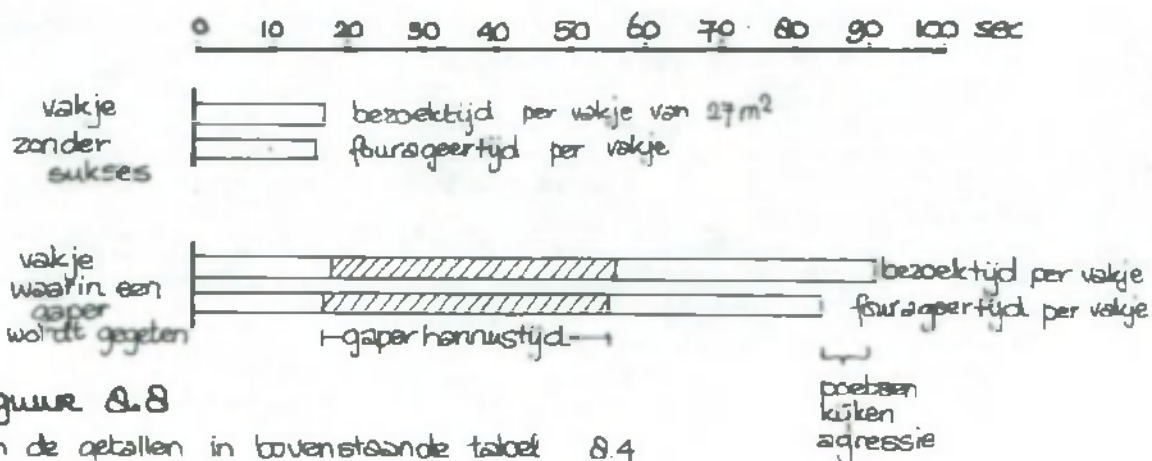
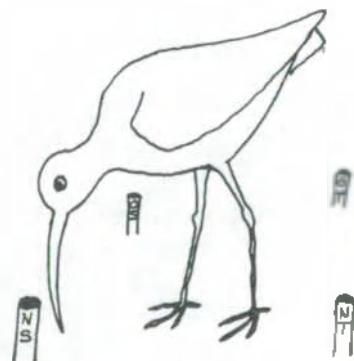
| tabel 8.4           |  |  |  | bezoektijd   |         | fourageert   |         | zoektijd     |         |
|---------------------|--|--|--|--------------|---------|--------------|---------|--------------|---------|
| 20Y                 |  |  |  | in sec/vakje |         | in sec/vakje |         | in sec/vakje |         |
| vakje zonder succes |  |  |  | 17           | 202/1.1 | 16           | 202/1.0 | 16           | 202/1.0 |
| vakje met een gaper |  |  |  | 91           | 95/4.1  | 84           | 95/6.3  | 46           | 95/4.5  |
| voor de prooi       |  |  |  | 18           | 95/     | 17           | 95/     | 17           | 95/     |
| na de prooi         |  |  |  | 35           | 95/     | 29           | 95/     | 29           | 95/     |

tabel 8.4.

tabel van het verschil in bezoektijd en fourageertijd in vakjes waar wel en geen gaper gevonden is door 20Y.

fourageertijd is bezoektijd zonder agressie, poetsen of kijken.  
zoektijd is fourageertijd zonder harnestijd van de gaper  
aangegeven zijn het gemiddelde, het aantal waarnemingen en de standaardfout, indien mogelijk. vakjes zijn 27 m<sup>2</sup> groot

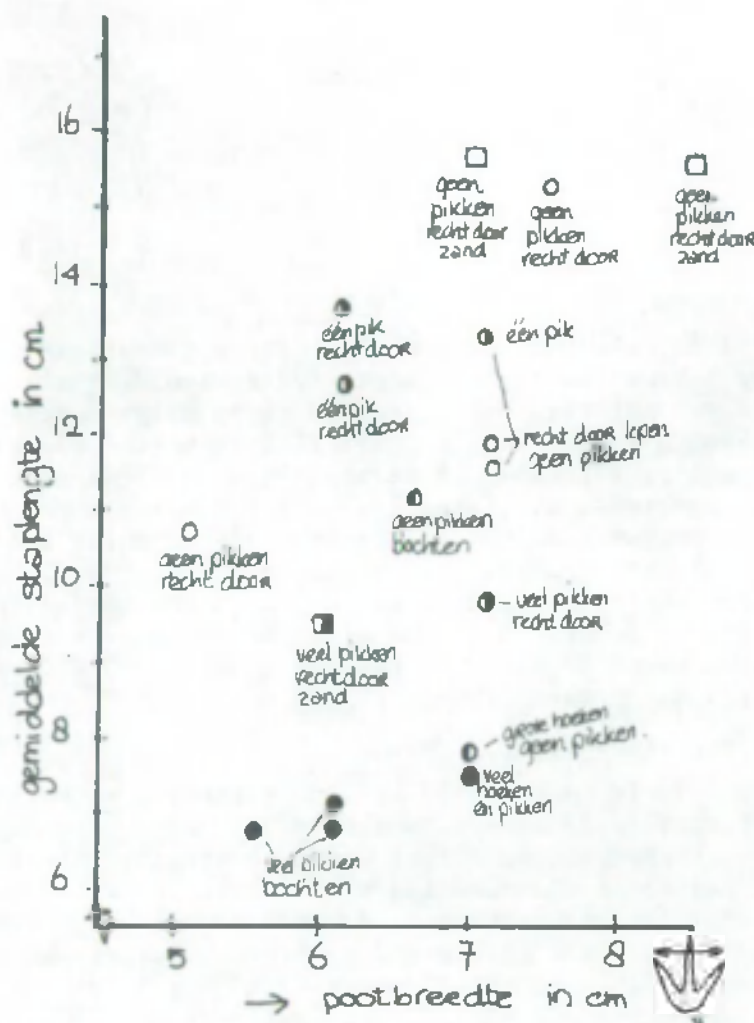
[estekline 20Y/21, VAKC=0 resp 5, ZOEK=1, SLENK=2, PROOC=1 bij VAKC=5]



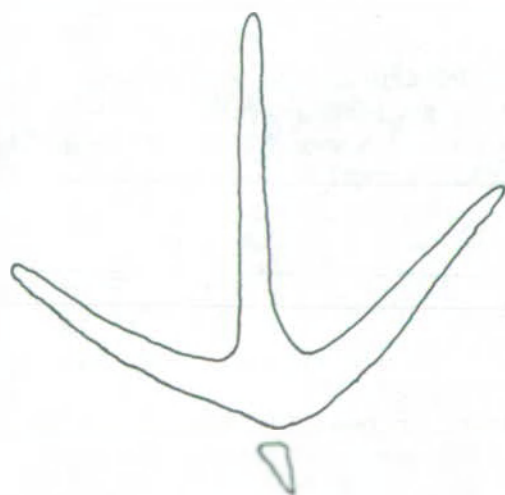
figuur 8.8

van de getallen in bovenstaande tabel 8.4





figuur 8.9



linker poot afdruk  
op het wad.  
van onbekende wulp

gegevens afkomstig van  
diverse wulpen op het  
wad bij Moddergat,  
eind augustus '78.

steeds is het gemiddelde  
over 10 achtereenvolgende  
stappen berekend.

voor stappen met hoeken  
zijn 10 stappen met hoeken  
uitgeselecteerd.

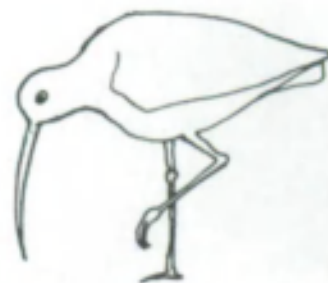
□ = zand

○ = slik

● = veel pikken

⊙ = veel bochten

● = beide veel



Voor 20 Y in haar territorium is de paslengte helaas nooit gemeten op het wad vanwege te veel vogelsporen door elkaar aan het eind van het tij. In figuur 8.9 staan enige opgemeten stappen van onbekende wulpen. Als we daar 20 Y in moeten plaatsen (grote vogel, zandig wad) komen we vermoedelijk op 15-16 cm zonder pikken en grote bochten. Met pikken iets kleiner b.v. 14 cm. M.b.v. de esterline protocollen kan op nog een andere manier een schatting van de paslengte gemaakt worden nl. van sommige stukken protocol met bekend aantal stappen in bekende tijd kan toevallig de afgelegde afstand genoteerd worden. In tabel 8.5a en b staan de resultaten. Voor 20 Y zou de paslengte ook hier 14 cm zijn tijdens foerageren met enkele pikken.

#### Afgelegde afstand per tij

In tabel 8.5e is de snelheid tijdens visueel zoeken zonder tegenwind berekend op 23 cm/sec. zoektijd.

Uit de basisprotocollen blijkt dat 20 Y per tij zo'n 100 gapers eet met gemiddeld een zoektijd van 75 sec. m.b.v. visuele methode en 93 sec. voor het snebberen te zamen een zoektijd van 7500 sec. resp. 9300 sec. Deze gegevens gecombineerd levert een afgelegde afstand van  $7500 \times 23 = 1725$  meter (= 1,7 km) op voor 100 gapers volgens de pikmethode. Snebberend kost dit 20 Y:  $9300 \times 11 = 1023$  meter (1,0 km). Hierbij zijn dus geen agressies, zandbankbezoeken en krabben/garnalen zoekertij meegerekend, die vermoedelijk ook nog wel een kilometer per tij vragen.

#### Afgezochte oppervlakte

Hiervoor moet een schatting gemaakt worden van de zoekpadbreedte. Grote gapergaten zullen in het wad op grotere afstand zichtbaar zijn dan kleintjes. Stel: gemiddeld kan 20 Y een 20 tot 40 cm brede baan overzien en stel dat het zoekpad zichzelf nooit kruist.

We komen dan op  $1725 \times 0.2$  tot  $0.4 = 345$  tot  $790$  m<sup>2</sup> per tij afgezocht t.b.v. de gapers. Haar territorium is + 8000 m<sup>2</sup> groot, dus ze kan per tij 4 tot 8% van haar territorium op gapers afzoeken.

In het geval van snebberen verwachten we een veel smallere baan, die afgevoeld kan worden: stel  $2\frac{1}{2}$  cm breed.

Als er 9300 sec. gesnebberd zou worden in een tij naar gapers kan ze  $1023 \times 0.025 = 25.6$  m<sup>2</sup> afvoelen. Bij een zoekpadbreedte van  $1\frac{1}{2}$  cm, wordt dit 12.8 m<sup>2</sup>.

Deze oppervlakte is v  el kleiner dan bij het pikken, terwijl het succes van beide methoden elkaar niet zo ver misloopt (fig. 7.12). Een mogelijke verklaring hiervoor is dat de vindbaarheid van de gapers verschillend is voor pikken en snebberen.

### Vindbaarheid van de gapers

Als we van de volgende dingen uitgaan:

- \* Een gaperdichtheid van 30 per m<sup>2</sup> in het wad.
- \* Pikkend kost één gaper gemiddeld 75 sec. zoeken x 23 meter/sec.
- \* Snebberen kost één gaper gemiddeld 93 sec. zoeken x 11 m/sec.
- \* Het zoekpad tijdens het pikken is minimaal 15 cm breed en tijdens het snebberen 1 cm breed (de snavel is ½ cm breed en een siphon van een kleine gaper ook).
- \* Naar elke zichtbare gaper wordt gepikt of geboord: (volgens de ~~esterline-gegevens~~: gemiddeld 15 loze pikken + 2½ loze boor per gegeten gaper).
- \* Naar elke gevoelde gaper tijdens het snebberen wordt geboord: (volgens de ~~esterline-gegevens~~: gemiddeld 1x loze boring per gegeten gaper).

Dan kunnen we berekenen welk percentage gapers 20 Y opgespoord heeft m.b.v. beide foerageermethoden volgens:

$$\% \text{ vindbaar} = \frac{\text{aantal bevoelde gapers per gegeten gaper}}{100\% \times \text{zoektijd per gegeten gaper} \times \text{zoeksnelheid} \times \text{zoekpadbreedte}} \text{ / gaper-aanbod per m}^2$$

bij het visueel zoeken is het vindbare percentage dan maximaal:

$$100 \times \frac{181}{75 \times 23 \times 15} / 30 = 24\% \quad (100\% \text{ vindbaar betekent een zoekpad van } 3.6 \text{ cm})$$

bij het op de tast snebberen is het vindbare percentage dan maximaal:

$$100 \times \frac{2}{93 \times 11 \times 0.1} / 30 = 65\% \quad (100\% \text{ vindbaar betekend een zoekpad van } 0.65 \text{ cm}).$$

We kunnen ons goed voorstellen dat deze percentages nog kleiner zijn, omdat de aannames van de zoekpadbreedte aan de smalle kant zijn en omdat zo'n wulp ook naar Nereis-gaatjes kan pikken of naar een slijkgaper zou kunnen boren.

Ook al zijn de meeste grootheden, waarop deze berekening gebaseerd is, slechts grove schattingen; de vindbaarheid wijkt wel erg veel af van 100%. We kunnen dan concluderen dat een aanzienlijk percentage gapers onzichtbaar zijn tijdens het visueel zoeken. De gapers hebben hun siphon misschien maar af en toe tot aan de oppervlakte als de omstandigheden gunstig zijn zoals bij laag water (hoofdstuk 7.9) of warm weer (hoofdstuk 7.8) of wellicht volgens een bepaalde ritmiek.

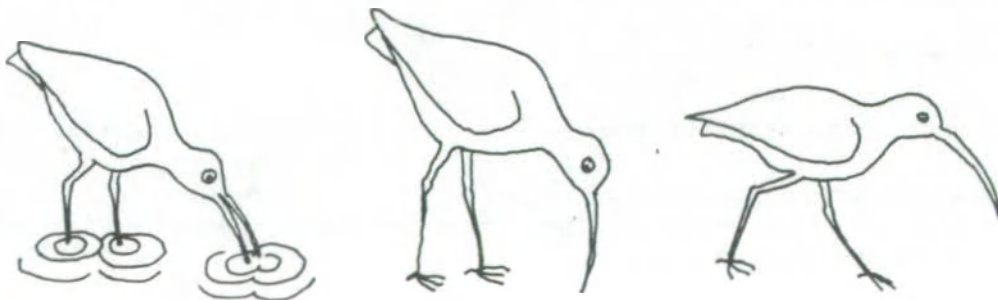
Misschien dat trillingen van wulpenpoten siphons doen terugtrekken (Goss-Gustard 1977 bij tureluurs). Dit is slechts gefilosofeer; we hebben geen literatuurgegevens over gapervindbaarheid gevonden, noch eigen waarnemingen. Het lijkt ons heel zinvol om bij verder onderzoek hier ook eens naar te kijken.

tabel 8.5

|                              | a<br>aantal<br>pas per<br>meter | b<br>paslengte<br>in cm | c<br>aantal<br>passen<br>per sec<br>per tijd<br>looptijd | d<br>aantal<br>passen<br>per sec<br>per tijd<br>zoektijd | e<br>aantal<br>meter<br>per sec<br>per zoeken |
|------------------------------|---------------------------------|-------------------------|----------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------|-----------------------------------------------|
| naar de slenk lopen          | 6                               | 17                      | .8                                                       | .64                                                      | .11                                           |
| idem met tegenwind           | $7\frac{1}{2}$                  | 13                      | 1.6                                                      | 1.28                                                     | .17                                           |
| visueel zoeken (pikken)      | 7                               | 14                      | 2.0                                                      | 1.60                                                     | .23                                           |
| op de tast zoeken (snabbere) | $7\frac{1}{2}$                  | 13                      | 1.0                                                      | .80                                                      | .11                                           |

### tabel met schattingen voor de zoeksnelheid

gegevens uit kolom a en c zijn afkomstig uit esterline protocollen van 20Y, waar toevallig de afgelegde afstand van bekend was. het gemiddelde is steeds over 25-50 passen berekend. de paslengte uit kolom b is uit a afgeleid. de looptijd per vakje is  $\pm 80\%$  van de zoektijd per vakje (zie pag. ) en daarom is de pasfrequentie per zoektijd (kolom d)  $80\%$  van die pasfrequentie per looptijd (kolom c). tenslotte is de zoekenelheid (kolom e) berekend uit kolom a en d ( $e = \frac{a}{d}$ )





### 8.9. Samenvatting terreingebruik van 20 Y

In een vrij natuurlijke omgeving, waartoe we de landaanwinningswerken rekenen, blijkt dat een model als de "optimal foraging theory" (Krebs & Cowie '76), die veronderstelt dat een vogel dáár foerageert waar de meeste calorieën per foerageertijd te halen valt, een veel te simpele hypothese.

We onderzochten het terreingebruik van 20 Y, een territoriale wulp, die haar territorium langzaam verplaatste en half oktober verhuisde naar een ander gebied. Bovendien foerageerde ze in een veel groter gebied (home range) dan haar territorium groot was (+ 8.000 m<sup>2</sup>) (hfst. 8.1.).

Een groter gaperaanbod in het wad gaat wel samen met een grotere gaperopname per foerageertijd (functionele respons), maar gaat niet samen met een langere foerageertijd in die rijke/succesvolle 0.1-havakken. Zelfs binnen haar territorium wordt dit verband niet gevonden (hfst. 8.2.).

Er spelen n.l. nog veel meer factoren mee, die het terreingebruik bepalen; daarvan komen de volgende aspecten in hoofdstuk 8 aan de orde: exploitatie, agressies, poetspauzes, waterstand, prooi-soort en territoria. Hiervoor is gebruik gemaakt van de esterlineprotokollen, die binnen het gebied met de lettervakjes gemaakt zijn tussen half september en half oktober '78. Deze gegevens zijn verwerkt tot de zoekpadkaartjes in de appendix.

Hieruit blijkt dat 20 Y van dag op dag globaal een steeds ander deel van haar home range bezoekt (hfst. 8.3.) en er is een aanwijzing dat ze de vorige dag bezochte lettervakjes mijdt. Deze afroomstrategie is een zinvolle aanpak als exploitatie en exploitatie gecombineerd moeten worden.

Verder bleek dat succesvolle lettervakje-bezoeken de rest van de dag of de volgende dag niet vaker bezocht werden dan niet succesvolle vakjes. Wel was de kans op succes in een lettervakje groter dan eerder op de dag ook al succes geweest was (geklonte prooi? geheugen?).

Op de volgende dag was de kans op succes juist kleiner als de vorige dag het lettervakje al succesvol geweest was (uitputting?) (hfst. 8.6.).

Ondanks het feit dat in hoofdstuk 3 geen geklonte gaperverspreiding is aangetoond vinden we wel "area-restricted-search" bij het gapers zoeken in de lettervakjes (hfst. 8.7.).

Andere belangrijke terreingebruik bepalende factoren zijn de agressieve renpartijdjes en de poetspauzes nabij de slenk. Soms gaat 20 Y na zo'n foerageeronderbreking terug naar het zojuist verlaten 0.1.-ha-vak, maar vaak blijft ze foerageren waar deze activiteiten haar heen gebracht hebben (hfst. 8.3.).

Ook de waterstand is een terreingebruik bepalende factor: aan het begin en eind van het droge tij staat 20 Y's territorium onder water en foerageert ze daarbuiten op de droogste stukken.

Prooi-soort en terreingebruik zijn ook aan elkaar gekoppeld:

Arenicola's worden alleen gegeten op de zandbank; garnalen en krabben vooral in de slenk; gapers overal behalve op de zandbank. Of de

prooi-soortvoorkeur het terreingebruik bepaalt of dat het terrein de prooi-soort bepaalt is niet duidelijk (hfst. 8.1., 8.5. en ook hfst. 5.).

We hebben geen verschillen binnen en buiten haar territorium kunnen ontdekken in zoekmethode en tijd besteed aan agressies en we vonden zelfs geen groter foerageersucces binnen de territoriumgrenzen. Een probleem hierbij is de onduidelijke territoriumgrens en het feit dat deze uitspraak is gebaseerd op waarnemingen vlak voordat 20 Y haar territorium verliet (hfst. 8.4.).

Ten slotte zijn nog enige speculaties opgeschreven over de paslengte en de afgelegde afstand per tij om gapers te vinden. Over het percentage vindbare gapers en de zoekpadbreedte bij pikken en snebberen als zoekmethode hebben we geen gegevens, maar wel enkele ideeën opgeschreven. Hieraan is nog veel onderzoek mogelijk.



op zoek naar  
vindbare gapers



deel van het zoekpad  
van de "baas van U3"  
te Ferwerd.

# hoofdstuk 9:

## intra specifieke concurrentie & territoriaal gedrag

### 9. Territoriaal gedrag en de gevolgen ervan

#### 9.1. Inleiding

In 1977 werd door Leo Zwarts (in druk) in samenwerking met Piet Zegers in Ferwerd gevonden, dat een toename van de wulpdichtheid gepaard ging met een afname van het foerageersucces voor het gemiddelde individu. De gevolgde methode bestond uit het volgen van een willekeurig gekozen wulp, waarbij van ieder vak-bezoek van de wulp (vakken van 0.1 ha) de tijdsduur, voedselopname en het aantal foeragerende wulpen in het vak, werden genoteerd. Met deze cijfers is het niet mogelijk om het door Paul Koene (1978) voor scholeksters aangetoonde effect, namelijk dat bij een toenemende dichtheid een steeds groter percentage ophoudt met foerageren, te onderzoeken. Er werden namelijk alleen foeragerende wulpen gevolgd.

Voor 1978 werd besloten het protokolleersysteem te verfijnen, met name wat betreft de onderscheiden gedragscategorieën. Dit bijvoorbeeld om te kijken of een toename van de wulpdichtheid zou leiden tot een verhoging van de tijd besteed aan agressie. Tevens werd "nearest neighbour distance" als extra dichtheidsmaat toegevoegd. Ook werden op een aantal dagen de vakken van het NO-kwadrant per kwartaal geteld (zie hoofdstuk 2.3.); o.a. om na te gaan of een verhoging van de dichtheid een verandering van de verspreiding tot gevolg zou hebben. Het territoriale systeem vormde een onverwachte complicatie.

In het hierna volgende zullen we de volgende vragen proberen te beantwoorden.

1. Leidt een toename van de wulpdichtheid tot een afname van het aantal vogels dat besluit te blijven foerageren?
2. Kan het territoriale systeem een dichtheidsafhankelijk foerageersucces voor het gemiddelde individu verklaren?
3. Waarom verdedigen sommige wulpen een territorium en andere niet?
4. Wat zijn de gevolgen van het territoriale systeem voor de verspreiding en de aantallen van de wulp?

Voordat we aan vraag 2 beginnen zal eerst een gedetailleerde beschrijving van het territoriale systeem gegeven worden. We zullen eindigen met het bespreken van enkele problemen, die ontdekt werden i.v.m. de gevolgde methode. Bij het lezen van dit deel van het verslag zal beseft moeten worden, dat het onderzoek naar de beantwoording van de gestelde vragen nog in volle gang is. Het huidige schrijven is dus een rennend stilstaan, met alle gevolgen van dien.



## 9.2. Dichtheid en foerageerpercentage

In figuur 9.1. is het percentage foeragerende wulpen uitgezet tegen het totaal aantal wulpen, dat in het NO-kwadrant foerageerde. Gebruikt zijn alle tellingen, waarbij geen verstoring had plaatsgevonden en waarbij de waterstand lager was dan -28 cm N.A.P. Dit laatste om effecten van verschillen in oppervlakte beschikbaar voedselgebied uit te sluiten. Daardoor is de grafiek niet precies gelijk aan die van de reeds eerder genoemde Paul Koene. Omdat Paul vond dat óók minder scholeksters gingen foerageren bij een toenemende dichtheid, als hij corrigeerde voor veranderingen in oppervlakte, blijft een vergelijking mogelijk. Een tweede verschil is dat in figuur 9.1. niet het totaal aantal wulpen, maar het aantal foeragerende wulpen als onafhankelijke variabele is gebruikt. Omdat het foerageerpercentage bij de wulp zo hoog ligt kan dit geen belangrijke verandering in de vorm van de grafiek tot gevolg hebben. Er zijn twee verschillen met de scholekster. Ten eerste stijgt het foerageerpercentage i.p.v. dat het daalt. Ten tweede liggen de foerageerpercentages bij de wulp hoger dan bij de scholekster.

Het zou kunnen zijn dat bij de wulp een afname in het foerageerpercentage pas optreedt bij dichtheden die in ons proefgebied niet zijn voorgekomen. We zouden willen weten of er in andere gebieden hogere dichtheden gemeten zijn. Een probleem bij zo'n vergelijking vormt het feit, dat de maximale dichtheid afhankelijk is van de oppervlakte waarover je meet.

Hoe groter het oppervlak hoe lager de maximale dichtheid, wat waarschijnlijk komt doordat wulpen zich niet homogeen over het voedselgebied verspreiden. Kijken we naar de Ventjagersplaten, (Zwarts, 1974) dan zien we dat het maximum van 10 wulpen per ha veel lager ligt dan "ons" maximum van 19 per ha. Echter, ons gebied is met zijn 2,1 ha veel kleiner dan de verschillende gebieden op de Ventjagersplaten, waar de 4 telgebieden varieerden van 20 tot 143 ha. In de landaanwinningsvakken van ca. 6,5 ha werd slechts één keer een dichtheid groter dan 10 per ha waargenomen (13 per ha). Op de mosselbank bij Schiermonnikoog werden in vakken van 1 ha vaker dichtheden van meer dan 10 per ha geteld met als maximum 55 per ha. Hoe moeilijk het ook is om te corrigeren voor oppervlakte, het heeft er veel van weg, dat "onze" maximale dichtheid in dezelfde orde van grootte ligt, als de eerder genoemde maxima. Ook de foerageerpercentages in het NO-kwadrant gemeten, komen goed overeen met elders gemeten waarden.

Op de mosselbank bij Schiermonnikoog trof Leo Zwarts in nazomer en herfst gemiddeld 90% der wulpen foeragerend aan (nog ongepubliceerd).

Uit het bovenstaande kunnen we concluderen, dat ook al zou bij zeer hoge dichtheden het effect optreden, deze dichtheden zo zeldzaam zijn, dat onder de meeste condities het effect geen rol van betekenis vervult.

Een belangrijk probleem bij de grafiek wordt overigens nog gevormd door de vraag wat oorzaak en gevolg is. In hoofdstuk 6 wordt aangetoond dat het individu 20 Y meer tijd aan foerageren besteedde als het tij kort was. Korte tijen gingen samen met stormachtig weer. Kortom omstandigheden, die niet gunstig lijken voor het foerageren van de wulp (zie ook hoofdstuk 7.4.). Juist tijdens stormachtig weer waren de dichtheden in het NO-kwadrant hoog, waar- bij 2 dagen 27 augustus en 11 september in het oog springen

(zie hfst. 9.6.). Waarschijnlijk vielen dan belangrijke delen van het wad buiten de landaanwinning niet droog.

We geloven dan ook niet, dat de stijging van het foerageerpercentage bij een toename van de dichtheid een causaal verband betreft.

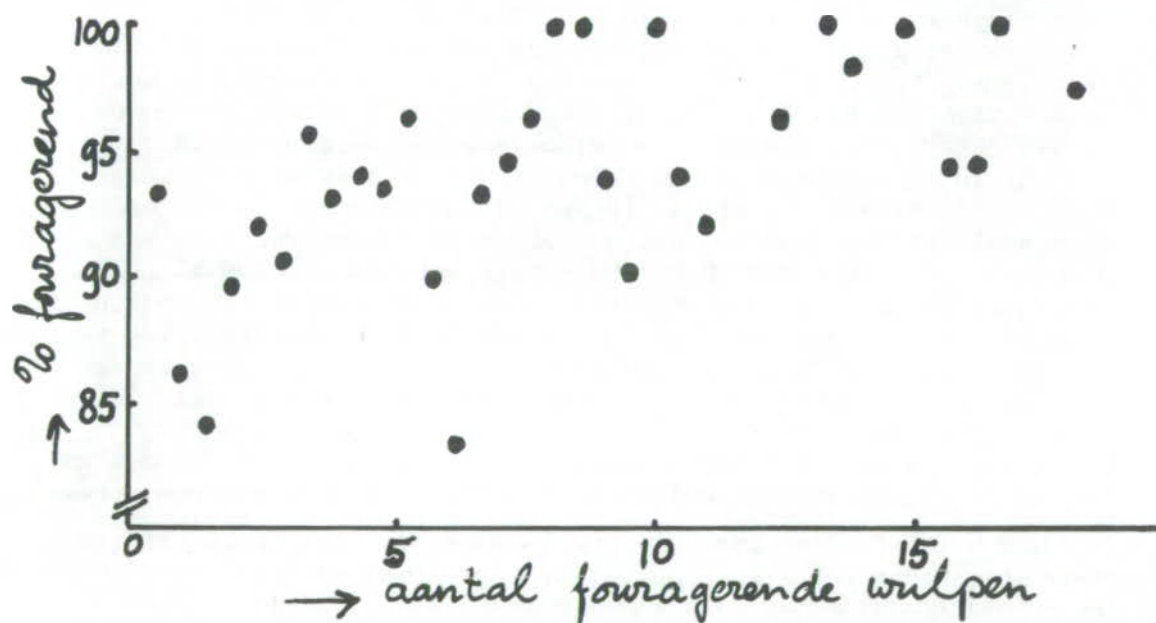


Fig. 9.1.:

Het % fouragerende wulpen als functie van het totaal aantal fouragerende wulpen in het NO-kwadrant (2,1 ha.) Per dichtheid is het gemiddelde fourageerpercentage opgegeven.

### 9.3. Beschrijving territoriale systeem

#### 9.3.1. Inleiding en definitie territorium

Onder een territorium zullen we verstaan: "een over zekere tijdsperiode vastomschreven, in belangrijke mate exclusief en daartoe actief verdedigd gebied" (Brown en Orians, 1970). Dit in tegenstelling tot Krebs (1971) en Krebs en Davies (1978). Zij willen alle gevallen, waarin dieren homogener verspreid zijn dan volgens toeval verwacht, onder de noemer territorium plaatsen. Naar hun mening is het niet goed mogelijk om "actieve verdediging" te onderscheiden van "elkaar ontlopen".

Naar ons idee leidt dit tot een onnodige uitholling van het begrip territorium en zijn gevallen, waarin het voornoemde probleem zich voordoet, zeldzaam.

Dat wulpen voedselterritoria kunnen verdedigen buiten het broedseizoen, lijkt een recentelijk ontdekt feit. Glutz et.al. (1975) maken hiervan geen melding.

Goss-Custard (in Crook, 1970) beschrijft waarschijnlijk territoriale wulpen, doch uiterst sumier. In Engeland heeft men kortgeleden m.b.v. gekleurringde wulpen het bestaan van territoria buiten de broedtijd op het wad kunnen vaststellen (mond. med. Dave Townsend). Een gedetailleerde beschrijving ontbreekt tot op heden, zodat we ons gerechtigd voelen uitgebreid verslag te doen van onze waarnemingen in het hierna volgende.

Centraal daarbij staan onze vele observaties aan 20 Y, die konden worden aangevuld met incidentele waarnemingen aan andere geringde wulpen (onder minder gunstige omstandigheden) en waarnemingen aan ongeringde wulpen, die wij dankzij dagenlang kijken, individueel konden herkennen.

#### 9.3.2. Beschrijving en interpretatie agonistisch gedrag

Hieronder zal een beschrijving worden gegeven van de waarnemingen, die ons ertoe brachten te concluderen dat 20 Y een territorium verdedigde. Bij een dergelijke verhandeling komen alle door ons onderscheiden en waargenomen agonistische gedragshandelingen ter sprake. Voor de duidelijkheid zullen deze onderstreept worden op het moment, dat ze beschreven worden. Het gaat hierbij om de volgende punten:

- Vele weken achtereen foerageerde 20 Y in een redelijk vastomschreven gebied (zie hoofdstuk 8).
- Andere wulpen die dit gebied betraden, werden na kortere of langere tijd verjaagd door rennen in een typische houding (zie fig. 9.2.). De kop werd tijdens jagen laag gehouden en het lichaam kantelde soms wat voorover, zodat de wulp een ietwat gebochelde indruk maakte. Tijdens het rennen werd vaak de kop ietwat scheef gehouden: blijkbaar wordt de ander met één oog gefixeerd. De vluchter daarentegen koos meestal met opgeheven kop het "hazepad"; mogelijk om de jager (over zijn rug heen) in de gaten te houden.

Aangezien in het merendeel van de gevallen de vluchtende wulp niet in het bezit van een prooi was, kon het gedrag niet als beroven geïnterpreteerd worden. 20 Y ging er zelden toe over haar "slachtoffers" vliegend te achtervolgen. Dit in tegenstelling tot een ♂ vlak voor de hut ("de baas van H 2"), die een enigszins langgerekt territorium verdedigde en dan over meer dan 100 m naar de indringer vloog.

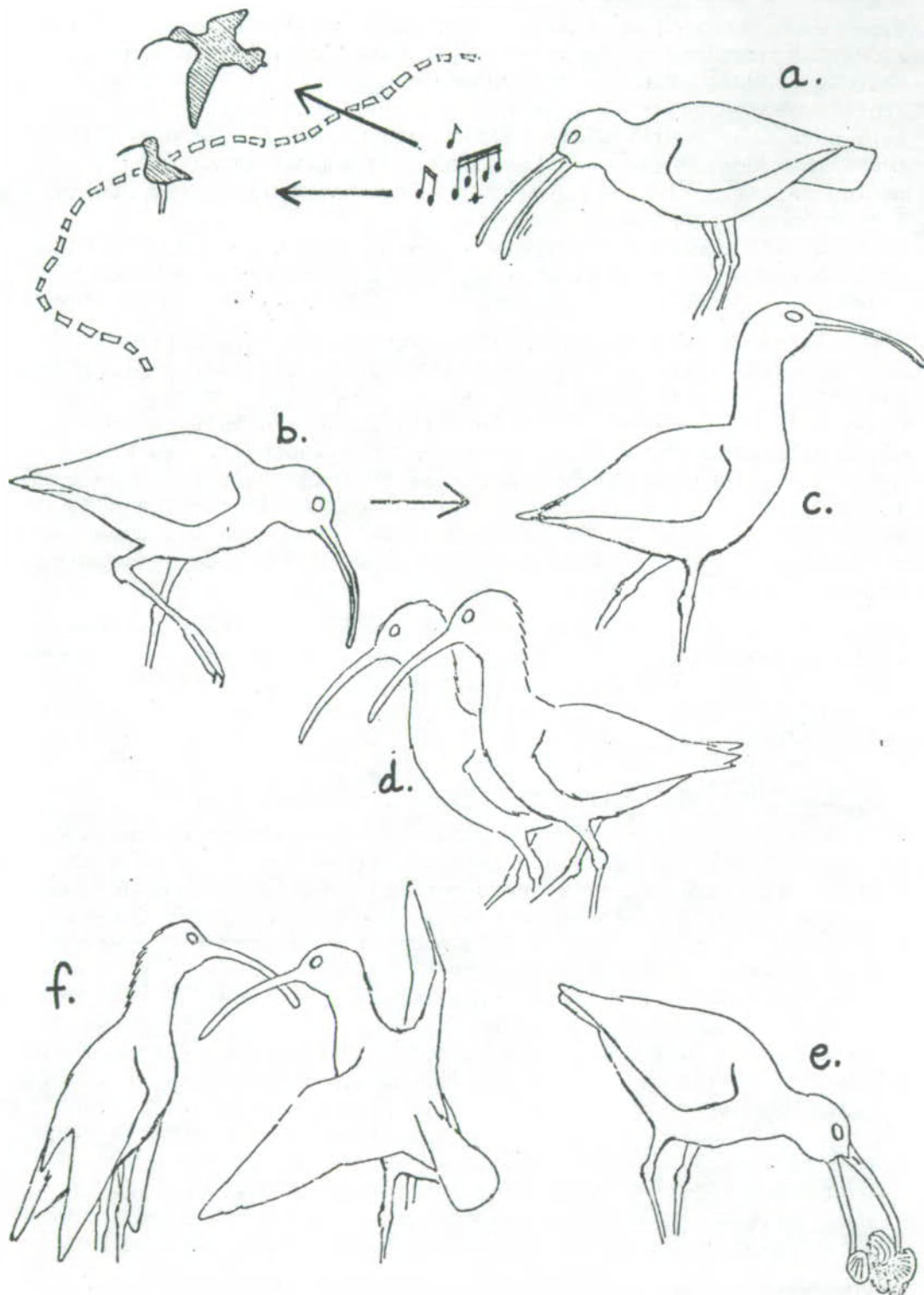


Fig. 9.2.:

Schematische tekening agonistische houdingen.  
 a: jodelen, b: verjagen, c: vluchten; d, e, f zijn  
 alle grensincident-houdingen, waarbij d: naast el-  
 kaar lopen, e: pikken, f: vechten.



- Aan weggagen ging vaak "jodelen" vooraf.

Jodelen wordt allereerst gekenmerkt door het typische geluid, gelijkend op de trillende zang, maar minder lang aangehouden dan in het broedgebied; a.h.w. alleen het beginstuk van de zang: tru-tru-tru-tru (enkele seconden durend). Tijdens jodelen wordt de flank naar de andere wulp toegekeerd. De jodelaar zakt enigszins door zijn poten, kantelt zijn lichaam en spreidt zijn staart.

Jodelen geschiedde vooral tegen overvliegende wulpen en indringers op afstand en ook tegen na een jaagpartij opgevlogen wulpen. Wij interpreteren derhalve jodelen vooral als een signaal op afstand, dat ertoe dient indringers buiten te houden. Dit signaal is zowel visueel als auditief. Dat geluiden daadwerkelijk afstotend op indringers kunnen werken is experimenteel o.a. aannemelijk gemaakt door Krebs et. al. (1978).

Niet altijd ging jodelen gepaard met interacties op grote afstand. Tijdens pogingen tot beroving, kon het gebeuren dat de berover een jodelende opponent tegenover zich kreeg, waarna de berover meestal zijn roofpoging opgaf.

Een enkele maal werd gezien, dat een wulp zover door zijn poten zakte, dat hij/zij plat op het wad kwam te liggen tijdens het jodelen. We kregen een beetje het idee, dat dit vooral optrad in situaties waarbij de wulp niet alleen aan een sterke agressieve neiging, maar ook aan een sterke vluchtneiging onderhevig was: b.v. een territorium-eigenaar, die te maken kreeg met een indringer, die niet één twee drie "wilde" vertrekken (wat zelden voorkwam).

- Verder had 20 Y gemiddeld één keer per tij, wat wij een "grensincident" genoemd hebben. Naar ons idee betrof het hier rituele gevechten (ritueel in de ethologische betekenis) tussen eigenaars van aan elkaar grenzende territoria.

Tijdens een grensincident lopen de beide vogels langzaam, als in een vertraagde film, zij aan zij in een zeer typische houding (zie fig. 9.2.).

Ieder loopt daarbij aan "zijn of haar" kant van wat door dit gedrag op een denkbeeldige grens lijkt. Af en toe wordt gepikt in losliggende schelpjes of mosselhoopjes, die daarbij opgetild kunnen worden. Ook naar onze plastic letterpaaltjes werd gepikt. Naast pikken kan ook geboord worden. 20 Y hebben we zelden zien eten tijdens een grensincident, maar andere wulpen deden dit soms vaker. Met name in situaties, waarbij één van de wulpen zich afwendde of een prooi at, kon het gebeuren, dat de ander snel kwam toerennen, waarna het ogenschijnlijk geëindigde incident opnieuw begon. Grensincidenten duurden over het algemeen enkele minuten.

Slechts hoogst zelden liepen grensincidenten uit op werkelijke gevechten. Deze dramatische gebeurtenissen, waarbij de vogels naar elkaar pikken, naar elkaar met de vleugels slaan en "door de modder rollen", hebben we alleen gezien op de dag dat 20 Y uit haar territorium verdreven werd en de dag daaraan voorafgaand. Op 14 oktober 1978 had ze twee grensincidenten met een ons tot dan toe onbekende vogel. Van deze vogel weten we niet of hij in de nabijheid een territorium bezat en dat "wilde" uitbreiden, dan wel zich geheel nieuw gevestigd had. Eén van de grens-

incidenten duurde wel 17 minuten en er werd tot tweemaal toe in gevochten. De volgende dag had 20 Y waarschijnlijk met dezelfde vogel (vanwege een licht trekken met zijn poot, "hinkepoot" gedoopt) weer een extreem lang grensincident van 22 minuten, inclusief 2 gevechten. Tijdens het daaropvolgende grensincident van 14 minuten week 20 Y steeds verder terug tot ze ten slotte opvloog.

Sindsdien namen we niet meer waar dat ze dit gebied langdurig bezocht, terwijl het wel verdedigd werd door een vogel, die we niet met zekerheid als hinkepoot konden indentificeren en daarom nero gedoopt werd.

Vanaf 15 oktober tot in ieder geval november 1978 was 20 Y toen territoriaal op een nabijgelegen stukje wad (zie fig. 9.13.).

We zijn ervan overtuigd dat, met uitzondering misschien van het bovenstaande, grensincidenten op dezelfde plaats ook meestal tussen dezelfde vogels waren, omdat we deze dieren individueel meenden te kunnen herkennen. De desbetreffende beesten zagen we in "hun" gebied regelmatig andere wulpen weggagen, zodat het aannemelijk is, dat het ook territorium-eigenaren waren.

- Als 20 Y ver buiten haar territorium en kennelijk in het territorium van iemand anders foerageerde, liet ze zich even makkelijk weggagen, als indringers zich lieten weggagen uit haar territorium. Dit is een extra aanwijzing, dat we met plaatsgebonden agressie te maken hebben en niet met een overmatig agressieve wulp. Overigens kwam het zelden voor dat 20 Y, indien ver buiten haar eigen territorium, in andermans territorium foerageerde.

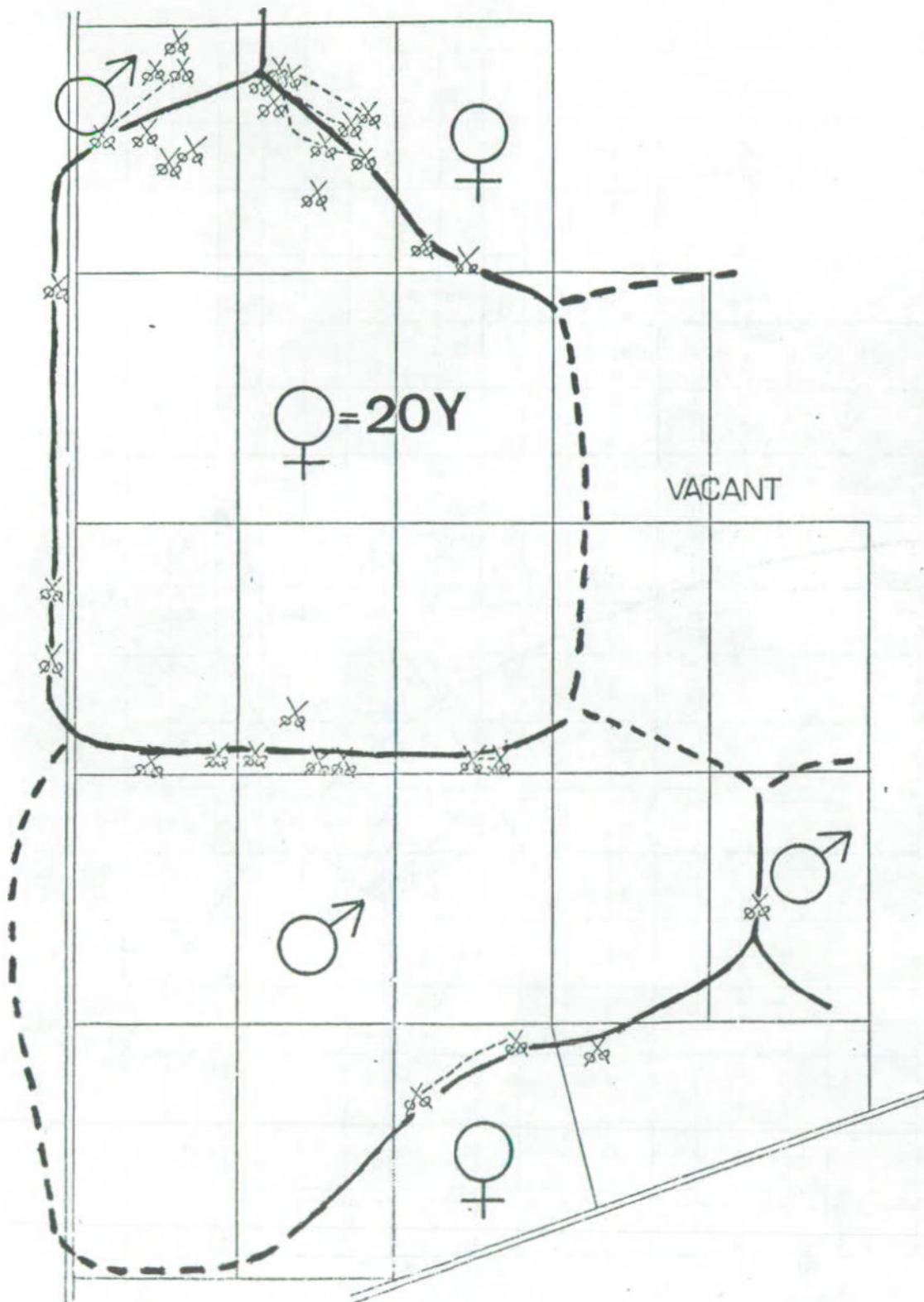
### 9.3.3. Het territorium

Een belangrijk probleem wordt gevormd door de vraag welk stuk gebied onder gegeven omstandigheden tot het territorium gerekend moet worden. Als we voor de periode 8 juli t/m 14 oktober alle waargenomen grensincidenten op een kaart intekenen (fig. 9.3.), vallen de geringe verschillen in plaats tussen deze incidenten op.

Als we nu een lijn door deze grensincident-plaatsen trekken, dan omcirkelen we het gebied waar 20 Y te allen tijde "alleenheerseres" was. Om tot een volledige omcirkeling van het gebied te komen, is het nodig een ander criterium dan grensincident te kiezen, voor de plaatsen waar het territorium niet grenst aan andere territoria. Het meest voor de hand liggende is dan de plaats tot waar indringers worden weggejaagd.

Passen we echter het wegjaagcriterium overal toe, dan zouden we vermoedelijk een in tijd en ruimte veel variabeler territorium construeren. Dit is te zien in fig. 9.4. waar voor de periode dat de esterline gebruikt werd alle verjagingen ingetekend zijn. We zien dat 20 Y regelmatig wulpen verjaagt buiten haar "grensincidenten-territorium". In die tijd hadden we ook de indruk, dat haar "territorium" naar het noorden verschoven was. We voelen ons op het ogenblik niet goed in staat om een voorkeur voor het ene of het andere criterium uit te spreken en zullen daarom beide in combinatie gebruiken, waardoor we niet meer dan vage grenzen kunnen geven.

De in figuur 9.3 gesuggereerde scherpheid lijkt ons dan ook niet reëel. Desondanks kunnen we wel zeggen dat als we de vakken I 1, I 2, I 3, J 1, J 2, J 3, K 1 en K 2 samenvoegen, dit een vrij redelijke benadering van het territorium in die periode is.



**Fig. 9.3.1**

Territoriumkaart v.h. NO-kwadrant gebaseerd op de waarnemingen tussen 8 juli en 14 okt. 1978. Getrokken lijnen geven de grenzen aan die gebaseerd zijn op grensincidenten (die weergegeven zijn met de gekruiste degens en indien over enige afstand verbonden met een stippellijn). Onderbroken lijnen zijn gebaseerd op verjagingen.



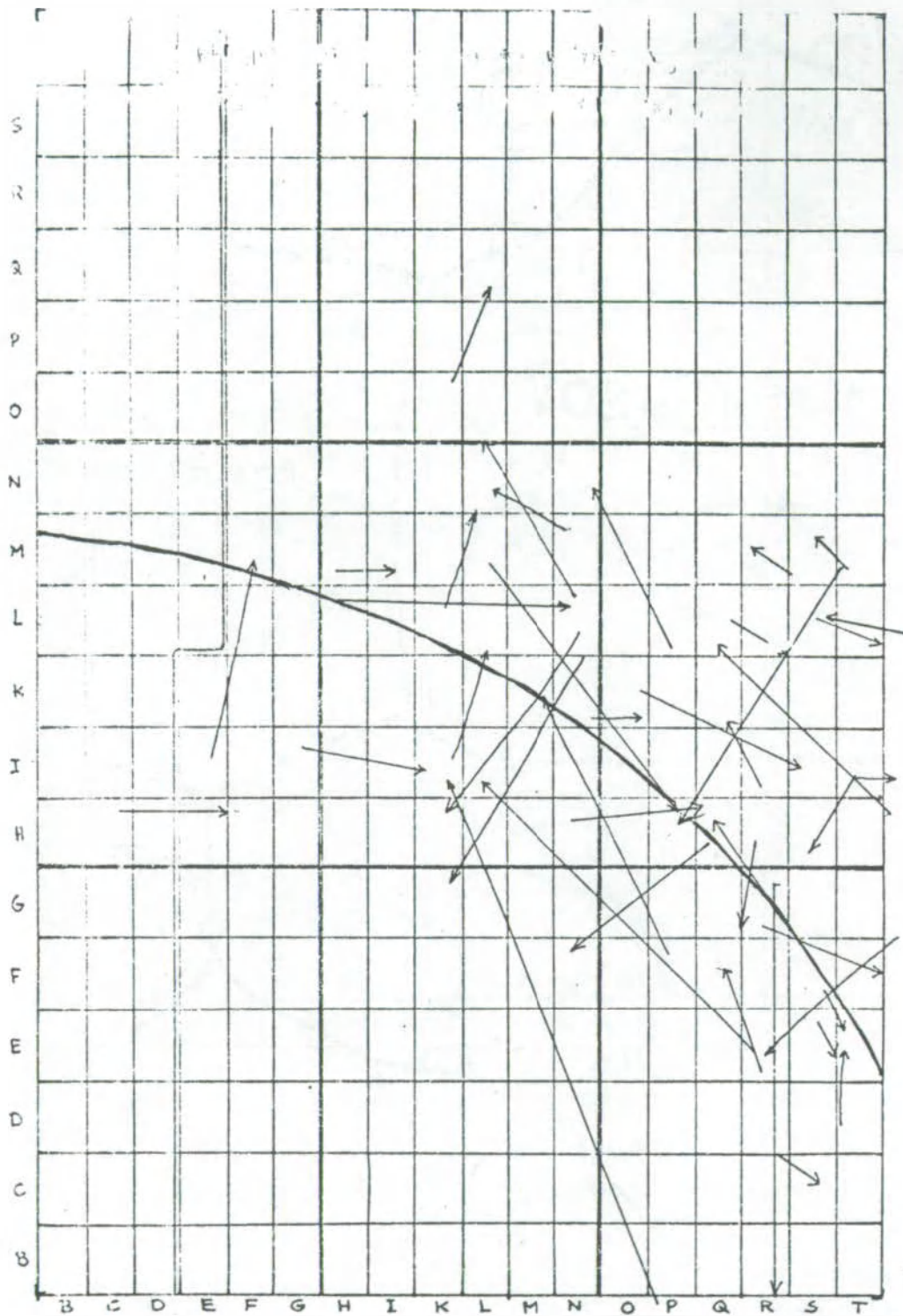


Fig. 9.4.:

Verjagingen door 20Y in het 'esterline-gebied' in de periode 13 sept. t/m 14 okt. Met een pijl is de plaats waar 20Y begon met rennen verbonden met de plaats waar zij eindigde. De getrokken lijn is de grens van haar territorium, gebaseerd op de grensincidenten in deze periode.



Deze samenvoeging was noodzakelijk om berekeningen uit te kunnen splitsen naar binnen en buiten het territorium.

#### 9.3.4. Territoriale systeem op populatieniveau

Onder de geringdewulpen waren zowel ♂♂ als ♀♀, die territoria verdedigden. Dit stemde overeen met onze indruk van de ongeringde wulpen.

Niet alle wulpen waren territoriaal en ook hier betrof het zowel ♂♂ als ♀♀. Het is moeilijk om vast te stellen, dat een bepaald individu geen territorium verdedigt, omdat een territoriumeigenaar ook wel buiten zijn territorium foerageert.

Het duidelijkste voorbeeld van een niet-territoriale wulp was "flipje", een gekleurringd ♂, dat we dagenlang, vaak gedurende het gehele getij, even buiten ons proefgebied in landaanwinningsvak 5A zagen foerageren. Geen enkele maal (ook niet toen hij een heel getij gevolgd werd) namen we andere vormen van agonistisch gedrag waar dan vluchten. Naar onze indruk was het grootste deel van de wulpen, die in en buiten de vanuit de wadhut zichtbare landaanwinningsvakken foerageerden, niet territoriaal. Vanwege het verschil in moeilijkheidsgraad bij het vaststellen of een wulp al of niet territoriaal is, kunnen we dit idee niet toetsen aan waarnemingen over de geringdewulpen.

Opvallend is dat ook niet-territoriale vogels zeer plaatsgebonden kunnen zijn, zelfs van het ene op het andere jaar. Zie fig. 9.5. Dat op iets grovere schaal wulpen zeer plaatstrouw zijn, is reeds aangetoond door Bainbridge en Minton (1978). Zij vonden, dat in het overwinteringsgebied geringde wulpen zelden uit een ander estuarium teruggemeld werden, dan waar ze geringd waren, als het om terugmeldingen in de winter ging. Figuur 9.5. wekt echter de indruk dat ook op nog kleinere schaal een grote plaatstrouw aan het voedselgebied optreedt, met duidelijke verschillen tussen individuen.

Binnen de slikkige landaanwinningswerken werden her en der grensincidenten gezien, maar vaker nog werd jodelen gehoord. Desondanks was zeker niet al het wad bezet met territoria, zoals ook blijkt uit de territoriumkaart van het NO-kwadrant (fig. 9.3.).

Op het zandige Arenicola-wad ten noorden van de landaanwinningswerken werd geen territoriaal gedrag waargenomen. Ook in Ferwerd werden door Leo Zwarts alleen binnen de landaanwinningswerken territoria geconstateerd.

Het is niet onmogelijk dat in de herfst ook in de weilanden territoria verdedigd werden, aangezien regelmatig gejodel gehoord werd en soms een jaagpartij gezien werd.

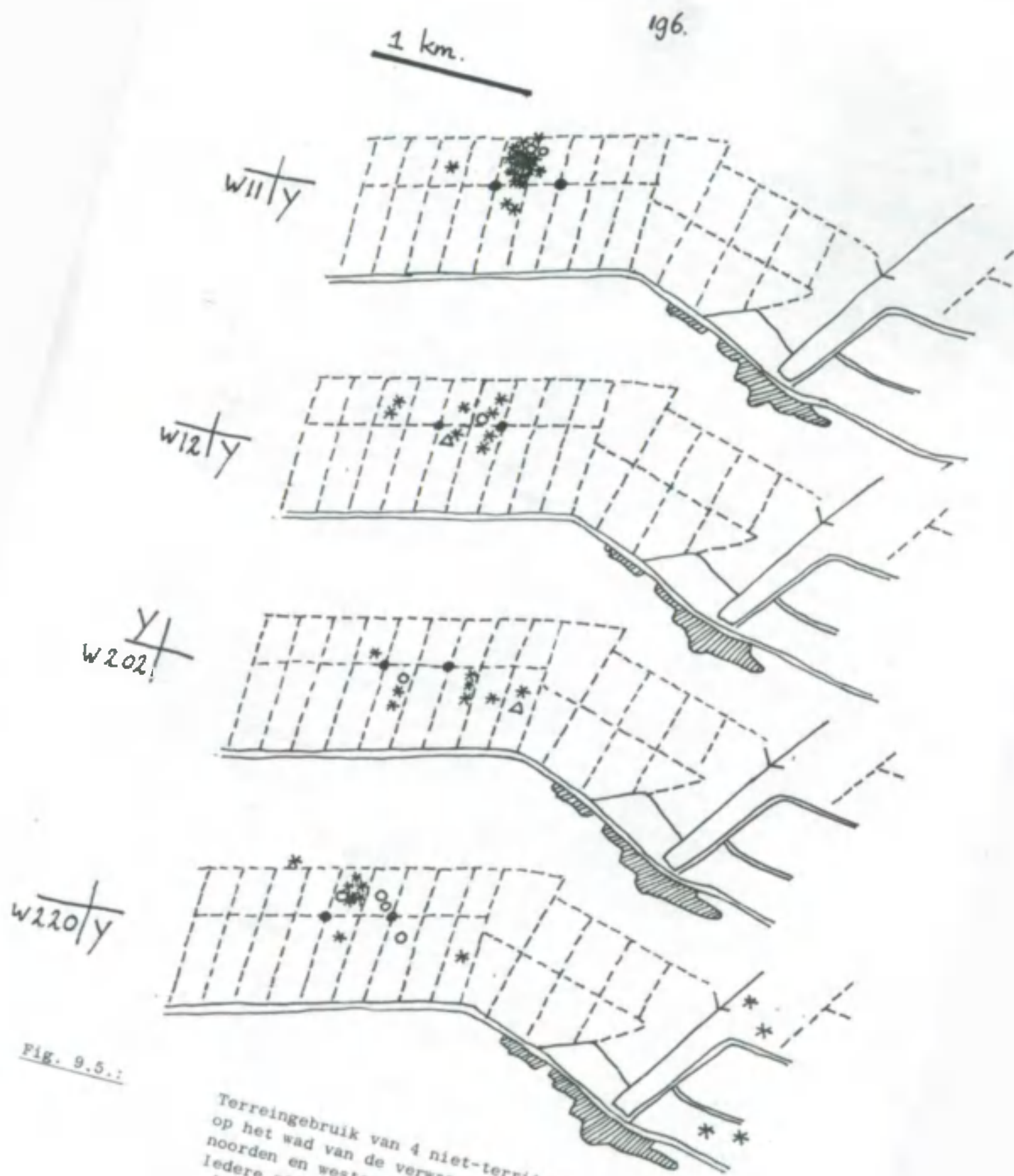


Fig. 9.5.:

Terreingebruik van 4 niet-territoriale individuen op het wad van de verwaarloosde landaanwinning ten noorden en westen van Paesens-Moddergat (gearceerd).  
 Δ = januari 1978, \* = zomer en najaar 1978,  
 O = zomer 1979 (eerste waarnemingen).

#### 9.4. Kan het territoriale systeem het dichtheidsafhankelijke foerageersucces van de gemiddelde wulp verklaren?

##### 9.4.1. Gevolgde uitwerkmingsmethode

Om na te gaan of het territoriale systeem het dichtheidsafhankelijke foerageersucces kan verklaren, staan ons alleen de gegevens van 20 Y ter beschikking. Het ligt voor de hand om dan na te gaan of de eet-snelheid van 20 Y daalt, bij een toename van de wulpdichtheid. Indien dit het geval mocht blijken te zijn, staan de gegevens ons meteen toe om na te gaan in hoeverre het effect veroorzaakt wordt door een toename van de tijd besteed aan agressie.

We kunnen overigens opmerken dat we, op grond van de eigenschappen van het territoriale systeem zoals we die nu kennen, a priori een dichtheidsafhankelijk foerageersucces verwachten. Het blijkt dat de territoria een aantal vakken van 0.1 ha beslaan. Dit betekent dat als we 2 of meer wulpen binnen een vak van 0.1 ha waarnemen er een grote kans is, dat we te doen hebben met een grensincident, of een territoriumeigenaar, die één of meer indringers voor zich uitjaagt.

Om de gegevens zo vergelijkbaar mogelijk te maken met de gegevens, zoals die in Ferwerd in 1977 werden verzameld, werden de volgende beslissingen genomen:

- Voor de analyse werden alleen vakbezoeken gebruikt die langer dan 1 minuut waren. Deze beslissing werd genomen, omdat de zeer korte vakbezoeken (als een wulp b.v. door een hoek van het vak loopt) in de Ferwerdgegevens voor een enorme variantie bleken te zorgen. De rationale achter het even zwaar laten tellen van de overgebleven vakbezoeken is dat, hoewel de schatting van de foerageersnelheid verbetert met een toenemende tijdsduur, de representativiteit van de eenmalige dichtheidsmaat afneemt met een toenemende tijdsduur.
- Alleen de vakbezoeken, waarbij 20 Y actief was zijn verwerkt. In Ferwerd werden alleen actieve wulpen geprotocolleerd.
- I.t.t. de Ferwerdgegevens is geen uitsplitsing gemaakt naar gegeten prooi-soort. Dit leek voor 20 Y niet goed mogelijk, omdat ze bijna alle tijen zowel krabben als strandgapers heeft gegeten. Verder is het moeilijk om te hepalen naar welke prooi-soort is gezocht, als er tijdens een vakbezoek niets gegeten is (zie hfst. 6).

Om de rol van agressie in relatie met het territorium voor een eventueel effect te onderzoeken, werden tevens de volgende beslissingen genomen.

- Alleen de gegevens verzameld tussen 28 juli en 15 oktober zijn gebruikt. Voor 28 juli is geen agressietijd gemeten. Na 15 oktober had 20 Y een nieuw territorium en daar zijn in vergelijking tot de periode ervoor, weinig gegevens over verzameld.
- De waarnemingen zijn uitgesplitst naar al of niet binnen territorium. Onder het territorium in de periode 28 juli t/m 14 oktober zullen we de vakken I 1, I 2, I 3, J 1, J 2, J 3, K 1 en K 2 verstaan. Dit op grond van de territoriumkaart (fig. 9.3.). Zie ook paragraaf 9.3.3.
- Naast milligram AFDW (ash free dry weight) per seconde bezoektijd (alle tijd, minus langdurige poets- en pitpauzes) is ook mg AFDW per seconde agressieloze bezoektijd (bezoektijd minus



tijd besteed aan agressie) gebruikt als maat voor de opnamesnelheid.

- Er is niet gecorrigeerd voor de eventuele invloeden van waterstand, bodemtemperatuur en windsnelheid. Hierover was op het moment van analyse niets bekend. Wel zijn twee "extreme" dagen buiten de analyse gehouden. De rechtvaardiging voor een dergelijke dubieuze stap, wordt hieronder gegeven.

#### 9.4.2. Gebeurtenissen op de stormdagen 27 augustus en 11 september

De enige dagen waarop er waarnemingen zijn waarbij 20 Y met meer dan 6 andere wulpen in hetzelfde vak van 0.1 -ha foerageerde, waren 27 augustus en 11 september.

Dit waren ook de dagen met de grootste windsnelheden (resp. gemiddeld 12 en 14 m/sec.). Door deze stormachtige noordwesten wind viel veel wad buiten de landaanwinning niet droog, waardoor de wulpendichtheden in ons proefgebied zeer hoog waren. Dit is te zien in fig. 9.6.

Als we nu de "Ferwerdgrafiek" voor 20 Y maken (fig. 9.7.a) dan moeten we beseffen, dat alle dichtheden boven 7 wulpen per 0.1-ha afkomstig zijn van deze twee stormdagen. Opvallend is, dat de foerageersnelheid van 20 Y veel hoger ligt, dan de "gemiddelde" wulp in Ferwerd.

Er is geen sprake van een duidelijk dichtheidsafhankelijk effect. Dit komt met name door 27 augustus. Op deze dag foerageerde 20 Y veel buiten haar territorium en besteedde erg veel tijd aan agressie. Achteraf ben ik van mening dat veel van deze agressie geen weggagen, maar beroven betrof. Het vaststellen van beroven bij strandgapereters vereist namelijk, dat je erop verdacht bent.

Ervaringen in 1979 hebben ons geleerd, dat je berovingen tussen strandgaperetende wulpen alleen kunt volgen, met een kijker: de beroofde wulp verlaat zijn gapergat meestal, voordat dit in hetzelfde telescoopbeeld verschijnt met de berover. Het aantal van 4 succesvolle berovingen door 20 Y, lijkt mij dan ook te klein voor deze dag.

Berovingen zouden kunnen verklaren, waarom de foerageersnelheid van 20 Y op 27 augustus, ondanks de ongunstige weersomstandigheden (zie hfst. 5 en 7) niet lager was dan anders (zie fig. 9.7.b). Deze ongunstige weersomstandigheden deden zich wel voelen op 11 september toen de wind nog harder woei en 20 Y in het slenkje door haar territorium, naar krabben viste (zie hfst. 5 en 7). Hoewel ze een aantal korte agressies had, was van een systematisch weggagen van de indringers geen sprake en deze korte agressies zouden ook wel pogingen tot beroven geweest kunnen zijn.

Deze moeilijkheden met de interpretatie van het gedrag, hoewel op zich interessant, gekoppeld aan de uitzonderlijke weersomstandigheden, maken dat de verdere analyse m.i. beter zonder deze dagen kan geschieden.



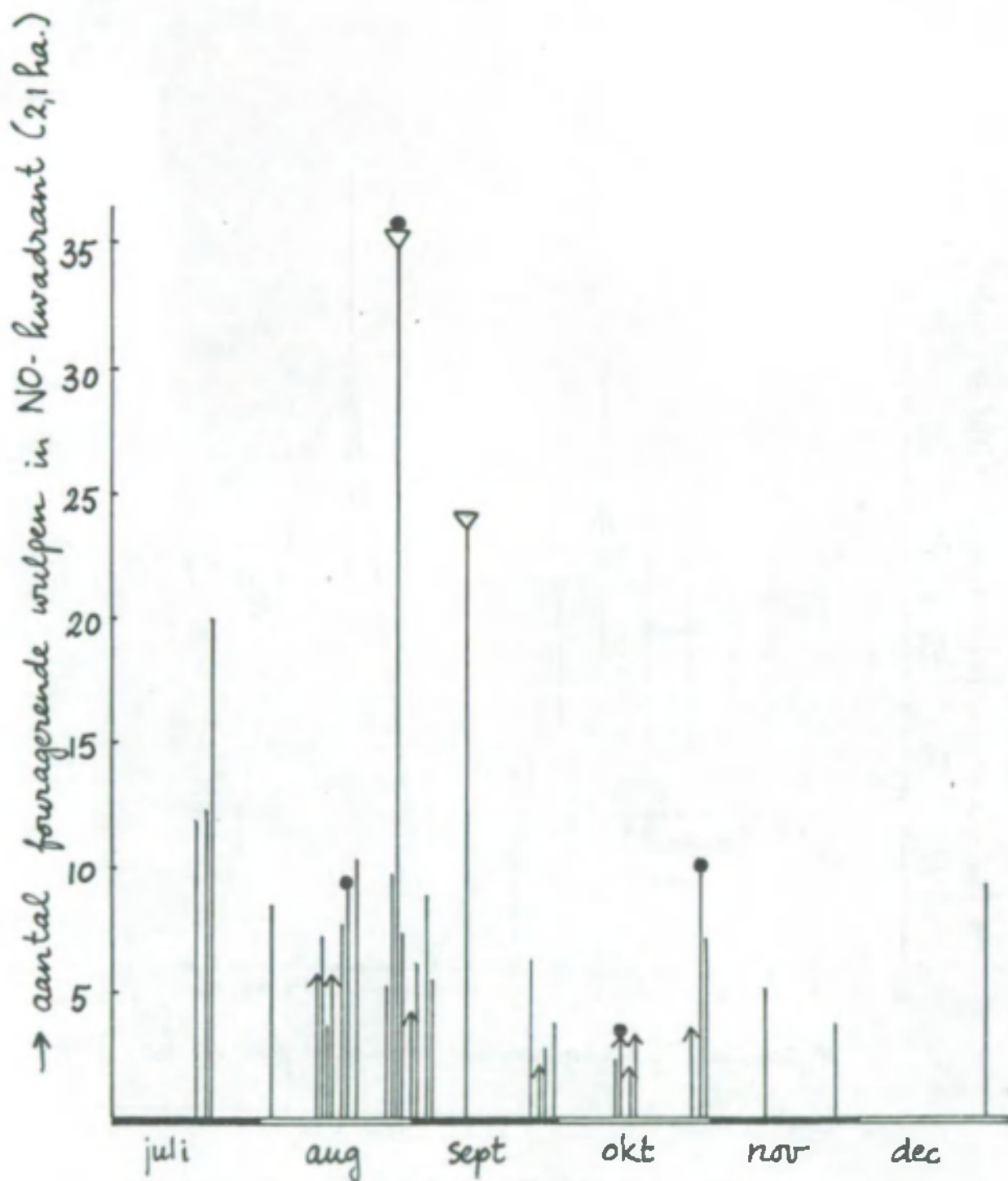


Fig. 9.6.:

Het gemiddelde aantal fouragerende wulpen tijdens de laagwaterperiode (waterstand lager dan - 28 cm NAP) in de NO-kwadrant, berekend over alle tellingen, uitgezonderd verstoorde tellingen. Bijzondere gebeurtenissen zijn als volgt aangegeven:

● = omliggend moedwillig verstoord, ↑ = laatste tellingen in het tij ontbreken, ▽ = zware noordwesterstorm.

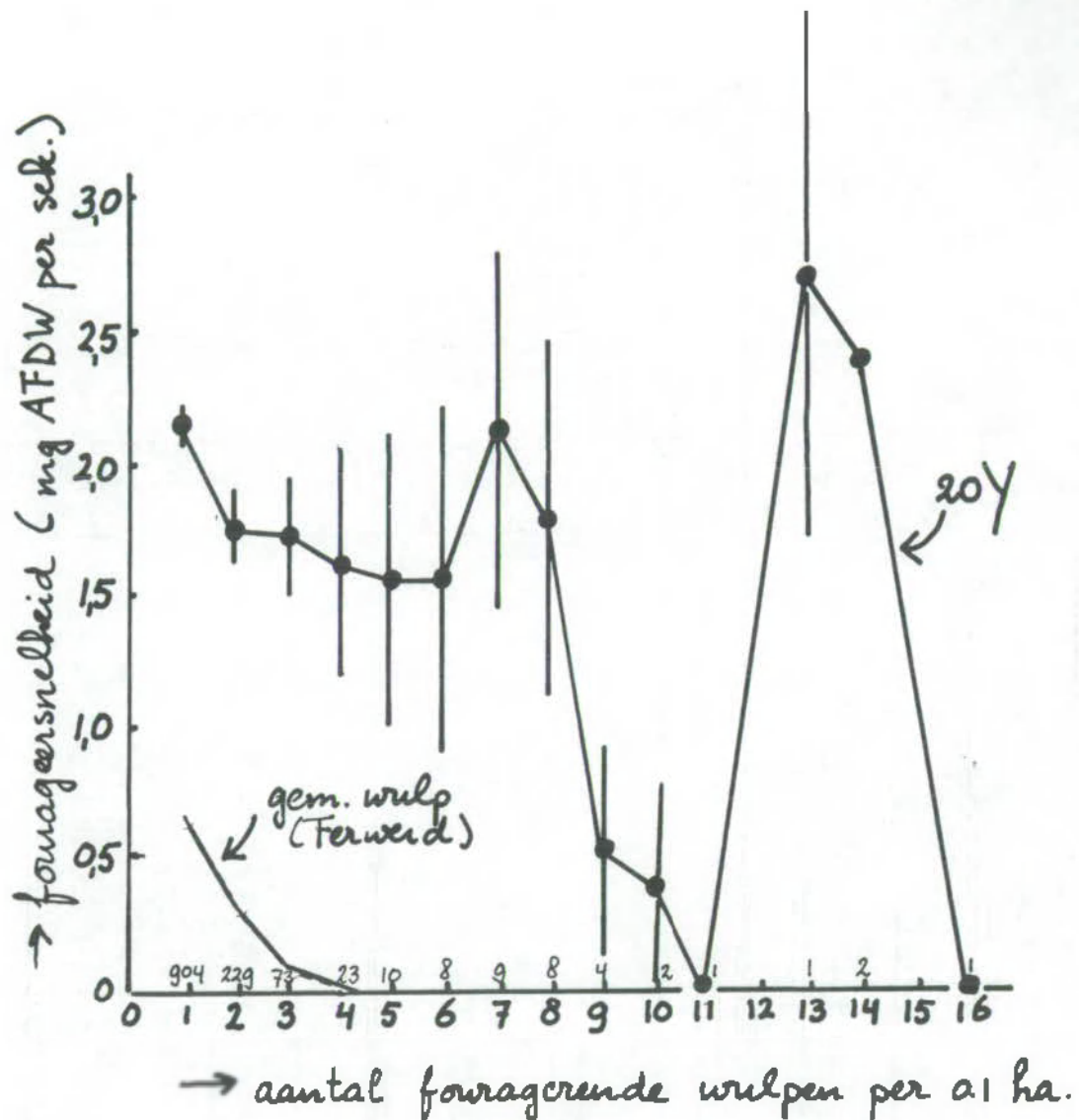


Fig. 9.7.a.:

Fourageersnelheid van 20Y als functie van de wulpen-dichtheid voor alle waarnemingen. Per dichtheid is de gemiddelde fourageersnelheid weergegeven, inclusief standaardfout. Boven de x-as staat het aantal waarnemingen, waarop het gemiddelde berust. De getrokken lijn is dezelfde grafiek voor de gemiddelde wulp in Ferwerd (gegevens Leo Zwartz, 1977). Zie verder in de tekst.

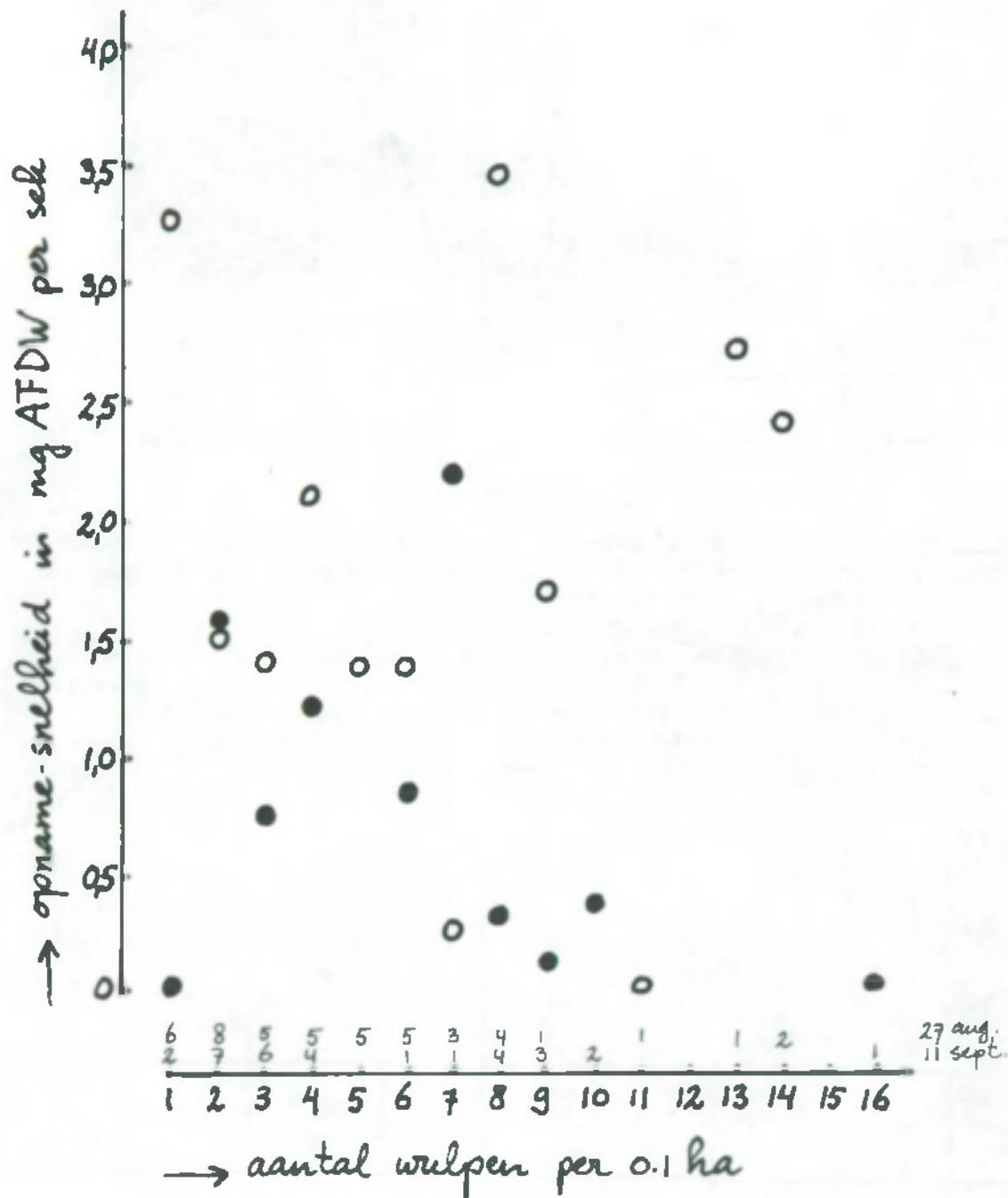


Fig. 9.7.b.:

Fourageersnelheid van 20Y als functie van de wulpendichtheid voor 20Y op 11 sept. (●) en 27 aug. (○). Alleen de gemiddelden zijn gegeven. Boven de x-as staat het aantal waarnemingen, waarop het gemiddelde berust, voor de beide waarnemingsdagen.

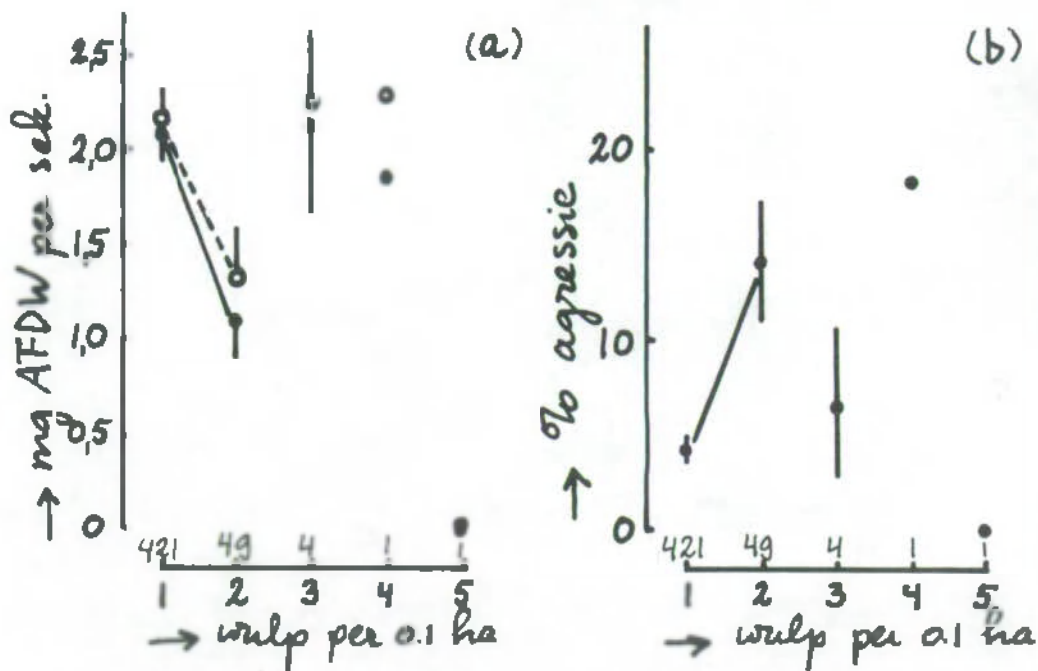


Fig. 9.8.a. en b.:

20Y in territorium. In a opnamesnelheid als functie van de wulpendichtheid. Gemiddelden met standaardfouten berekend over bezoektijd (●) en agressie-loze bezoektijd (○).

Boven de x-as het aantal waarnemingen.

In b % tijd (v.d. bezoektijd) besteed aan agressie voor verschillende wulpendichtheden. Gemiddelden met standaardfout. Boven de x-as het aantal waarnemingen. Zie verder in de tekst.

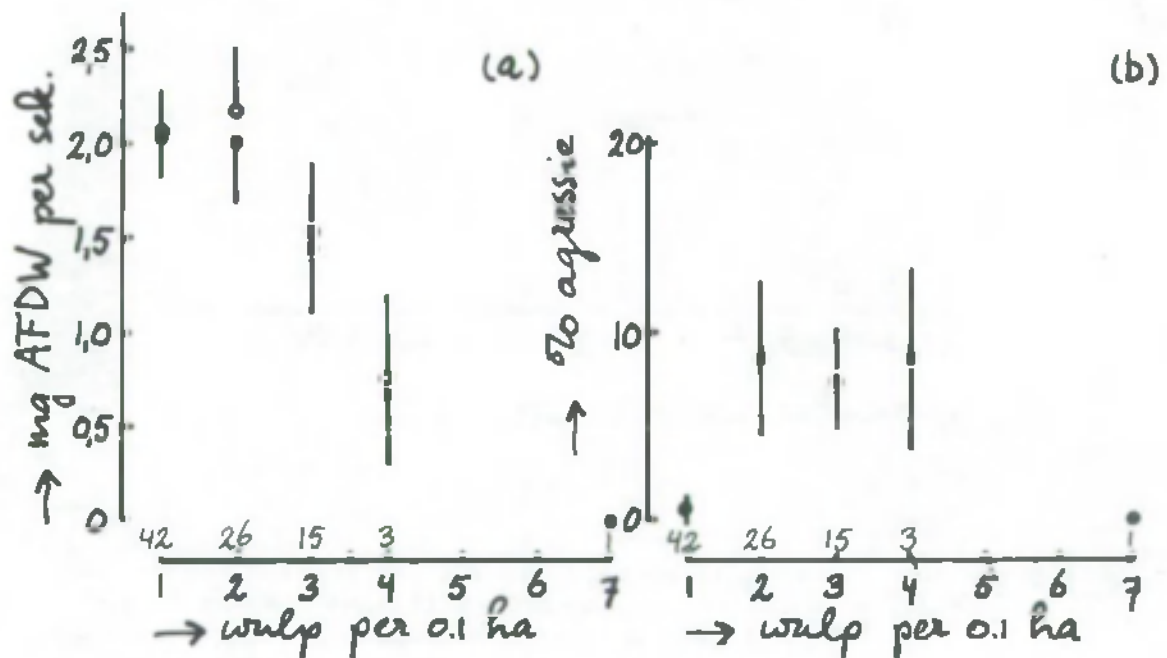


Fig. 9.9.a. en b.:

Idem fig. 9.8.a. en b., maar dan voor 20Y buiten haar territorium.



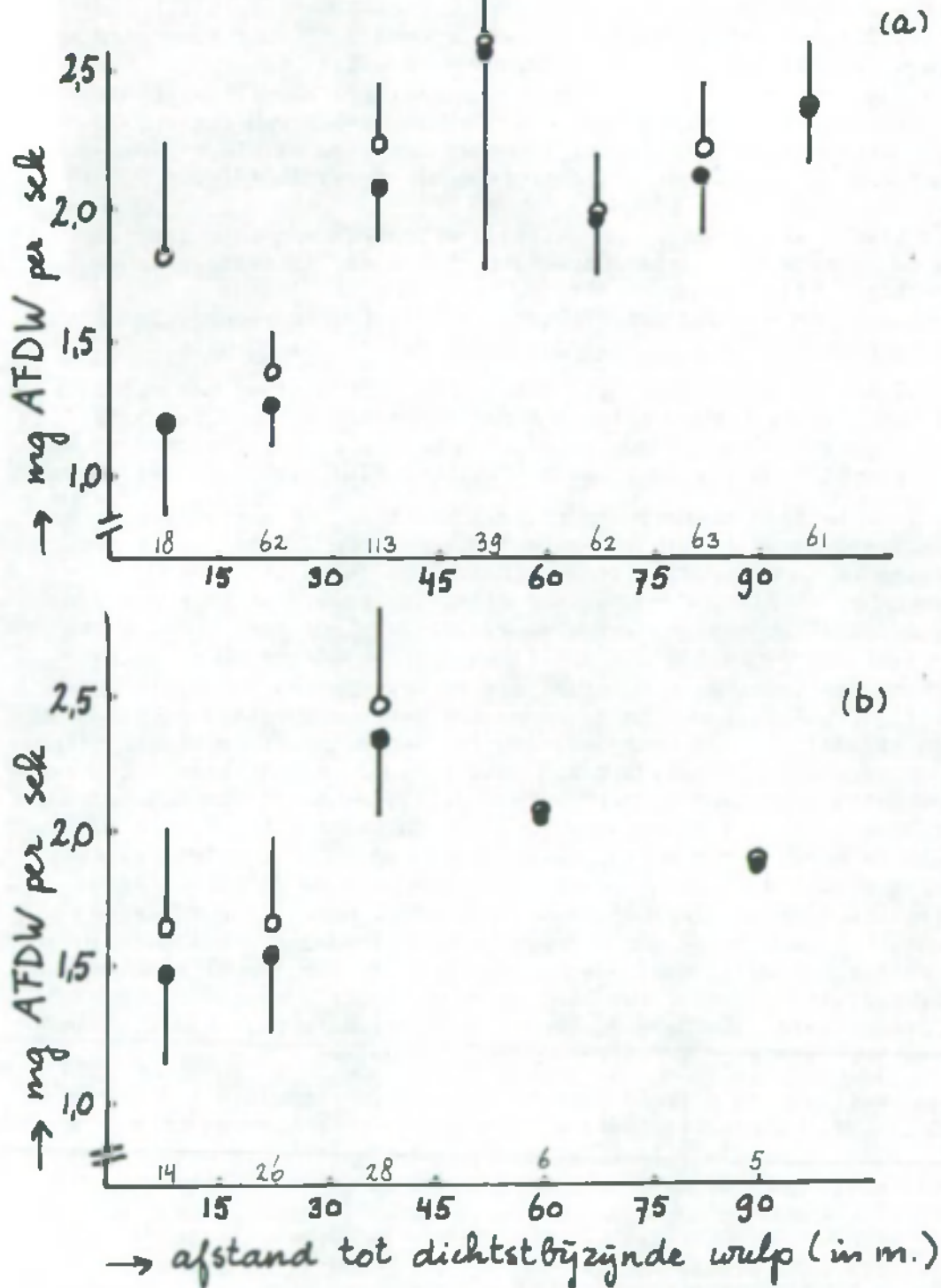


Fig. 9.10.a. en b.: Opnamesnelheid 20Y als functie van de afstand tot de dichtstbijzijnde wulp. Gemiddelden over afstandsklassen (met een 'breedte' van 15 m) met standaardfouten, berekend van bezoektijden (●) en agressie-loze bezoektijden (○). Boven de x-as het aantal waarnemingen. In a is 20Y in territorium. In b is 20Y in het vrije gebied.

#### 9.4.3. Gevolgen van een toename van de wulpendichtheid op de foerageersnelheid van 20 Y

Wanneer we aantal foeragerende wulpen per vak van 0.1 -ha als maat nemen voor de dichtheid, blijkt meteen een meettechnisch nare eigenschap van deze variabele:

Er zijn veel waarnemingen van 1 foeragerende wulp (c.q. 20 Y), een redelijk aantal waarnemingen van 2 wulpen (20 Y met een "indringer") en waarnemingen van 3 of meer wulpen komen praktisch niet voor. Bij het interpreteren van de figuren 9.8. en 9.9. moeten we dus vooral op het verschil tussen 1 en 2 wulpen letten.

Dan blijkt, dat de opname per sec. bezoektijd zowel binnen als buiten haar territorium daalt bij aanwezigheid van een andere wulp in het vak. Deze daling kan maar ten dele verklaard worden door een toename van de tijd besteed aan agressie (fig. 9.8.b en fig. 9.9.b).

Dit blijkt als we deze agressietijd aftrekken van de bezoektijd en de foerageersnelheid uitrekenen over deze "agressieloze bezoektijd" (fig. 9.8.a en fig. 9.9.a).

Gebruiken we afstand tot dichtstbijzijnde foeragerende wulp als dichtheidsmaat (fig. 9.10.), dan verandert dit beeld niet.

Opvallend is echter het hoge percentage tijd besteed aan agressie in het vrije gebied, vergeleken met het territorium (fig. 9.11). Dit is waarschijnlijk een gevolg van het feit, dat een randje van het territorium van 20 Y in het "vrije gebied" lag (zie fig. 9.3.).

Zo is alle tijd besteed aan grensincidenten, het gevolg van twee grensincidenten in het uiterste NW-hoekje van J 4 op 14 oktober. Tevens is te zien, dat grensincidenten optreden als de twee wulpen op korte afstand van elkaar zijn. Wegjagen komt over een veel breder traject van afstanden voor. Jodelen "pur sang" geschiedt vrijwel onafhankelijk van de afstand tot de andere wulp. Dit betekent dat jodelen, uitgedrukt als percentage van de totale agressietijd, toeneemt met de afstand. Een extra aanwijzing dat jodelen een signaal voor de lange afstand is. Verder leert de uitsplitsing naar agressietype ons, dat een interpretatie van de correlatie tussen korte afstanden en veel agressie, als zouden korte afstanden de kans op agressie verhogen, waarschijnlijk foutief is. De correlatie wordt voornamelijk veroorzaakt doordat de wulpen tijdens een grensincident dicht bij elkaar lopen. In de gevallen dat we grensincidenten zagen ontstaan, deden zich meestal de volgende gebeurtenissen voor: een territoriumbaas foerageert buiten zijn territorium, wordt weggejaagd, vlucht en "lijkt dan plotseling het besluit te nemen: tot hier en niet verder", waarna een grensincident ontstaat. De wegjagende territoriumeigenaar kan uit iedere hoek van zijn territorium komen aanzetten.

Samenvattend kan gesteld worden, dat het territoriale gedrag van 20 Y verantwoordelijk lijkt voor een afname in haar opnamesnelheid bij een toenemende wulpendichtheid, onder niet al te extreme weersomstandigheden. De tijd besteed aan agressie blijkt echter niet volledig verantwoordelijk voor de daling. Dit zou het gevolg kunnen zijn van het in hfst. 7.10. beschreven fenomeen, dat de zoektijd tussen 2 prooien indien een agressie had plaatsgevonden, méér toenam dan je op grond van de tijd besteed aan agressie zou verwachten. De gegevens waarop deze conclusie gebaseerd is, vormen een kleine steekproef uit het totale bestand van 20 Y. Het blijft dus zinnig om te onderzoeken of deze trend ook voor de overige gegevens opgaat. Dat is gebeurd in fig. 9.11. Binnen het territorium wordt ons vermoeden bevestigd; de gegevens over buiten het territorium zijn minder overtuigend, maar ook minder in getal.

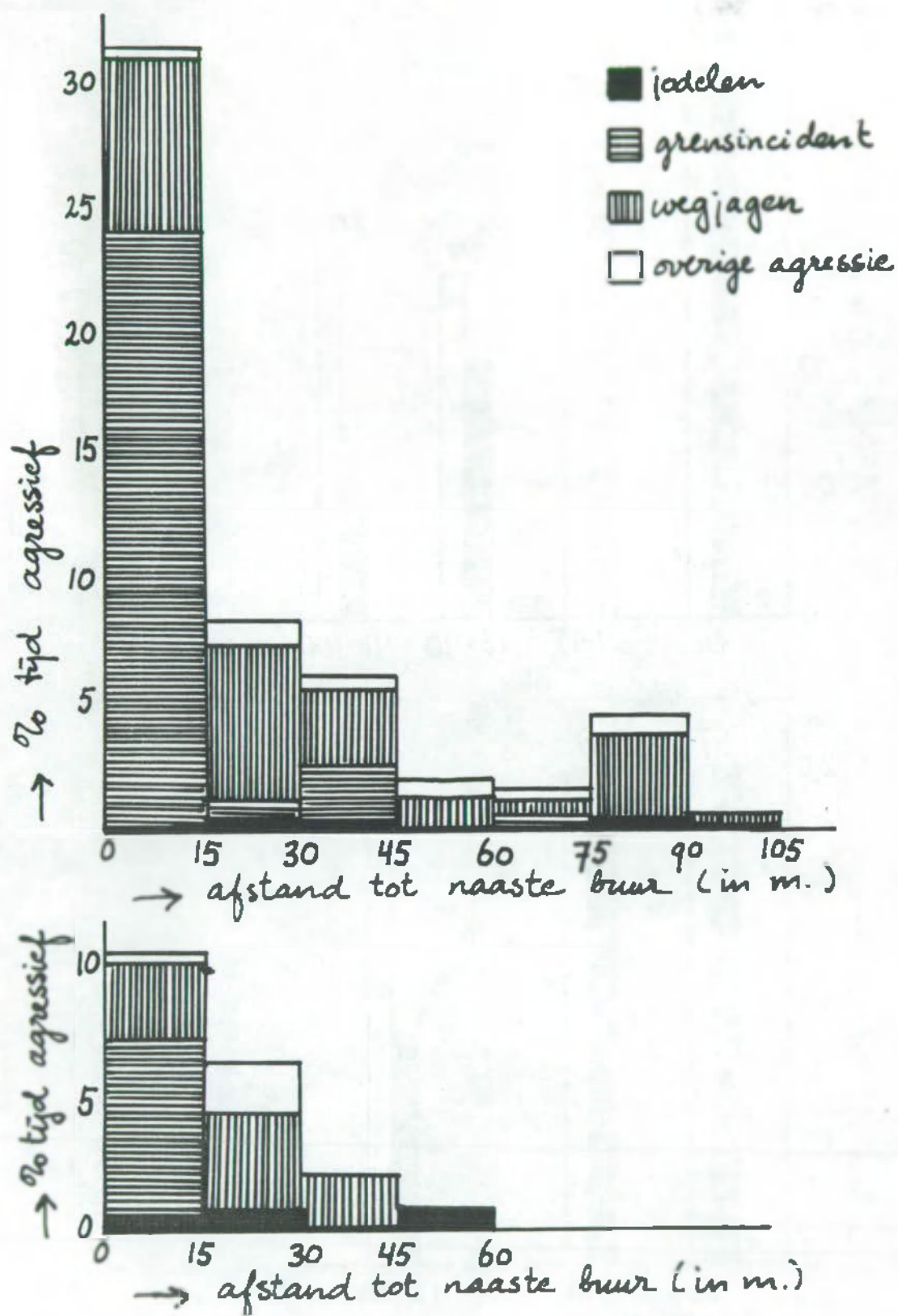


Fig. 9.11.a. en b.: Percentage tijd besteed aan agressie (berekend over bezoektijd), uitgesplitst voor verschillende agressie-soorten (zie legenda bij a), als functie van afstand tot dichtstbijzijnde wulp. In a is 20Y in haar territorium. In b is 20Y in het vrije gebied.

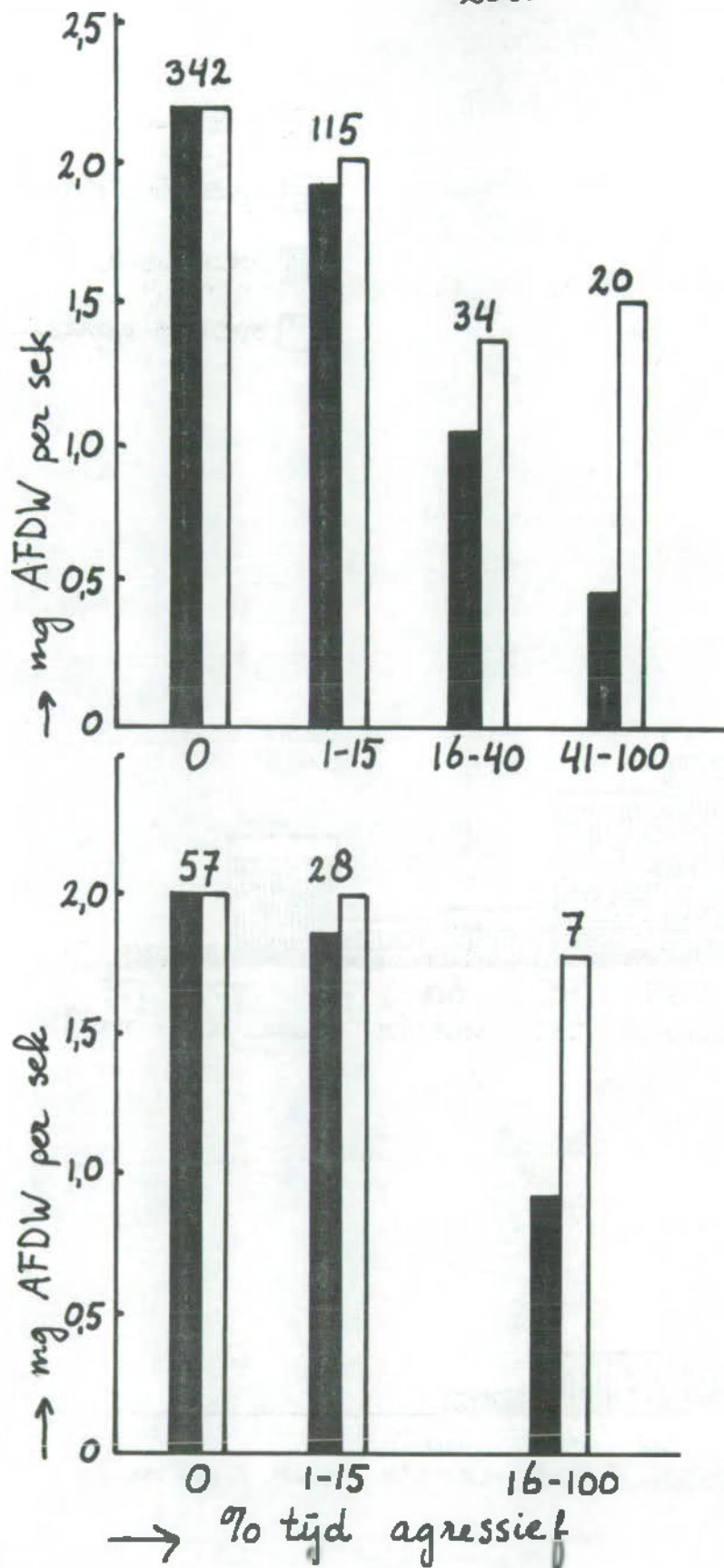


Fig. 9.12.a. en b.: Opnamesnelheid als functie van verschillende klassen van % tijd besteed aan agressie. Gemiddelden , berekend over bezoektijd (■) en agressieloze bezoektijd (□). De getallen zijn het aantal waarnemingen. In a is 20Y in haar territorium. In b is 20Y in het vrije gebied.



## 9.5. Waarom een territorium?

### 9.5.1. Inleiding

We begrijpen territoriaal gedrag op het moment, dat we in staat zijn met goed gevolg de volgende voorspellingen te doen:

1. Waar en wanneer wulpen territoria zullen gaan verdedigen.
2. Hoe intensief een territorium onder gegeven omstandigheden verdedigd zal worden (intensiteit bijvoorbeeld te meten als percentage tijd besteed aan agressie en/of geëffectueerde exclusiviteit van het territorium).
3. Hoe "groot" het territorium zal zijn (grootte gemeten in termen van oppervlakte en/of voedselaanbod)

Wanneer we aan de immense berg literatuur over dit onderwerp snuffelen valt op, hoe gering het aantal studies is, waarin men geprobeerd heeft met empirische gegevens de veelheid aan ideeën te ondersteunen. Vroeger werd gezocht naar de functie van het territorium en dus eigenlijk naar een specifieke selectiedruk, die territoriaal gedrag zou kunnen verklaren. Tegenwoordig wordt meer gezocht in de richting van een optelsom van selectiedrukken: de baten van territoriaal gedrag moeten opwegen tegen de kosten (Brown, 1964). Kosten en baten worden over het algemeen gemeten in energie per tijd (zie ook hoofdstuk 4). Zo geformuleerd is het duidelijk, dat het om de relatieve "fitness" van een individu gaat (Verner, 1977). Het kan best zijn, dat een wulp door territoriaal te zijn, zijn overlevingskansen verkleint. Als hij daarmee de overlevingskansen van niet-territoriale wulpen sterker verkleint dan zijn eigen overlevingskansen, dan is het gedrag toch adaptief. Het is daarom merkwaardig, dat Carpenter en Mac-Millen (1976) en Gill en Wolf (1975) hun modellen formuleren in termen van absolute fitness (het netto-verschil in energie-opbrengst per tijdseenheid voor één individu, als hij al of niet territoriaal zou zijn). Dit tast echter hun goed gedocumenteerde conclusie over een voordeel van territoriaal gedrag bij nektareters niet aan. Zij vonden dat binnen territoria het voedselaanbod hoger was dan daarbuiten, waardoor territoriumbazen een hoger foerageersnelheid hadden dan indringers. We komen nog terug op het probleem van relatieve en absolute fitness.

In dit verband moeten we overigens nog de mogelijkheid noemen dat territoria beperkt zijn tot plaatsen met duidelijke markeringen (Goss-Custard, 1970 in Crook). Het is natuurlijk mogelijk, dat territoria tot de landaanwinningswerken beperkt zijn vanwege de markante palenrijen. Hiertegen pleit de waarneming aan wulpen dat: "pairs of birds would apparently contest areas as well as feeding sites and food items but, unlike Redshank, these occurred on open mud flats and not necessarily near linear topographic features" (Goss-Custard in Crook, 1970). Verder is het zo, dat ook al zouden markeringen beperkend zijn, we binnen de landaanwinningswerken nog moeten verklaren waarom niet alle wulpen territoriaal zijn en niet overal territoria gevestigd worden.

We zullen ons voor de wulp verder niet met deze mogelijkheid bezighouden en op zoek gaan naar de eventuele kosten en baten van territoriaal gedrag t.o.v. niet-territoriaal gedrag.

### 9.5.2. Kosten en baten van territoriaal gedrag

Algemeen wordt tijd en energie, besteed aan het territorium verdedigen, als een kostenpost opgevoerd. Op grond van het feit, dat we geïnteresseerd zijn in relatieve fitness, geloven wij dat het van theoretisch belang is de verschillende vormen van agressie gescheiden te behandelen. Tijd en energie besteed aan grensincidenten kunnen zonder meer als kosten opgevoerd worden, aangezien het gekraakel tussen de baasjes onderling betreft. Met weggjagen is dat moeilijker. Weggjagen is pas noodzakelijk als een indringer zich in een territorium waagt en leidt tot vluchten van de indringer. Wanneer nu per jaagpartij de tijd en energie besteed aan weggjagen voor de verjager gelijk is aan de tijd en energie besteed aan vluchten voor de vluchter, dan kunnen we weggjagen pas op de kostenpost schrijven als er meer indringers zijn, dan territoriumeigenaren. Per jaagpartij zal dan de gemiddelde territoriumeigenaar meer tijd verliezen, dan de gemiddelde indringer. Naar onze indruk overheersten inderdaad de niet-territoriale wulpen (zie hoofdstuk 9.3.4.). Daar komt bij dat het waarschijnlijk is, dat per jaagpartij de tijd door de verjager besteed aan verjagen hoger ligt dan de tijd besteed aan vluchten door de vluchter (N.B. het gaat hier niet om de gemiddelde jager of vluchter). Vaak begon de vluchter pas met vluchten, als de jager al een tijd aan het rennen was.

Welke baten wegen nu tegen deze kosten op?

Dat er baten zijn, is een nog onbewezen vooronderstelling. Daarover later meer. Het zou ons echter vanwege de gecompliceerdheid van het gedrag zeer verbazen, als territoriaal-zijn een onvoordelige strategie is. Verder kunnen we opmerken, dat het ontbreken van gegevens over niet-territoriale vogels en gebieden een groot gemis is.

De eventuele baten zouden zich op korte (binnen een tij) of lange termijn kunnen manifesteren.

Uitgewerkt tot hypothesen krijgen we dan:

1. Het aantal voor de wulpen vindbare prooidieren wordt binnen een tij in sterke mate negatief beïnvloed door foeragerende wulpen. Dit kan door uitputting van een kleine vindbare fractie, of door onbereikbaar worden van een (niet noodzakelijkerwijs kleine) vindbare fractie. Exclusief gebruik van het territorium leidt dan tot een aanzienlijke vertraging van deze voor de opnamesnelheid nadelige effecten.
2. Territoriale gebieden bevatten meer voedsel dan niet-territoriale gebieden. De tijd verloren met weggjagen wordt gecompenseerd door een hoge foerageersnelheid, die vanwege een verlaagde predatiedruk in het territorium voor langere tijd gewaarborgd is.

Een noodzakelijke voorwaarde van hypothese 2 is, dat de predatiedruk van de wulp op zijn prooien van een meetbare grootte is en liefst "aanzienlijk". Omdat we hypothese 2 niet als een kwantitatief model hebben geformuleerd, kunnen we voor "aanzienlijk" geen getal invullen. We zullen bij het hieronder volgende onderzoek naar de predatiedruk van 20 Y op haar voedselvoorraad dan ook alleen conclusies kunnen trekken, als we extreme waarden voor deze predatiedruk vinden.

Vooraf in juli, maar ook nog in augustus bestond het voedsel van 20 Y voor een groot deel uit tweedejaars strandkrabben (hoofdstuk 5). In figuur 9.12. valt te lezen, dat de totale predatiedruk van

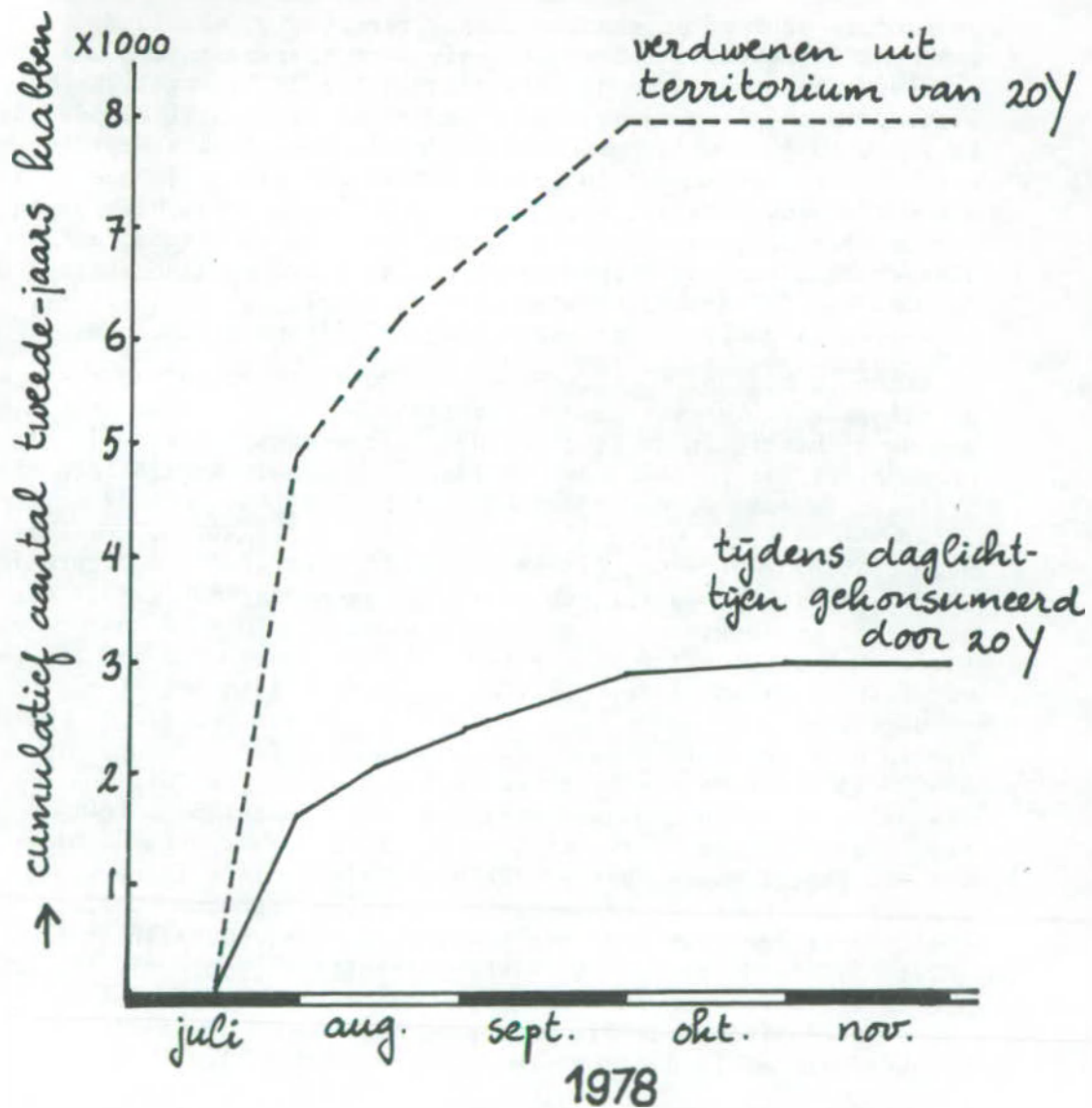


Fig. 9.12.:

Cumulatief aantal tweedejaars-strandkrabben, in het seizoen, door 20Y in territorium gegeten (—) en uit het territorium verdwenen (-----). Zie verder in de tekst.



20 Y op deze krabben gedurende daglichttijden ongeveer 35% heeft bedragen. Deze grafiek is gebaseerd op een aantal aannames. Het aantal krabben dat 20 Y per tijd is berekend door het gemiddelde aantal gegeten krabben per tijd per maand (tabel 5.4.) te vermenigvuldigen met het aantal daglichttijden per maand, dat op 30 of 31 gesteld werd. Het verdwenen aantal krabben is berekend uit de dichtheidsschattingen in hoofdstuk 3.3., en een schatting van 6.000 m<sup>2</sup> als oppervlakte voor het territorium. Hierbij is aangenomen, dat de op het wad levende tweedejaarskrabben sedentair zijn en in de loop van de nazomer de geulen intrekken (Klein-Breteler, 1976a). Voor de figuur is aangenomen, dat begin oktober alle tweedejaarskrabben van het wad verdwenen zijn.

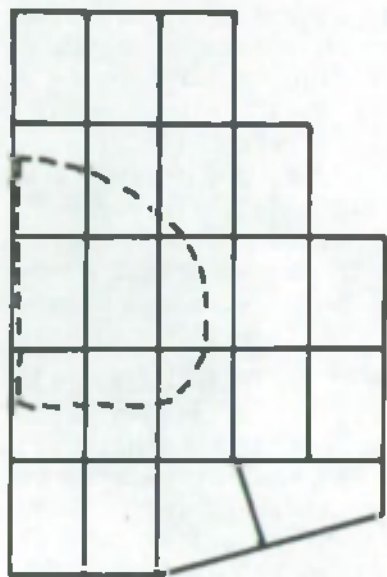
Om een aantal redenen betreft het hier een minimale schatting van de predatiedruk op de krabben in het territorium van 20 Y. Geen rekening is gehouden met de predatie door indringers (en andere vogelsoorten), met name bij afwezigheid van 20 Y. Mogelijke nachtelijke predatie is verwaarloosd. Het aantal daglichttijden per dag is zeker in juli en augustus hoger dan 1. En alle krabben die voor het bijvoerexperiment zijn losgelaten (1.250 exx) zijn meegeteld als verdwenen, terwijl deze "onthemde" dieren, misschien al na de eerste overvloeding verdwenen waren. Bedenken we verder, dat niet alle krabben voor de wulpen oogstbaar zijn vanwege de wegtrek in de loop van de nazomer en mogelijke "natuurlijke" mortaliteit, dan moeten we de geschatte predatiedruk als zéér hoog aanmerken.

De situatie bij het wintervoedsel van 20 Y, de strandgaper, lijkt geheel anders. Volgens de bemonsteringsgegevens in hoofdstuk 3.2., zou de dichtheid in de loop van de waarnemingsperiode zelfs toegenomen zijn. Het is niet bekend of deze conclusie statistisch significant is. Als we de predatiedruk van 20 Y gedurende de daglichttijden op dezelfde wijze als voor de krabben schatten, komt dit neer op 0,85 gapers/m<sup>2</sup>. Dit is 5% van 16 gapers/m<sup>2</sup> (de dichtheid op 31 juli 1978), waarbij we overigens aannemen, dat gapers beneden de 35 mm lengte niet gegeten worden. Als 20 Y nu haar territorium ook in de maanden november t/m maart verdedigd zou hebben, wat in het merendeel der Nederlandse winters goed mogelijk zou zijn geweest, dan zou haar predatiedruk  $\frac{1}{4}$  gaper per m<sup>2</sup> per maand hebben bedragen. Dit onderdeel extra aannames, dat strandgapers haar enige wintervoedsel vormen en haar opname voor die periode geschat kan worden uit de opnamegetallen in tabel 5.4. Voor de vijf wintermaanden in kwestie, wordt dat  $2\frac{1}{4}$  gaper per m<sup>2</sup>, oftewel 11% van 22 gapers per m<sup>2</sup> (de dichtheid op 16 oktober 1978). Ook dit moet weer als een minimum schatting beschouwd worden. Er komt nog bij dat een deel van de strandgapers onbereikbaar is (hfst. 5.3.). Wanneer de bereikbare fractie bijvoorbeeld 50% zou bedragen (50% is het percentage van de bereikbare biomassa), dan zou de predatiedruk al 22% worden. Tevens neemt de conditie van de strandgapers af in de loop van de winter (hfst. 3.2.).

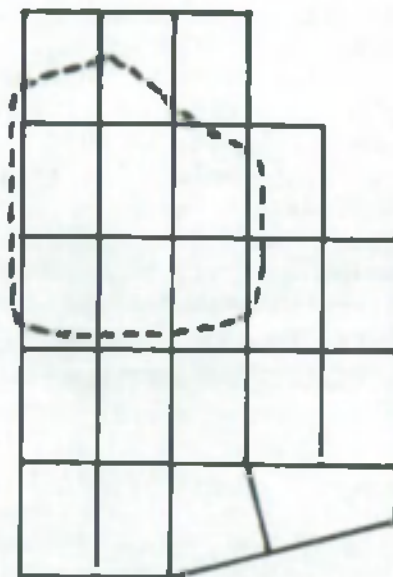
Als we desondanks deze predatiedruk "laag" vinden, zou hypothese 2 mogelijk "gered" kunnen worden, als 20 Y haar territorium een aantal jaren achtereen verdedigde. Dit lijkt ten dele het geval te zijn (fig. 9.13.). De plaatstrouw over de drie winterseizoenen in kwestie, is ongelofelijk. Merkwaardig is dan echter de periode vanaf 26 oktober 1978 tot het eind van de waarnemingsperiode, waarin ze een andere territorium dan voorheen verdedigde. Hier-tegenover staat, dat ze haar territorium niet vrijwillig verliet,



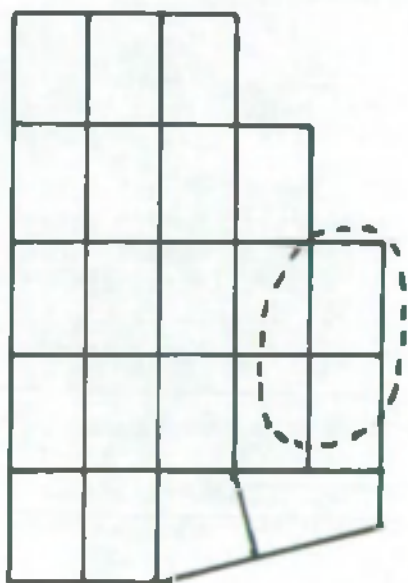
100 m.



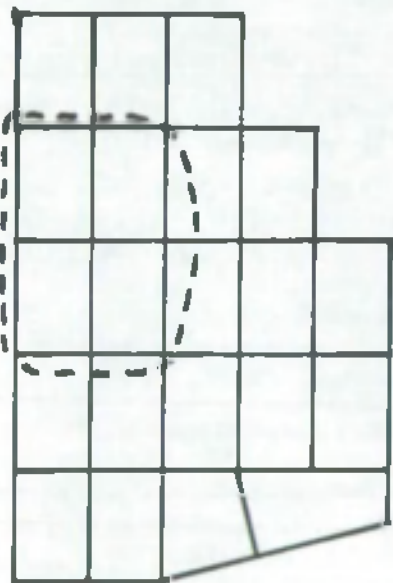
24 maart 1978



8 juli t/m 14 okt 1978



26 okt t/m 25 nov 1978



12 juli

Fig. 9.13.:

Territorium van 20Y in het NO-kwadrant voor verschillende periodes.

maar door een gevecht "tot de aftocht gewongen werd". Aan de "aantrekkelijkheid" van het oude territorium wordt dus geen afbreuk gedaan. In hoeverre de uitslag van het gevecht al bij voorbaat vaststond, is nog onbekend. Overigens kunnen we opmerken, dat de schaarse gegevens, die ons ter beschikking staan, erop duiden dat territoria in het algemeen over perioden van maanden, zo niet jaren, verdedigd worden. Twee geringde mannetjes W 122 Y ("Kareltje") en W 120 Y werden resp. van 18 juli tot 28 oktober en van 21 augustus tot 12 oktober in hun territorium waargenomen. Kareltje keerde in 1979 naar hetzelfde territorium terug. W 210 Y werd niet gezien. Tevens bleven naar ons idee de twee ongeringde territoriale wulpen in het NO-kwadrant (de bazin van K 2 en het baasje van H 2) de hele waarnemingsperiode trouw aan hun territoria. De bazin van K 2 (vanwege haar lange, opvallend rechte snavel en merkwaardige donkere kop, de meest herkenbare van de twee) was naar ons idee ook in de zomer van 1979 aanwezig.

Een andere mogelijkheid om hypothese 2 te redden zou zijn, dat een verlaging van enkele procenten in het voedselaanbod al tot een voor de wulp kritieke daling van de foerageersnelheid leidt. Er is enige aanwijzing dat een toename van het gaperaanbod gepaard gaat met een toename van de foerageersnelheid (hfst. 8.2.) en dat lang niet alle gapers vindbaar zijn (hfst. 8.7.). Zolang deze relaties niet precies bekend zijn en zolang we niet over een kwantitatieve theorie beschikken, die aan zou kunnen geven wat "kri-tiek" is, zal het trekken van duidelijke conclusies onmogelijk blijven.

Met betrekking tot hypothese 1 kunnen we opmerken, dat er voorlopig geen aanwijzingen zijn over een daling van de foerageersnelheid in de loop van het tij (hfst. 6 en 7.9.).

### 9.5.3. Het netto-resultaat van kosten en baten

Ongeacht welke baten tegen de kosten opwegen, doen sommige gegevens uit 1978 ons vermoeden, dat ze ruimschoots tegen de kosten opwegen.

Een situatie, waarbij de territoriale vogels in het voordeel zijn vergeleken met de niet-territoriale vogels, is theoretisch goed voorstelbaar. De overgebleven niet-territoriale gebieden zouden bijvoorbeeld "te slecht" kunnen zijn om territoria rendabel te kunnen verdedigen. In zo'n geval zou je natuurlijk nog wel moeten verklaren waarom de niet-territoriale vogels niet harder proberen ook een territorium te veroveren.

Het is ook mogelijk dat de "fitness" van territoriale vogels gelijk is aan de "fitness" van niet-territoriale vogels. In zo'n geval verwacht je afhankelijk van milieu-omstandigheden een stabiele evenwichtsratio van de twee strategieën bij een laag aantal territoriale vogels moet het voordelig zijn om territoriaal te worden en bij een hoog aantal onvoordelig.

Als het er namelijk niets toe zou doen welke strategie je als wulp volgt, is het onbegrijpelijk dat de twee strategieën naast elkaar blijven bestaan.

Een situatie, tot slot, waarbij de "fitness" van territoriale vogels lager is dan van niet-territoriale vogels, is moeilijk voorstelbaar.

Kijken we naar het percentage tijd, dat 20 Y per tij besteedde aan rustpauzes (poetsen en pitten) en vergelijken we dat met de overige wulpen in het NO-kwadrant (een mengsel van territoriale en niet-territoriale wulpen), dan zien we dat 20 Y vaker rustte dan de overige wulpen (fig. 9.14.). Of het bij een poetspauze nu gaat om "tijd over" of een verteringspauze (een tijdelijk overvoerd zijn van het spijsverteringssysteem), in beide gevallen lijkt het een voordelige situatie. Het zou natuurlijk kunnen zijn, dat het hier om een verschil tussen  $\delta\delta$  en  $\sigma\sigma$  gaat.

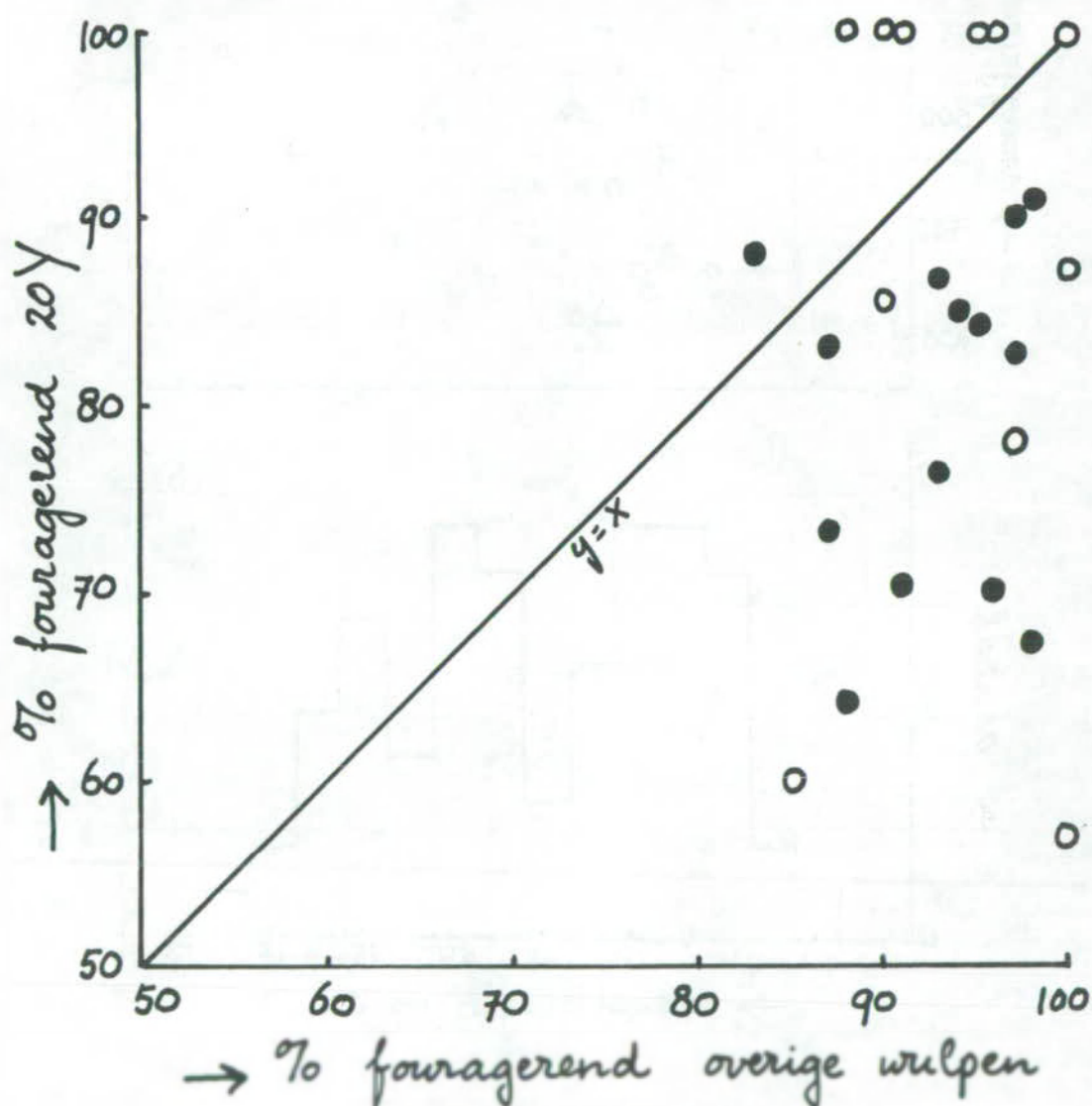


Fig. 9.14.:

Gemiddelde fourageerpercentage van 20Y als functie van ditzelfde percentage voor de overige wulpen in het NO-kwadrant, berekend per dag. Gegevens van de vakjestellingen. O: minder dan 10 tellingen.

●: 10 of meer tellingen.

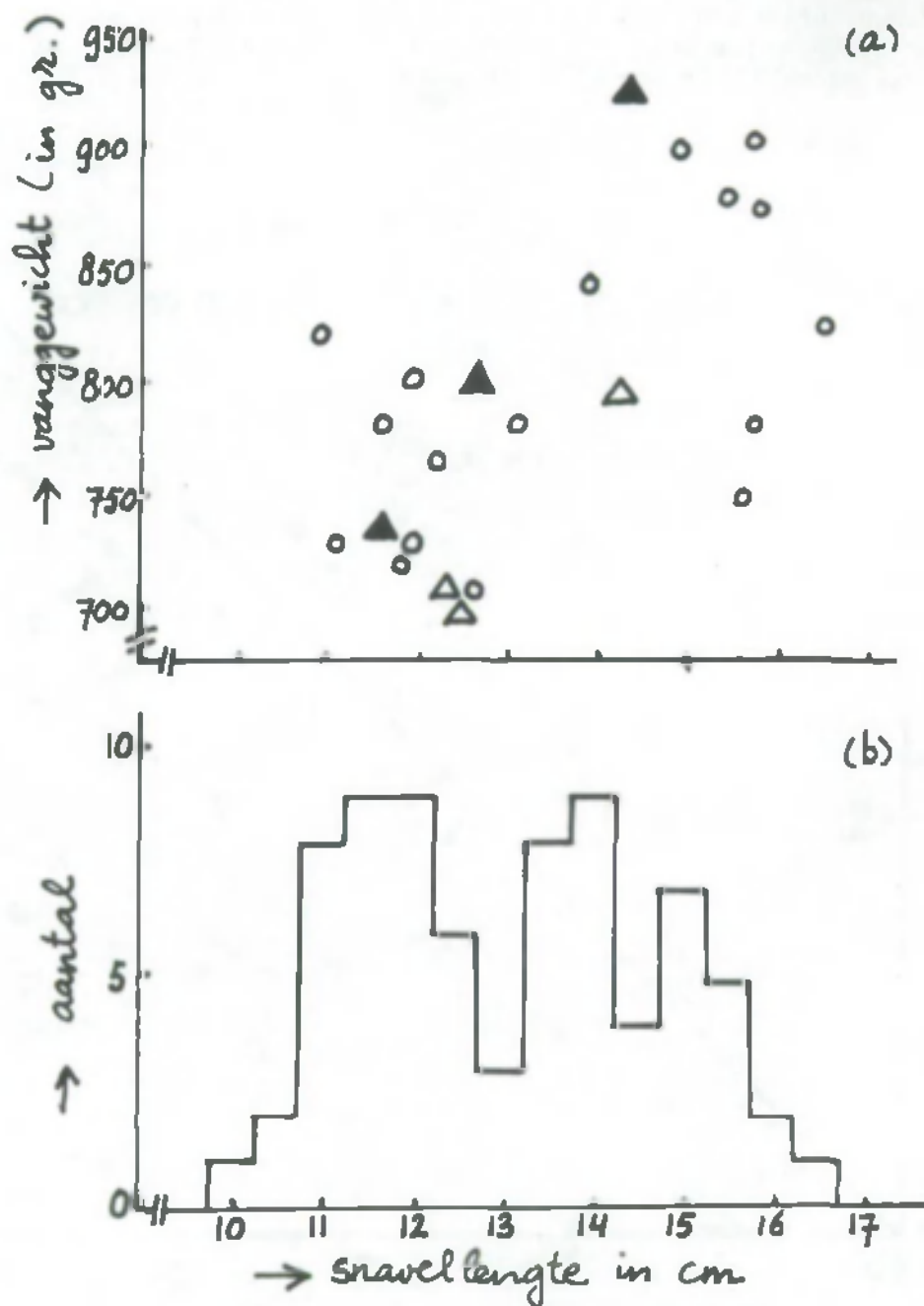
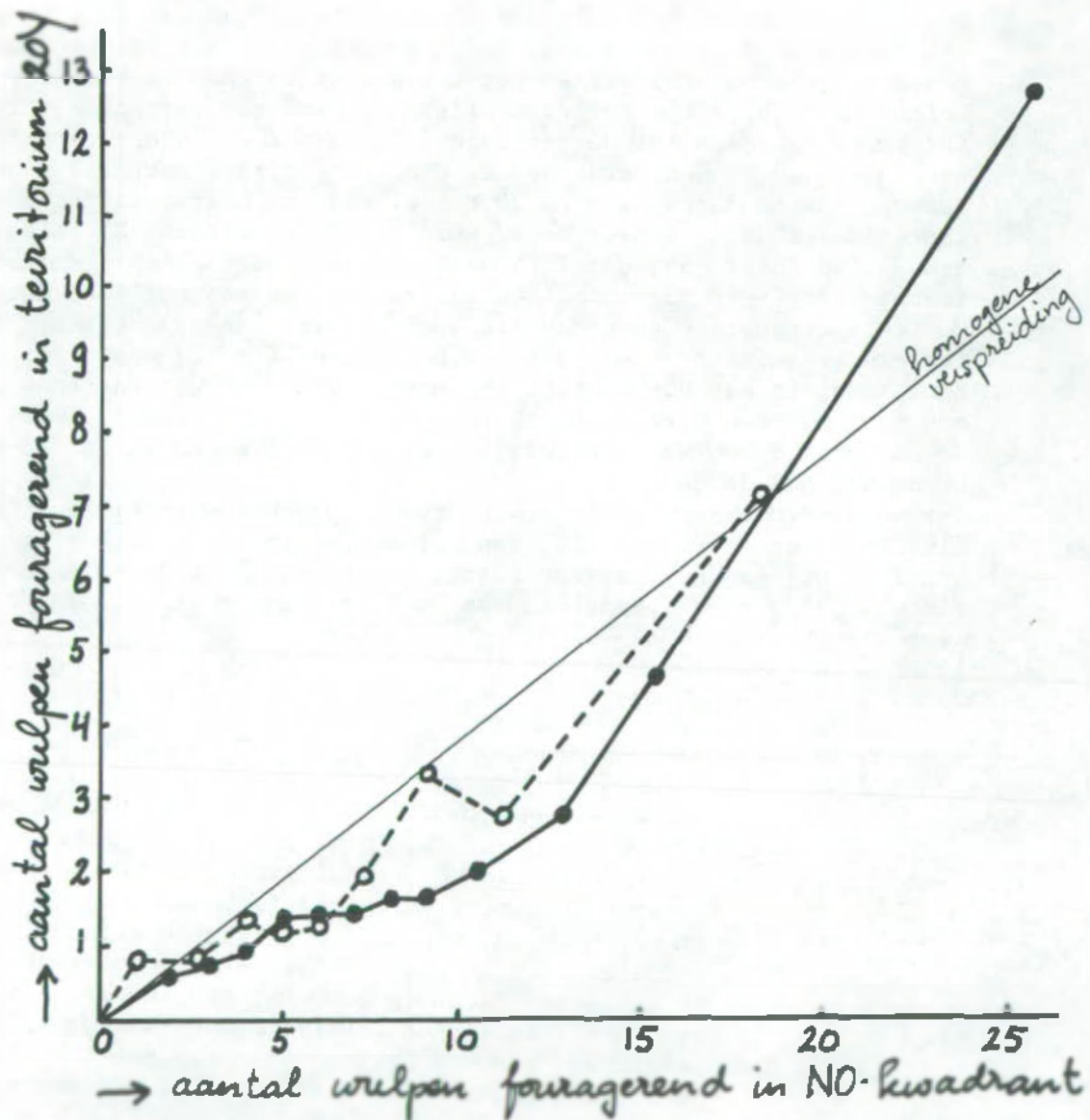


Fig. 9.15.a. en b.: In a vanggewicht (grammen) uitgezet tegen snavel-lengte (cm), waarbij  $\blacktriangle$  : territoriaal in 1978,  $\triangle$  : niet-territoriaal in 1978 en  $\circ$  : status onbekend in 1978. Alle vogels zijn gevangen op 10 sept. 1977.  
In b frekwentieverdeling van de snavel-lengten, berekend over alle vangsten t/m nov. 1979.



Duidelijker is daarom de waarneming, dat van de zes geringde wulpen, die regelmatig genoeg gezien werden om hun sociale status te bepalen, de drie territoriale vogels binnen hun sexklasse zwaarder waren dan de niet-territoriale vogels (fig. 9.15.). Wulpen worden in de loop van de herfst aanzienlijk zwaarder (Boere in Glutz von Blotzheim, 1975). Het is aannemelijk, dat het hier een vetvoorraad betreft, die ertoe dient moeilijke perioden in de winter te overleven (Pienkowski et.al., 1979). Een probleem is dat het om een kleine steekproef gaat en dat de sociale status een jaar na de vangdatum bepaald is. Wat het laatste betreft kunnen we erop wijzen dat het erop lijkt, dat territoriale vogels een grote kans hebben het volgende jaar weer territoriaal te zijn (hfst. 9.5.). Naar ons idee, is de meest waarschijnlijke interpretatie van de grafiek, dat de niet-territoriale vogels met een slechtere voedselsituatie te maken hebben dan de territoriale vogels. Voorlopig is het ons namelijk nog niet gelukt een reden te bedenken, die niet-territoriale wulpen zou dwingen een lager streefgewicht te hanteren dan territoriale wulpen.



### 9.6. Wat zijn de consequenties van het territoriale systeem voor de verspreiding

Op grond van het territoriale systeem verwachten we dat de dichtheid foeragerende wulpen in territoriale gebieden hoger zou worden, indien deze niet meer verdedigd zouden worden. Het zou ideaal zijn, om dit te kunnen onderzoeken, als op sommige dagen de territoria wel verdedigd werden en op andere dagen niet, terwijl de overige condities niet verschilden. Deze situatie deed zich niet voor. Wel bleef 20 Y soms lang weg uit haar territorium om elders (met name de Zandbank) te foerageren (zie hfst. 5). Als we nu de vakjestellingen gebruiken om het aantal wulpen in het territorium van 20 Y uit te zetten tegen het totaal aantal wulpen in het NO-kwadrant, waarbij we een onderscheid maken tussen tellingen waar 20 Y aanwezig was en tellingen waar 20 Y afwezig was, dan krijgen we fig. 9.16.

Onze voorspelling blijkt te kloppen, hoewel niet overtuigend. Een aantal factoren zouden hiervoor verantwoordelijk kunnen zijn. Ten eerste is er verschil tussen een X aantal wulpen en een X-1 aantal wulpen plus 20 Y.

In het laatste geval namelijk zijn we al bij voorbaat verzekerd van in ieder geval één wulp die in het territorium van 20 Y loopt. Ten tweede is de keuze van de 0.1 -ha-vakken die als territorium van 20 Y gelden, arbitair en horen ten dele tot andere territoria. Het is waarschijnlijk dat de grafiek "mooier" zou worden, als we ons beperkt hadden tot de centrale 0.1 -ha-vakken in het territorium van 20 Y. Ten derde zou er een systematisch verschil kunnen bestaan tussen dagen, waarop 20 Y veel tijd in haar territorium besteedde en dagen waarop ze er weinig tijd besteedde. Er is een aanwijzing (hfst. 5), dat 20 Y haar territorium verliet als haar foerageersnelheid lager was dan anders. Het is aannemelijk, dat de foerageeromstandigheden dan ook voor andere standgapersspecialisten minder gunstig waren. Dat zou betekenen, dat bij eenzelfde totaalaantal in het NO-kwadrant een groter deel uit wormenetende <sup>20</sup> zou bestaan (die overigens ook door 20 Y verjaagd werden). Deze <sup>20</sup> nu, prefereren waarschijnlijk heel andere plekken in het NO-kwadrant, dan de <sup>20</sup>.

Dat wulpendichtheden systematisch tussen plekken verschillen, blijkt als we de verwachting van het aantal in het territorium van 20 Y bij homogene verspreiding, vergelijken met de veranderingen. Zelfs bij afwezigheid van 20 Y blijven de dichtheden "te laag".

Fig. 9.16.:

Aantal wulpen (incl. 20Y) in het territorium van 20Y (K1, K2, J1, J2, J3, I1, I2 en I3) fouragerend als functie van het totaal aantal in het NO-kwadrant fouragerend, uitgesplitst naar aan- (●) en afwezigheid (O) van 20Y. Weergegeven zijn de gemiddelden , berekend over dichtheidsklassen (zodanig gekozen, dat iedere klasse minstens 7 tellingen bevat). Gebruikt zijn alle tellingen tussen 8 juli en 14 okt., waarbij alle vakken droog lagen (waterstand lager -28 cm NAP).

Overigens zien we dat bij hoge totaalaantallen het territorium behoorlijk "volstroomt". Deze hoge dichtheden zijn echter zeldzaam (fig. 9.17.) en voornamelijk het gevolg van de reeds eerder genoemde stormdagen. Van in ieder geval 11 september kunnen we zeggen, dat dit "volstromen" gepaard ging met een verminderde defensie van 20 Y. Oorzaak en gevolg zijn moeilijk aan te wijzen.

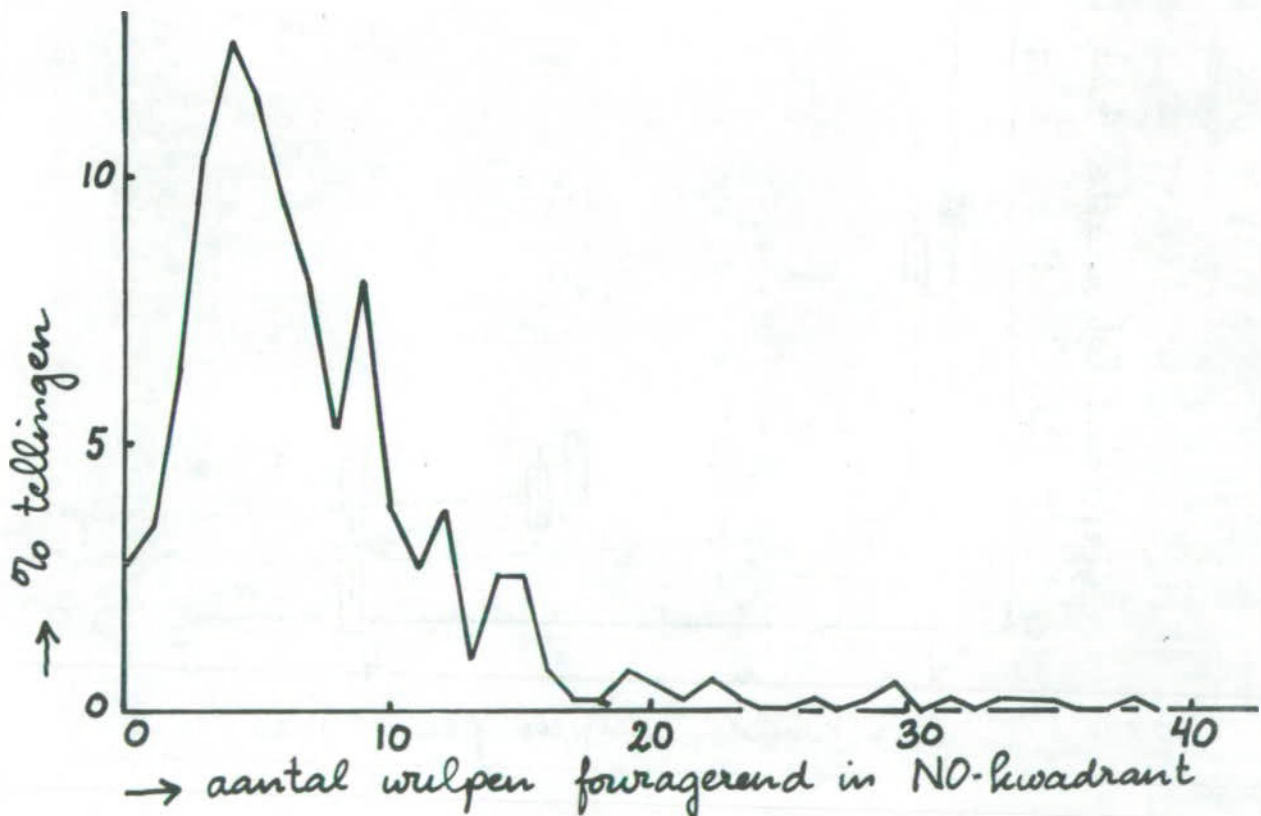


Fig. 9.17.:

Frekwentieverdeling van het aantal wulpen fouragerend in het NO-kwadrant, berekend over alle 443 tellingen, waarbij geen verstoring genoteerd werd en alle vakken droog lagen (waterstand lager dan -28 cm NAP).

### 9.7. Problemen bij de gevolgde methode

#### 9.7.1. "Nearest-neighbour-distance" versus "aantal per vak" als dichtheidsmaat

Reeds eerder is opgemerkt dat de variabele "aantal wulpen per vak van 0.1 -ha" de vervelende eigenschap heeft, dat zelden meer dan 1 wulp gemeten wordt. De vakken zijn te klein bij de gegeven wulpdichtheden. Verder is het verband tussen de twee dichtheidsmaten matig (fig. 9.18.). Het lijkt daarom verstandig bij volgend onderzoek in ieder geval "distance to nearest neighbour" te handhaven.

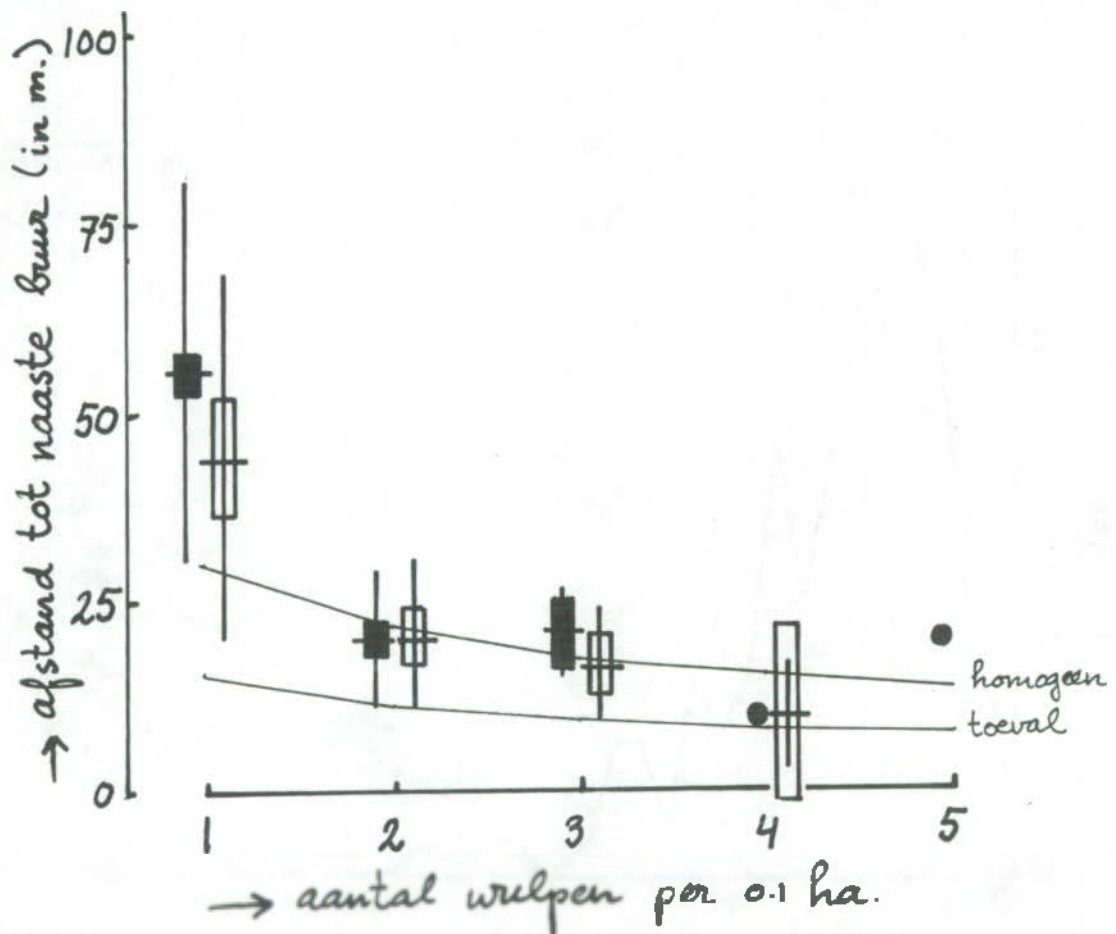


Fig. 9.18.:

Gemiddelde afstand van 20Y tot de dichtstbijzijnde wulp als functie van het aantal wulpen in hetzelfde 0.1-ha vak, uitgesplitst naar 20Y in territorium (●) en 20Y in het vrije gebied (○). Weergegeven zijn gemiddelde (horizontale streep), standaarddeviatie (vertikale streep) en 95%-betrouwbaarheidsinterval (balk). Gebruikt zijn de gegevens van 20Y in haar 'oude territorium', exclusief de 'stormdagen' 28 aug. en 11 sept. Tevens zijn ingetekend de verwachtingswaarden op grond van homogene en toevallige verspreiding.



Toch is het verstandig om ook "aantal per vak" te handhaven, aangezien dit extra informatie oplevert bij kleine afstanden tot de naaste buur. Hiervoor is namelijk van belang te weten of het om grote aantallen wulpen gaat, dan wel een enkele wulp, die vlakbij zit. Een probleem blijft dan wel, dat het werken met twee dichtheidsmaten de analyse niet vereenvoudigt.

Overigens kan nog opgemerkt worden, dat het tegelijkertijd verzamelen van de twee dichtheidsmaten ons in staat stelt uitspraken te doen over de verspreiding van de wulpen binnen een 0.1 ha-vak (Clark + Evans, 1954). Het hoeft ons niet te verbazen, dat een territoriumeigenaar met indringers homogener, dan volgens toeval verwacht, verspreid is.

#### 9.7.2. Variatie in bezoektijden als probleem

Zoals reeds opgemerkt, werd in navolging van het onderzoek van Leo Zwarts in Ferwerd in 1977, besloten vakbezoeken die korter waren dan 1 minuut niet in de analyse te betrekken. Dit omdat verondersteld werd, dat korte bezoektijden tot een hoge variantie in de foerageersnelheid zouden leiden. Deze variantie zou de kans op significante resultaten bij het bedrijven van statistiek aanzienlijk verkleinen. Bij controle van dit fenomeen bleek echter ook de gemiddelde foerageersnelheid systematisch met de bezoeksduur te variëren (fig. 9.19a.). De meest aannemelijke verklaring voor de lage opname bij korte bezoektijden lijkt, dat korte bezoektijden ontstonden als 20 Y achter een indringer aanjoeg en een aantal vakken doorkruiste in korte tijd. Dit wordt des te aannemelijker als we zien dat korte bezoektijden gepaard gaan met hoge agressiepercentages (fig. 9.19b.). Een naar gevolg van deze kwestie is, dat in het voorafgaande van een systematische overschatting van de gemiddelde foerageersnelheid sprake moet zijn. Bij volgend onderzoek is het dan ook wenselijk in ieder geval over een vast tijdsinterval opname en wulpendichtheid te meten, waarbij dit tijdsinterval dus losgekoppeld wordt van vakwissingen.

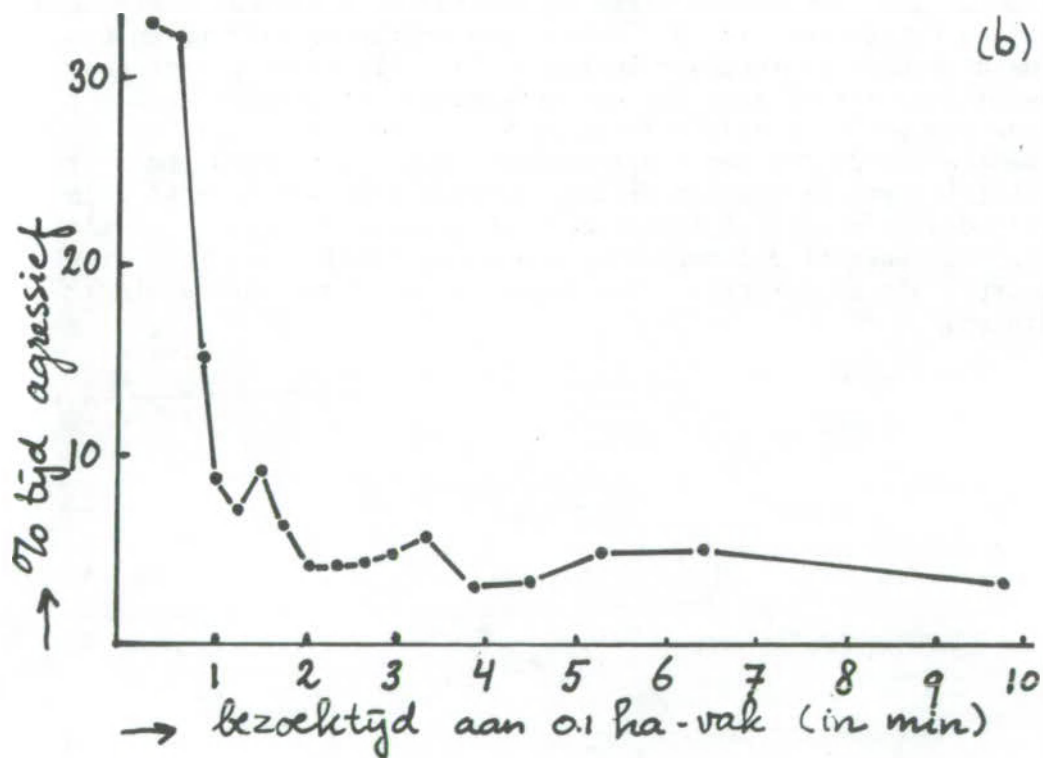
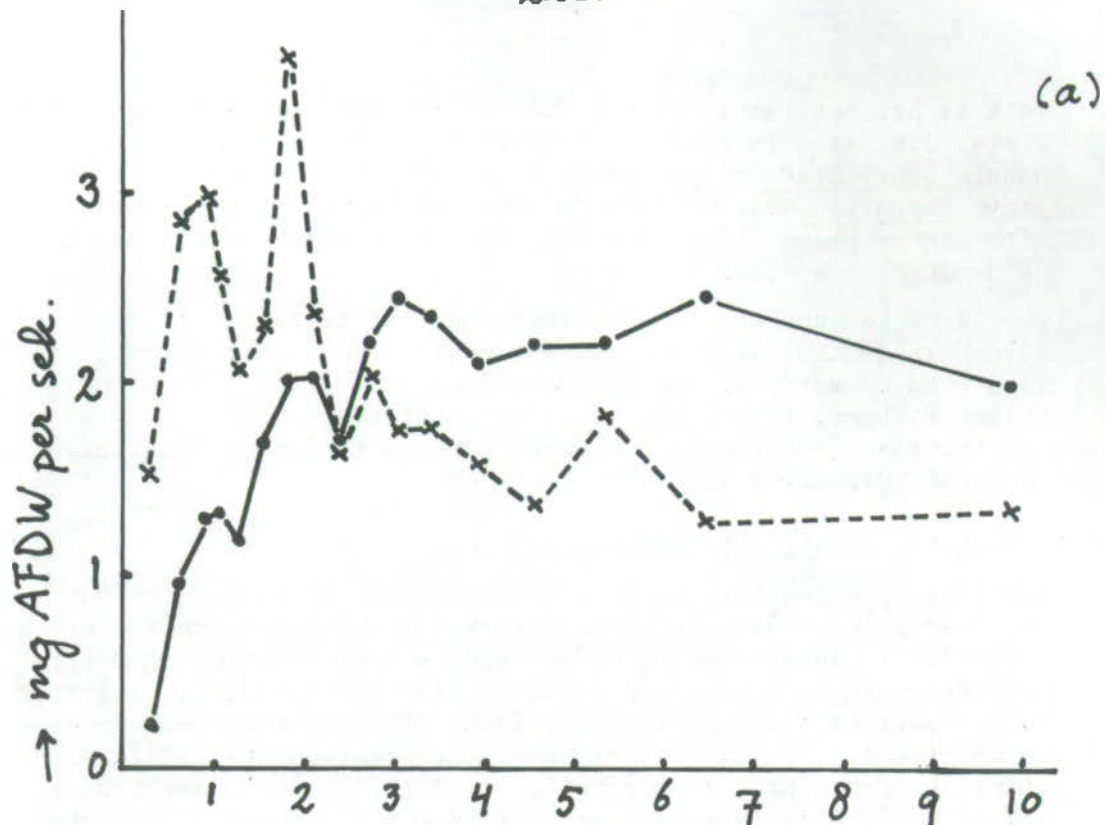


Fig. 9.19.a. en b.: In a is de opname-snelheid uitgezet als funktie van de bezoektijd. Weergegeven is het gemiddelde (●) en de standaarddeviatie (x), berekend over klassen van bezoektijden, die steeds 100 punten bevatten. Voor deze klassen is tevens de gemiddelde bezoektijd uitgerekend. Op dezelfde manier is in b het gemiddelde percentage tijd besteed aan agressie uitgezet.

### 9.8. Samenvatting

Het door Paul Koene bij scholeksters gevonden in negatieve zin dichtheidsafhankelijke foerageerpercentage, kon voor de wulp niet vastgesteld worden. Integendeel, hoge dichtheden wulpen bleken te korreleren met hoge foerageerpercentages, wat waarschijnlijk komt doordat hoge dichtheden samengaan met slechte foerageeromstandigheden.

Een uitgebreide beschrijving wordt gegeven van de onderscheiden agonistische handelingen van de wulp. Dit zijn: jodelen, weggagen, vluchten, grensincidenten houden en vechten. Jodelen, weggagen en grensincidenten vormen te zamen met de grote plaatstrouw van individuele wulpen een goede indicatie voor het bestaan van territoria. Het trekken van scherpe grenzen rond deze territoria levert moeilijkheden op.

Naast territoriumeigenaren bestaat er een populatie niet-territoriale wulpen, waarvan in ieder geval een deel zeer plaatstrouw is. Zoals te verwachten was, foerageren zij vooral in niet-territoriale gebieden.

Aan de hand van gegevens over het territoriale  $\phi$  20 Y wordt aan nemelijk gemaakt, dat het territoriale systeem een verklaring vormt voor het door Leo Zwarts gevonden feit dat "hoge" wulpdichtheden correleren met lage opnamesnelheden voor het gemiddelde individu. De tijd besteed aan agressie (een logisch gevolg van het territoriale systeem) vormt een deel van de verklaring voor deze verlaagde opnamesnelheid. Een tweede deel lijkt gevormd te worden door de reeds eerder (hfst. 7.10.) beschreven nadelige invloed van agressies op het zoekgedrag.

Op de vraag waarom sommige wulpen wel en andere wulpen géén territorium verdedigen, kan voorlopig geen duidelijk antwoord gegeven worden. Er zijn enige aanwijzingen dat de overlevingskansen van territoriale wulpen hoger zijn dan de overlevingskansen van de niet-territoriale wulpen. Het  $\phi$  20 Y besteedde per tij een kleiner percentage van haar tijd aan foerageren dan de overige wulpen. Binnen hun sekklasse bleken drie territoriale wulpen zwaarder te wegen dan drie niet-territoriale individuen.

Wanneer territoriale wulpen werkelijk een grotere overlevingskans hebben, dan moeten de baten van territoriaal gedrag ruimschoots opwegen tegen de kosten; te weten tijd besteed aan grensincidenten en weggagen. De predatie van 20 Y op haar zomervoedsel (2e-jaars strandkrabben) bedroeg 35%. De dichtheid van haar wintervoedsel (strandgapers) bleek tijdens de waarnemingsperiode zelfs toegenomen te zijn, ondanks een minimale predatiedruk van 5%. Als 20 Y haar territorium de hele winter bezocht zou hebben, zou dit ruw geschat een extra predatiedruk van 11% hebben opgeleverd. Mogelijk moet deze predatie over nog langere perioden bekeken worden, aangezien wulpen meer dan 1 jaar een territorium kunnen verdedigen. Omdat de kennis over het foerageergedrag nog onvoldoende is, is onduidelijk of deze predatiedruk "hoog" dan wel "laag" is.

Hoewel niet overtuigend, lijkt het erop, dat de wulpendichtheid in territoria hoger is, als deze territoria niet verdedigd zouden worden. Bij extreem hoge dichtheden van wulpen blijkt het territorium letterlijk "vol te stromen".

Van de twee gebruikte wulpendichtheidsmaten is "afstand tot naaste buur" meettechnisch het aantrekkelijkst. "Aantal in 0.1 -ha vak" kan echter bij hoge dichtheden extra informatie opleveren. Voor komend onderzoek is het wenselijk de voedselopnamegegevens in ieder geval over een vast tijdsinterval te verzamelen, daar de opnamesnelheid systematisch met de bezoektijd blijkt te variëren. Korte bezoektijden ontstaan door agressies en gaan zodoende gepaard met een lage opnamesnelheid.



# Literatuurlijst

- Barnes, R.S.K., 1974. Estuarine Biology, Studies in Biology no. 49.
- Beukema, J.J., 1974. Seasonal changes in the biomass of the macrobenthos of a tidal flat area in the Dutch Waddensea, Neth. Journal of Sea Research 8 (1): 91-107.
- Beukema, J.J., 1976. Biomass and species richness of the macro-benthic animals living on the tidal flats of the Dutch Waddensea, Neth. Journal of Sea Research 10 (2): 236-261.
- Beukema, J.J., 1978. Biomass and species richness of the macro-benthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden Sea: long-term changes during a period with mild winters, Neth. Journal of Sea Research, 12 (1): 58-77.
- Boddeke, R., 1975. Autumn migration and vertical distribution of the brown shrimp *Crangon crangon* L. in relation to environmental conditions, Proc. 4th Europ. mar. biol. Symp. pp. 483-494.
- Brousseau, D.J., 1978. Population Dynamics of the Soft-Shell clam *Mya arenaria*, Marine Biology 50: 63-71.
- Bainbridge, Ian P. and C.D.T. Minton., 1978. The migration and mortality of the curlew in Britain and Ireland. Bird Study 25: 39-50.
- Brown, J.L. and G.H. Orians, 1970. Spacing patterns in mobile animals. Ann. Rev. Ecol. Syst. 1: 239-262.
- Bryan, G.W. and L.G. Hummerstone, 1978. Heavy metals in the burrowing bivalve *Scrobicularia plana* from contaminated and uncontaminated estuaries, J. mar. biol. Ass. U.K., 58: 401-419.
- Burton, P.J.K., 1974. Feeding and the feeding apparatus in waders. Trustees of the British Museum, London.
- Charnov, Eric L., Gordon H. Orians and Kim Hyatt, 1976. Ecological implications of resource depression. The Am. Nat. 110: 247-259.
- Clark, Philip J. and Francis C. Evans, 1954. Distance to nearest neighbour as a measure of spatial relationships in populations. Ecology 35: 445-453.
- Crook, J.H. ed. 1970. Social Behaviour in Birds and Mammals. New York: Academic.
- Davies, N.B., 1977. Prey selection and social behaviour in wagtails. J. Anim. Ecol. 46: 37-57.
- Dawkins, Richard, 1976. The selfish gene. Oxford University Press.
- Drent, R.H., 1978. Investeren in nakomelingschap. Openbare les Rijksuniversiteit Groningen, 17 okt. 1978.

Literatuurlijst vervolg: 1

- Edwards, R.L., 1958. Movements of individual members in a population of the shore crab, *Carcinus maenas*, in the littoral zone, *Journal Animal Ecology* 27: 37-45.
- 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 (3-4): 117-139.
- Fretwell, Stephen D., 1972. Populations in a seasonal environment. Monographs in population biology. Princeton, New Jersey. Princeton University press.
- Gaucher, T.A. Dispersion in a subtidal *Mya arenaria* population. Proceedings of the national shellfisheries Association.
- Glutz von Blotzheim, U.N., K.M. Bauer und E. Bezzel, 1975. Handbuch der Vögel Mitteleuropas, vol. 6. Wiesbaden: Akademische Verlagsgesellschaft.
- Goss-Custard, J.D. 1969. The winter feeding ecology of the redshank, *Tringa totanus*, *Ibis* 111: 338-356.
- Goss-Custard, J.D. 1970. The responses of redshank (*Tringa totanus* L.) to spatial variations in the density of their prey. *J. Anim. Ecol.* 39: 91-113.
- Goss-Custard, J.D. 1977. Predator responses and prey mortality in redshank, *Tringa totanus* (L.), and a preferred prey, *Corophium volutator* (Pallas). *J. Anim. Ecol.* 46: 21-35.
- Goss-Custard, J.D., 1978. Optimalisatie bij tureluurs in het veld. In: voedselopname en fourageerstrategie bij vogels. Discussie verslag Haren-Schier-Morra.
- Green, J., 1968. The Biology of Estuarine Animals.
- Hughes, R.N., 1969. A study of feeding in *Scrobicularia plana*, *J. mar. biol. Ass. U.K.* 49: 805-823.
- Hughes, R.N., 1970. Population dynamics of the bivalve *Scrobicularia plana* (Da Costa) on an intertidal mud-flat in North Wales, *Journal Animal Ecology* 39: 333-356.
- Hulscher, J.B., 1975. Het wad, een overvloedig of schaars gedekte tafel voor vogels? In: Symposium Waddenonderzoek. Uitg. van Stichting Veth.
- Hulscher, J.B., 1976. Localisation of cockles (*Cardium edule*) by the Oystercatcher (*Haematopus ostralegus*) in darkness and daylight. *Ardea* 64: 292-310.
- Klein-Breteler, W.C.M., 1975. Oxygen consumption and respiratory levels of juvenile shore crabs, *Carcinus maenas*, in relation to weight and temperature, *Neth. Journal of Sea Research* 9 (3-4): 243-254.

Literatuurlijst vervolg: 2

- Klein-Breteler, W.C.M., 1976 a. Migration of the shore crab *Carcinus maenas*, in the Dutch Wadden Sea, Neth. Journal of Sea Research, 10 (3): 338-353.
- Klein-Breteler, W.C.M., 1976 b. Settlement, growth and production of the shore crab, *Carcinus maenas*, on tidal flats in the Dutch Wadden Sea, Neth. Journal of Sea Research, 10 (3): 354-376.
- Krebs, Charles J. 1972. Ecology, the experimental analysis of distribution and abundance. Harper International Edition. Harper + Row, Publishers. New York.
- Krebs, John R., 1971. Territory and breeding density in the great tit, *Parus major* L. Ecology 52: 2-22.
- Krebs, John R., 1973. Perspectives in Ethology. Ed. P.P.G. and P.H. Klopfer Plenum Press, New York.
- Krebs, J.R. and R.J. Cowie, 1976. Foraging strategies in birds. Ardea: 64: 98-116.
- Krebs, John R. and N.B. Davies, 1978. Ed. of Behavioural Ecology, an evolutionary approach. Blackwell Scientific Publications.
- Krebs, J.R., R. Ashcroft and M. Webben, 1978. Song repertoires and territory defence in the great tit (*Parus major*). Nature 271: 539-542.
- Koene, Paul, 1978. De scholekster: aantalseffecten op de voedselopname. Doktoraalverslag no. 60 van dieroecologie RUG.
- Kuhl, H., 1954. Studien über die Klaffmuschel *Mya arenaria*. 3. Das Junggut. Arch. Fischereiwissenschaft 6: 33-44.
- Kuipers, B., 1975. Experiments and field observations on the daily food intake of juvenile plaice, *Pleuronectes platessa*, Proc. 9th Europ. mar. biol. Symp. pag. 1-12.
- Mac Arthur, R.M. and E.R. Pianka, 1966. On the optimal use of a patchy environment. Am. Nat. 100: 603-609.
- Munch-Petersen, S., 1973. An investigation of a population of the soft clam (*Mya arenaria*) in a Danish estuary, Med. fra Danmarks, Fiskeri - Og Havundersøgelser 7, no. 3: 47-73.
- Naylor, E., 1958. Tidal and diurnal rhythms of locomotory activity in *Carcinus maenas*, Journal. Exp. Biology 35: 602-610.
- Naylor, E., 1962. Seasonal changes in a population of *Carcinus maenas* in the littoral zone, Journal Animal Ecology, 31: 601-609.
- Pienkowski, M.W., Clare S. Lloyd and C.D.T. Minton, 1979. Seasonal and migrational weight changes in Dunlins. Bird Study 26: 134-148.

Literatuurlijst vervolg: 3

- Pyke, G.H. 1977. Optimal foraging: movement patterns of bumblebees between inflorescences. Theoretical population biology 13: 72-98.
- Royama, T. 1970. Factors governing the hunting behaviour and selection of food by the great tit. J. Anim. Ecol. 39: 619-668.
- Smith, James N.M. 1974. The food searching behaviour of two European thrushes. I: Description and analysis of search paths. Behaviour 48: 276-302.
- Smith, James N.M. 1974. The food searching behaviour of two European thrushes. II: The adaptiveness of the search patterns. Behaviour 49: 1-61.
- Sokal, R.R. and F.J. Rohlf, 1973. Introduction to biostatistics. W.H. Freeman and company, San Francisco.
- Spaargaren, D.H., 1977. On the metabolic adaptation of *Carcinus maenas* to reduced oxygen tensions in the environment, Neth. Journal of Sea Research, 11 (3/4): 325-333.
- Streefkerk, C.J., 1960. Verslag van het vergelijkend onderzoek naar de wijze van voedselzoeken van enige soorten steltlopers. Uitg. door de C.J.N., Amsterdam.
- Swan, E.F., 1952. Growth indices of the clam *Mya arenaria*, Ecology 33 no. 3: 365-374.
- Swennen, C., 1960. Wadfauna en wadmilieu, Natura, 57<sup>e</sup> jaargang no. 4, april 1960, pag. 55-62.
- Tinbergen, J.M., 1978. De rol van het rendement in voedselzoeken. In: voedselopname en fourageerstrategie bij vogels. Discussieverslag Haren-Schier-Morra.
- Vader, W.J.M., 1964. A preliminary investigation into the reactions of the infauna of the tidal flats to tidal fluctuations in water level, Neth. Journal of Sea Research 2,2 p. 189-222.
- Verwey, J. 1978. De eenheid van milieu en organismen in de Waddenzee, een overzicht, mededeling no. 4 van de werkgroep Waddengebied.
- Werner, B., 1956. Über die Winterwanderung von *Arenicola marina* L. (*Polychaeta sedentaria*), Helgolander wiss. meeresunters. 5: 353-378.
- Wijnandts, H., 1978. Voedselopname en energie-budget bij ransuil (*Asio otus*). In: voedselopname en fourageerstrategie bij vogels. Discussie-verslag, Haren-Schier-Morra.
- Zach, R. en J.B. Falls., 1976. Ovenbird (*Aves-Parulidae*) hunting behaviour in a patchy environment: an experimental study. Can. J. Zool 54: 1863-1879.



Literatuurlijst vervolg: 4

- Zach, R. en J.B. Falls. 1976. Foraging behaviour, learning and exploration by captive ovenbirds. Can. J. Zool 54: 1880-1893.
- Zach, R. en J.B. Falls., 1976. Do ovenbirds hunt by expectation? Can. J. Zool 54: 1894-1903.
- Zwarts, Leo, 1974. Vogels van het brakke getij-gebied (ecologische onderzoekingen op de Ventjagersplaten). Jeugdbondsuitgeverij, Amsterdam.
- Zwarts, Leo, 1977. Hebben waddenvogels uitwijkmogelijkheden? Waddenbulletin 12: 338-343.
- Zwarts, L. (in druk) Intra and interspecific competition for space in estuarine bird species in a one-prey situation. Proceedings of the XVII International Ornithological Congress.

# appendix

|     |                                                           |     |
|-----|-----------------------------------------------------------|-----|
| 1.  | Basisgegevens voor het berekenen van de hannus-mg-grafiek | 229 |
| 2.  | Overzicht van de esterline protokollen in de tijd         | 231 |
| 3.  | Overzicht van de zoekpaadjes                              | 232 |
| 4.  | Verklaring van de gebruikte symbolen bij de zoekpaden     | 233 |
| 5.  | Zoekpad 1 t/m 29                                          | 234 |
| 6.  | Aantal bezoeken per vakje van 20Y                         | 263 |
| 7.  | Aantal gegeten gapers per vakje van 20Y                   | 264 |
| 8.  | Bezoektijd per vakje                                      | 265 |
| 9.  | Fourageertijd per vakje                                   | 269 |
| 10. | Biomassa gegeten gaper per bezoektijd per vakje           | 267 |
| 11. | Agressietijd per vakje                                    | 268 |
| 12. | Procent agressietijd t.o.v. bezoektijd per vakje          | 269 |

tabel a. Appendix 1

basisgegevens voor het berekenen van de hannus-mg-grafiek  
zie hst 2. en fig. voor 20y.

|     | schelp<br>grootte<br>in mm | schelp<br>diepte<br>in mm | aantal<br>opgegeten<br>brokjes | hannus-<br>tijd in<br>sec. | boortijd<br>tijdens het<br>hannussen<br>in sec. | geschat<br>gewicht<br>volle schelp<br>in mg<br>(aanv. d'g) | restgewicht<br>in mg (aant)<br>na de<br>maaltijd | opgegeten<br>gewicht<br>in mg (avd) |
|-----|----------------------------|---------------------------|--------------------------------|----------------------------|-------------------------------------------------|------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------|-------------------------------------|
| Mo  | 38.0                       | 80.0                      | 4.0                            | 23.3                       | 14.4                                            | 243.7                                                      | 44.2                                             | 199.4                               |
|     | 46.0                       | 135.0                     | 3.0                            | 34.4                       | 20.0                                            | 419.7                                                      | 85.6                                             | 334.1                               |
|     | 69.0                       | 85.0                      | 3.0                            | 18.9                       | 13.3                                            | 1417.9                                                     | 1548.1                                           | -100.2                              |
|     | 39.0                       | 125.0                     | 2.0                            | 26.7                       | 22.2                                            | 253.5                                                      | 42.5                                             | 211.0                               |
|     | 36.5                       | 110.0                     | 3.0                            | 23.3                       | 8.9                                             | 207.1                                                      | 34.6                                             | 172.5                               |
|     | 85.0                       | 125.0                     | 13.0                           | 143.3                      | 100.7                                           | 2747.6                                                     | 807.3                                            | 1930.3                              |
|     | 45.0                       | 110.0                     | 2.0                            | 25.7                       | 23.3                                            | 342.4                                                      | 67.4                                             | 275.0                               |
|     | 40.0                       | 120.0                     | 5.0                            | 32.2                       | 20.0                                            | 273.9                                                      | 39.1                                             | 234.8                               |
|     | 40.0                       | 120.0                     | 3.0                            | 13.3                       | 11.1                                            | 273.9                                                      | 52.1                                             | 221.8                               |
|     | 38.0                       | 100.0                     | 2.0                            | 20.0                       | 18.9                                            | 234.2                                                      | 41.1                                             | 193.1                               |
| Mn  | 44.0                       | 90.0                      | 5.0                            | 37.8                       | 20.7                                            | 366.4                                                      | 58.9                                             | 307.5                               |
|     | 42.0                       | 144.0                     | 2.0                            | 17.8                       | 13.3                                            | 317.9                                                      | 357.3                                            | -39.4                               |
|     | 42.0                       | 125.0                     | 1.0                            | 5.6                        | 3.3                                             | 317.9                                                      | 227.5                                            | 90.3                                |
|     | 37.0                       | 110.0                     | 2.0                            | 12.2                       | 8.9                                             | 215.8                                                      | 65.1                                             | 150.7                               |
|     | 44.0                       | 110.0                     | 3.0                            | 18.9                       | 13.3                                            | 366.4                                                      | 315.3                                            | 51.1                                |
|     | 42.0                       | 125.0                     | 3.0                            | 18.9                       | 12.2                                            | 317.9                                                      | 58.3                                             | 259.6                               |
|     | 45.0                       | 140.0                     | 5.0                            | 35.6                       | 20.0                                            | 342.4                                                      | 89.0                                             | 253.4                               |
|     | 45.0                       | 130.0                     | 3.0                            | 28.9                       | 22.2                                            | 341.6                                                      | 61.7                                             | 279.8                               |
|     | 42.0                       | 90.0                      | 3.0                            | 16.7                       | 0                                               | 317.9                                                      | 44.5                                             | 273.4                               |
|     | 41.0                       | 110.0                     | 1.0                            | 20.0                       | 0                                               | 295.3                                                      | 67.3                                             | 228.0                               |
| Mn  | 40.0                       | 110.0                     | 3.0                            | 17.8                       | 0                                               | 273.9                                                      | 41.5                                             | 232.3                               |
|     | 43.0                       | 135.0                     | 3.0                            | 23.3                       | 16.7                                            | 341.6                                                      | 151.8                                            | 189.7                               |
|     | 45.0                       | 130.0                     | 3.0                            | 30.0                       | 22.2                                            | 342.4                                                      | 111.9                                            | 230.5                               |
|     | 41.0                       | 125.0                     | 3.0                            | 18.9                       | 14.4                                            | 295.3                                                      | 100.4                                            | 194.9                               |
|     | 47.0                       | 130.0                     | 4.0                            | 24.4                       | 12.2                                            | 448.2                                                      | 93.0                                             | 355.2                               |
|     | 41.0                       | 115.0                     | 2.0                            | 18.9                       | 12.2                                            | 295.3                                                      | 67.3                                             | 228.0                               |
|     | 45.0                       | 100.0                     | 4.0                            | 23.3                       | 15.6                                            | 392.4                                                      | 92.9                                             | 299.6                               |
|     | 38.0                       | 100.0                     | 3.0                            | 25.6                       | 17.8                                            | 234.2                                                      | 41.9                                             | 192.3                               |
|     | 48.0                       | 130.0                     | 3.0                            | 30.0                       | 22.2                                            | 477.9                                                      | 105.0                                            | 373.0                               |
|     | 50.0                       | 120.0                     | 3.0                            | 31.1                       | 0                                               | 541.4                                                      | 146.0                                            | 395.5                               |
| 20y | 41.0                       | 140.0                     | 3.0                            | 26.7                       | 18.9                                            | 295.3                                                      | 107.9                                            | 187.5                               |
|     | 44.0                       | 130.0                     | 3.0                            | 26.7                       | 18.9                                            | 366.4                                                      | 64.5                                             | 301.8                               |
|     | 41.0                       | 105.0                     | 3.0                            | 18.9                       | 11.1                                            | 295.3                                                      | 76.1                                             | 219.3                               |
|     | 43.0                       | 130.0                     | 3.0                            | 23.3                       | 14.4                                            | 341.6                                                      | 42.8                                             | 298.7                               |
|     | 35.0                       | 100.0                     | 3.0                            | 21.4                       | 22.2                                            | 182.1                                                      | 33.0                                             | 149.1                               |
|     | 43.0                       | 120.0                     | 3.0                            | 22.2                       | 17.8                                            | 341.6                                                      | 68.7                                             | 272.9                               |
|     | 41.0                       | 95.0                      | 3.0                            | 19.4                       | 7.8                                             | 295.3                                                      | 122.2                                            | 173.1                               |
|     | 50.0                       | 120.0                     | 3.0                            | 31.1                       | 0                                               | 541.4                                                      | 127.1                                            | 414.3                               |
|     | 47.0                       | 80.0                      | 4.0                            | 83.3                       | 0                                               | 448.2                                                      | 23.1                                             | 425.1                               |
|     | 86.0                       | 110.0                     | 22.0                           | 300.0                      | 0                                               | 2837.1                                                     | 785.5                                            | 2051.7                              |
| 20y | 92.0                       | 110.0                     | 12.0                           | 203.6                      | 0                                               | 3486.1                                                     | 1013.9                                           | 2472.2                              |
|     | 47.5                       | 120.0                     | 3.0                            | 94.4                       | 0                                               | 462.9                                                      | 64.3                                             | 398.6                               |
|     | 73.0                       | 110.0                     | 4.0                            | 75.6                       | 0                                               | 1710.9                                                     | 417.4                                            | 1302.4                              |
|     | 79.0                       | 110.0                     | 2.0                            | 228.0                      | 0                                               | 2169.1                                                     | 213.2                                            | 1955.9                              |
|     | 67.5                       | 130.0                     | 2.0                            | 64.4                       | 0                                               | 1353.9                                                     | 132.0                                            | 1221.9                              |

tabel b. Appendix 1 vervolg

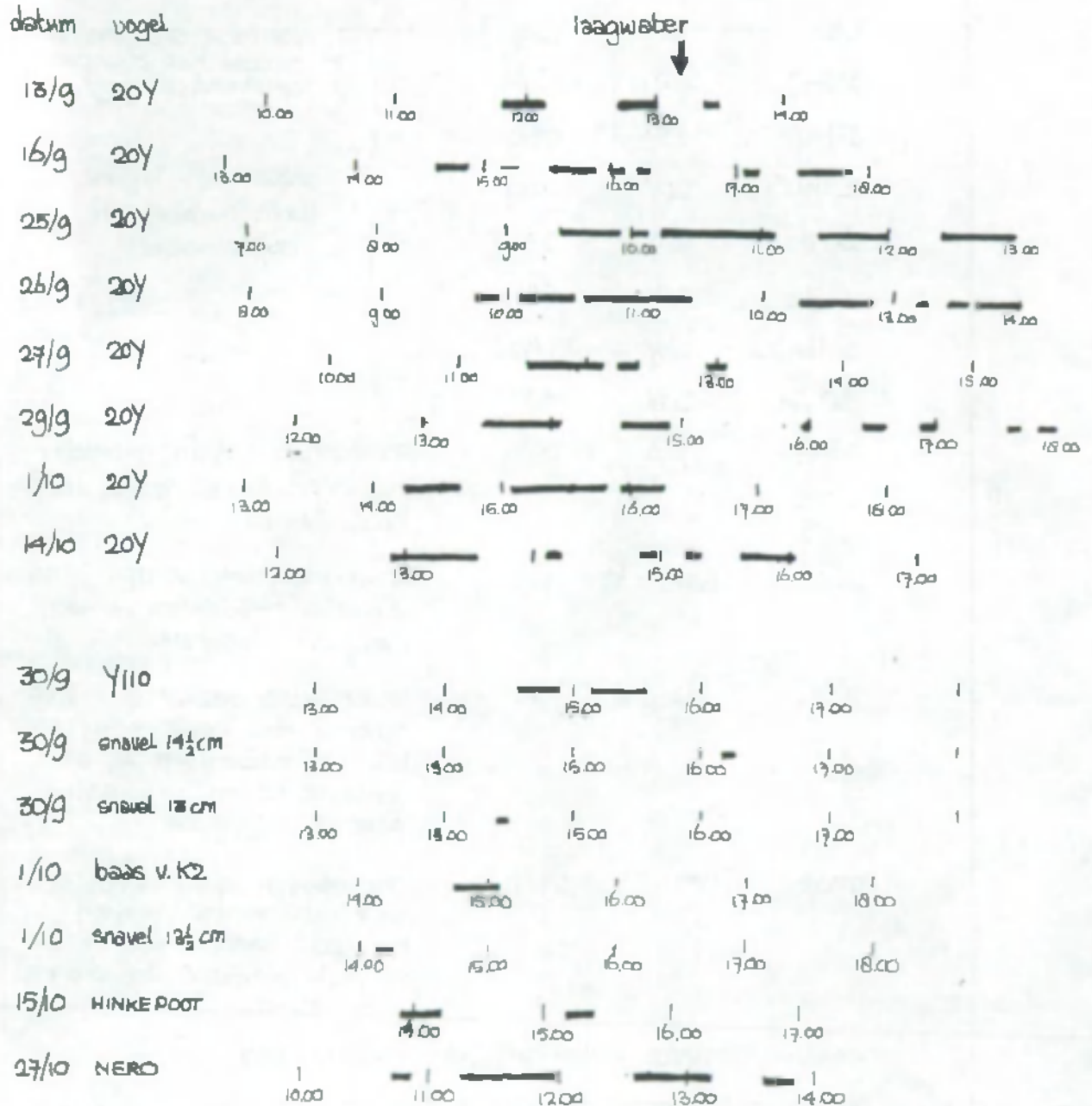
basagegevens voor het berekenen van de relatie harnustijd - biomassa  
 gegeven door resp. Y110; baas v.k2; HINKERPOOT; NERO. zie hist 2

|                           | schelp<br>grootte<br>in mm | schelp<br>diepte<br>in mm | aantal<br>opgeeten<br>brodjes | harnus<br>tijd in<br>sec | voortijd<br>tussen het<br>harnussen<br>in sec | opgeet<br>gewicht<br>volleschelp<br>in mg(audr) | restgewicht<br>in mg(audr)<br>na de<br>maatheid | opgeeten<br>gewicht<br>in mg(audr) |
|---------------------------|----------------------------|---------------------------|-------------------------------|--------------------------|-----------------------------------------------|-------------------------------------------------|-------------------------------------------------|------------------------------------|
| Y110<br>30/g              | 42.0                       | -0                        | 1.0                           | 23.3                     | 13.3                                          | 317.9                                           | 64.6                                            | 253.3                              |
|                           | 43.5                       | 110.0                     | 4.0                           | 27.8                     | 18.9                                          | 353.8                                           | 51.2                                            | 302.7                              |
|                           | 43.0                       | 110.0                     | 3.0                           | 28.9                     | 21.1                                          | 341.6                                           | 24.6                                            | 317.0                              |
|                           | 43.0                       | 120.0                     | 3.0                           | 42.2                     | 26.7                                          | 341.6                                           | 54.8                                            | 286.8                              |
|                           | 42.0                       | 120.0                     | 1.0                           | 23.3                     | 14.4                                          | 317.9                                           | 43.9                                            | 274.0                              |
|                           | 43.0                       | 120.0                     | 3.0                           | 18.9                     | 16.7                                          | 341.6                                           | 51.0                                            | 290.5                              |
| baas<br>van<br>K2<br>1/10 | 46.5                       | 120.0                     | 2.0                           | 21.1                     | 13.3                                          | 433.8                                           | 78.1                                            | 355.7                              |
|                           | 43.0                       | 115.0                     | 4.0                           | 27.8                     | 22.2                                          | 341.6                                           | 40.3                                            | 301.2                              |
|                           | 41.0                       | 115.0                     | 2.0                           | 36.7                     | 18.9                                          | 295.3                                           | 23.1                                            | 272.3                              |
|                           | 40.0                       | 110.0                     | 3.0                           | 18.9                     | 14.4                                          | 273.9                                           | 56.4                                            | 217.4                              |
|                           | 34.0                       | 80.0                      | 3.0                           | 27.8                     | 23.3                                          | 166.7                                           | 12.5                                            | 154.2                              |
| hinkerpoet<br>15/10       | 45.0                       | 140.0                     | 4.0                           | 37.8                     | 35.6                                          | 392.4                                           | 64.9                                            | 327.6                              |
|                           | 48.0                       | 120.0                     | 3.0                           | 27.8                     | 17.8                                          | 477.9                                           | 53.5                                            | 424.5                              |
|                           | 42.0                       | 150.0                     | 1.0                           | 11.1                     | 0                                             | 317.9                                           | 304.0                                           | 13.9                               |
|                           | 40.0                       | 120.0                     | 2.0                           | 15.6                     | 0                                             | 273.9                                           | 401.2                                           | -127.3                             |
|                           | 37.0                       | 80.0                      | 6.0                           | 122.2                    | 0                                             | 215.8                                           | 228.3                                           | -12.5                              |
|                           | 46.0                       | 120.0                     | 3.0                           | 25.6                     | 16.7                                          | 419.7                                           | 47.3                                            | 372.4                              |
|                           | 42.0                       | 130.0                     | 3.0                           | 24.4                     | 14.4                                          | 317.9                                           | 47.6                                            | 270.2                              |
|                           | 39.0                       | 130.0                     | 3.0                           | 22.2                     | 13.3                                          | 253.5                                           | 30.2                                            | 223.3                              |
|                           | 59.5                       | 100.0                     | 9.0                           | 71.1                     | 55.6                                          | 921.0                                           | 212.3                                           | 708.7                              |
|                           | 61.5                       | 170.0                     | 2.0                           | 46.7                     | 28.9                                          | 1018.9                                          | 1427.9                                          | -409.0                             |
|                           | 35.5                       | 130.0                     | 2.0                           | 21.1                     | 10.0                                          | 190.2                                           | 24.1                                            | 166.1                              |
|                           | 36.0                       | 90.0                      | 3.0                           | 24.4                     | 17.8                                          | 198.5                                           | 187.5                                           | 11.0                               |
|                           | 42.0                       | 100.0                     | 2.0                           | 13.3                     | 11.1                                          | 317.9                                           | 386.1                                           | -68.3                              |
| of<br>22/10<br>nero       | 43.0                       | 60.0                      | 1.0                           | 14.4                     | 11.1                                          | 341.6                                           | 34.7                                            | 301.9                              |
|                           | 40.0                       | 100.0                     | 3.0                           | 24.4                     | 22.2                                          | 273.9                                           | 39.1                                            | 234.8                              |
|                           | 40.0                       | 0                         | 5.0                           | 20.0                     | 13.3                                          | 273.9                                           | 36.0                                            | 237.9                              |
|                           | 39.0                       | 0                         | 5.0                           | 24.4                     | 20.0                                          | 253.5                                           | 19.7                                            | 233.8                              |
|                           | 36.0                       | 55.0                      | 2.0                           | 13.3                     | 11.1                                          | 198.5                                           | 17.5                                            | 181.0                              |
|                           | 40.5                       | 120.0                     | 1.0                           | 7.8                      | 6.7                                           | 284.5                                           | 371.2                                           | -86.7                              |
|                           | 40.0                       | 105.0                     | 1.0                           | 12.2                     | 11.1                                          | 273.9                                           | 298.2                                           | -24.4                              |
|                           | 53.0                       | 140.0                     | 1.0                           | 35.6                     | 33.3                                          | 646.9                                           | 134.2                                           | 512.7                              |
|                           | 33.0                       | 110.0                     | 1.0                           | 5.6                      | 4.4                                           | 152.2                                           | 24.3                                            | 127.9                              |
|                           | 37.0                       | 65.0                      | 3.0                           | 27.8                     | 20.0                                          | 215.8                                           | 40.2                                            | 175.7                              |
|                           | 36.0                       | 80.0                      | 2.0                           | 14.4                     | 8.9                                           | 198.5                                           | 189.9                                           | 8.6                                |
|                           | 31.0                       | 100.0                     | 1.0                           | 5.6                      | 3.3                                           | 125.7                                           | 87.4                                            | 38.3                               |
|                           | 33.0                       | 85.0                      | 2.0                           | 6.7                      | 5.6                                           | 152.2                                           | 20.7                                            | 131.5                              |
|                           | 38.0                       | 115.0                     | 3.0                           | 21.1                     | 16.7                                          | 234.2                                           | 25.1                                            | 209.0                              |
|                           | 64.0                       | 125.0                     | 1.0                           | 30.0                     | 28.9                                          | 1150.7                                          | 737.5                                           | 413.2                              |
|                           | 33.0                       | 120.0                     | 1.0                           | 4.4                      | 3.3                                           | 152.2                                           | 136.7                                           | 15.4                               |
|                           | 37.5                       | 130.0                     | 2.0                           | 8.9                      | 6.7                                           | 224.9                                           | 206.4                                           | 18.4                               |
|                           | 32.0                       | 120.0                     | 1.0                           | 5.6                      | 4.4                                           | 138.5                                           | 104.6                                           | 34.0                               |
|                           | 84.0                       | 100.0                     | 5.0                           | 111.1                    | 94.4                                          | 2640.4                                          | 253.8                                           | 2386.6                             |
|                           | 88.0                       | 85.0                      | 24.0                          | 257.8                    | 195.6                                         | 3043.5                                          | 434.4                                           | 2609.1                             |



## Appendix 2

overzicht van de esterlineprotokollen in de tijd



Overzicht van de zoekpadjes Appendix 3.

| nummer               | vogel                                | datum | bijzonderheden                                                                                                                                     |
|----------------------|--------------------------------------|-------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1,2                  | 20Y                                  | 13/9  | <p>van deze 2 dagen is slechts het zoekpad gebekend in J1, J2.</p> <p>snavellengte 14½ cm<br/>territoriumbezitter<br/>hoofdrolspeeler</p>          |
| 3 <sup>4</sup> lm7   | 20Y                                  | 16/9  |                                                                                                                                                    |
| 8 <sup>4</sup> lm11  | 20Y                                  | 25/9  |                                                                                                                                                    |
| 12 <sup>4</sup> lm15 | 20Y                                  | 26/9  |                                                                                                                                                    |
| 16,17                | 20Y                                  | 27/9  |                                                                                                                                                    |
| 18,19                | 20Y                                  | 29/9  |                                                                                                                                                    |
| 20 <sup>4</sup> lm22 | 20Y                                  | 1/10  |                                                                                                                                                    |
| 23,24                | 20Y                                  | 14/10 | <p>snavellengte 13½ cm, gapereter<br/>indringer in het gebied v.d.<br/>baas van K2.</p>                                                            |
| 25 a,b               | Y110                                 | 30/9  |                                                                                                                                                    |
| 26a                  | baas v. K2                           | 1/10  | snavellengte geschat op 15 cm.<br>territoriumhouder ten noorden<br>van 20Y, gapereter                                                              |
| 26b                  | hinkepoet                            | 15/10 | snavellengte geschat op 14½ cm.<br>op deze dag heeft hinkepoet<br>het territorium van 20Y over-<br>genomen na een gruwelijk<br>gevecht. gapereter. |
| 27a,b                | nero                                 | 27/10 | snavellengte geschat op 12½ cm.<br>heeft het territorium van<br>hinkepoet overgenomen of is<br>mogelijk hinkepoet zelf die niet<br>meer hinkt.     |
| 28a,b,c              | diverse indringers, die gapers eten  |       |                                                                                                                                                    |
| 29a,b,c,d            | diverse indringers, die wormen eten. |       |                                                                                                                                                    |

Het gebied met de lettervolgjes omvat de 0.1ha vlekken J<sub>1,2,3</sub>, K<sub>1,2,3</sub> en Q<sub>1,2,3</sub>. Aan de linkerzijde loopt de slenk (dubbele lijn op de zoekpadkaartjes) en middendoor loopt de noord-oost-grens van 20y's territorium (kromme lijn), die gebaseerd is op grensincidenten van 25/9 en 1/10.

# verklaring van de gebruikte symbolen bij de zoekpaden. Appendix 4.

|                                                                                   |         |                                                                                                |
|-----------------------------------------------------------------------------------|---------|------------------------------------------------------------------------------------------------|
|  | 10 sec  | bezoek aan het vakje is aangegeven als cirkel.                                                 |
|  | 50 sec  | Ø evenredig met bezoekduur.                                                                    |
|  | 100 sec | de plaats van de cirkel in het vakje is willekeurig (op gemakkelijke plaats voor het tekenen). |
|  | 150 sec | 1 vakje is 4,17 x 6,67 meter groot                                                             |
|  |         | — geeft de volgorde van de vakbezoeken aan.                                                    |
|  |         | --- de wulp rent om een andere te verjagen.                                                    |
|  |         | ..... hulplijn om vervolg van het zoekpad snel te vinden.                                      |
|  |         | * grensincident                                                                                |

tijd:

- na dit vakbezoek is het 1 minuut later  
 ⊙→ na dit vakbezoek is het 3 minuten later  
 pijl in looprichting.

13.05 het is 13.05<sup>uur</sup> bij deze pijl

12.22 /start begin van het zoekpad

→ einde van het gevolgde zoekpad

voedsel:

\* = strandgaper, Ø is evenredig met de biomassa, b.v.

|   |            |
|---|------------|
| + | 1-100 mg   |
| * | 101-300 mg |

|   |        |
|---|--------|
| * | 400 mg |
| * | 800 mg |

|   |         |
|---|---------|
| * | 1000 mg |
|---|---------|



— strandkrab, schildbreedte evenredig met de biomassa, b.v.

|                                                                                     |        |
|-------------------------------------------------------------------------------------|--------|
|  | 300 mg |
|  | 600 mg |

weer:

 = regen

 = stortregen

W = worm = wadpier of zeedwizendpoot

L = schelpkokerworm (Lanice)

K = krab met schildbreedte 1 cm

k = krabbebroedje met schildbreedte < 1 cm

Lk = losse klep zonder inhoud

gar = garnaal

? = onbekend

windkracht in beaufort

wst = waterstand

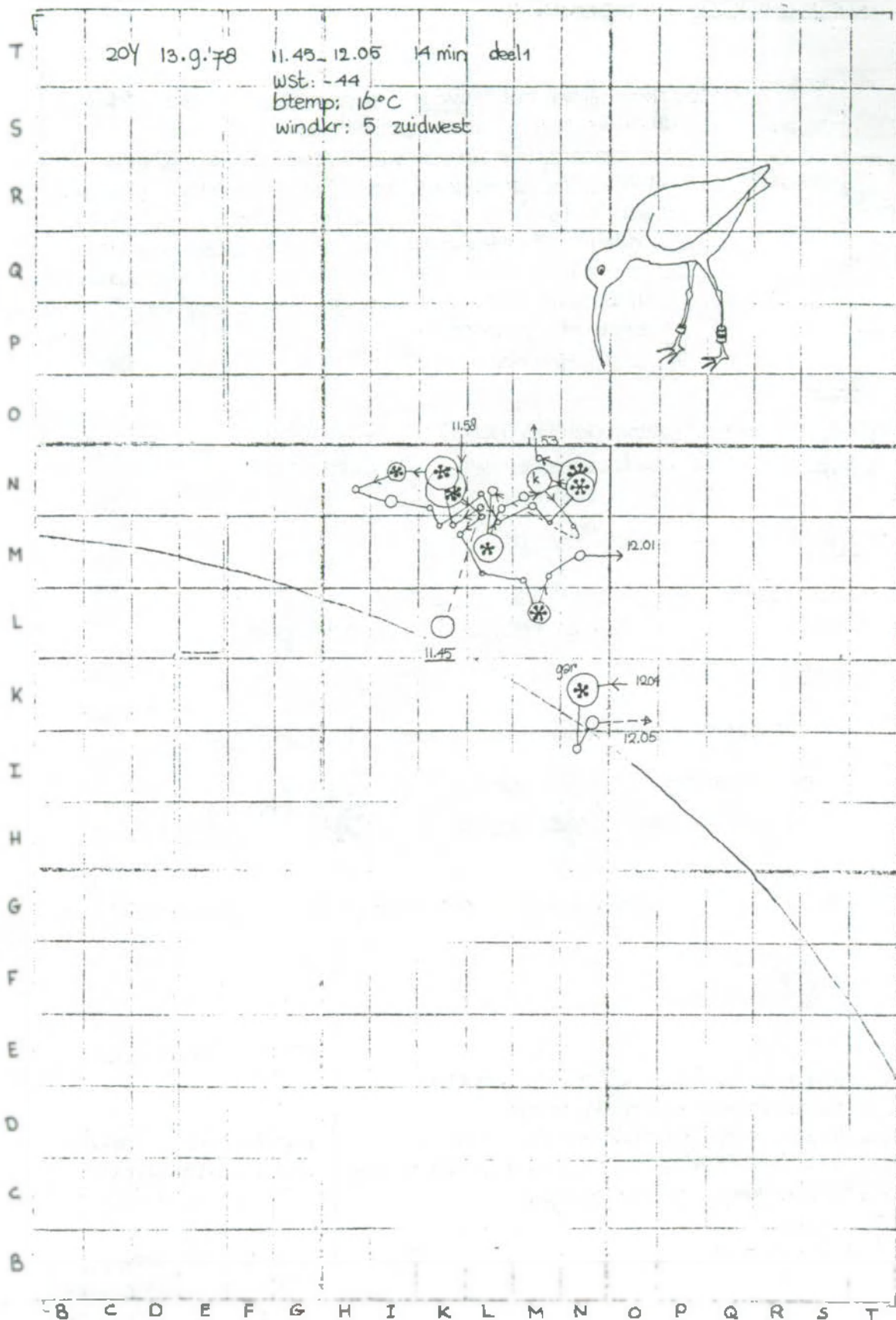
in cm — NAP

bij -28 NAP valt

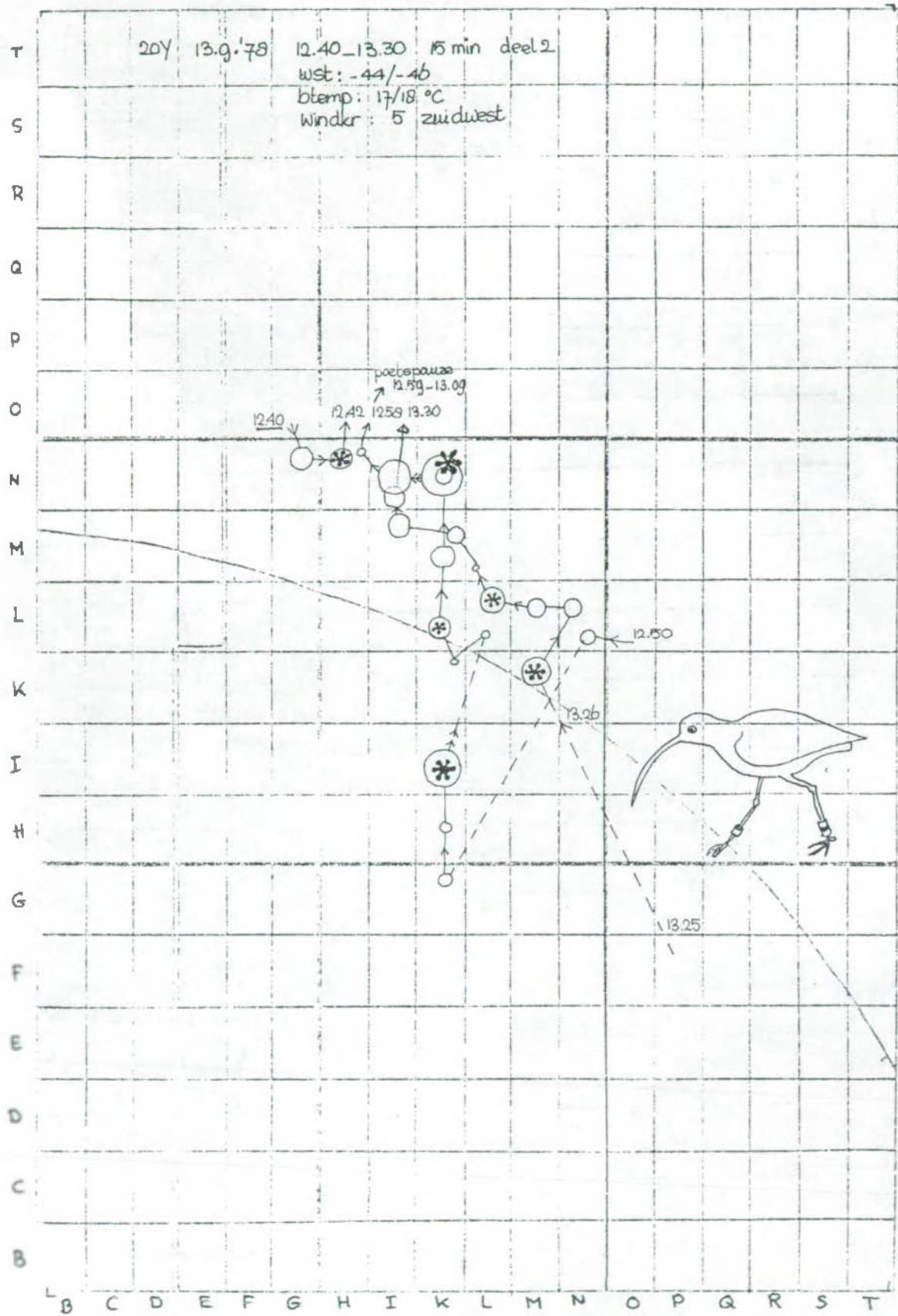
ons wad droog

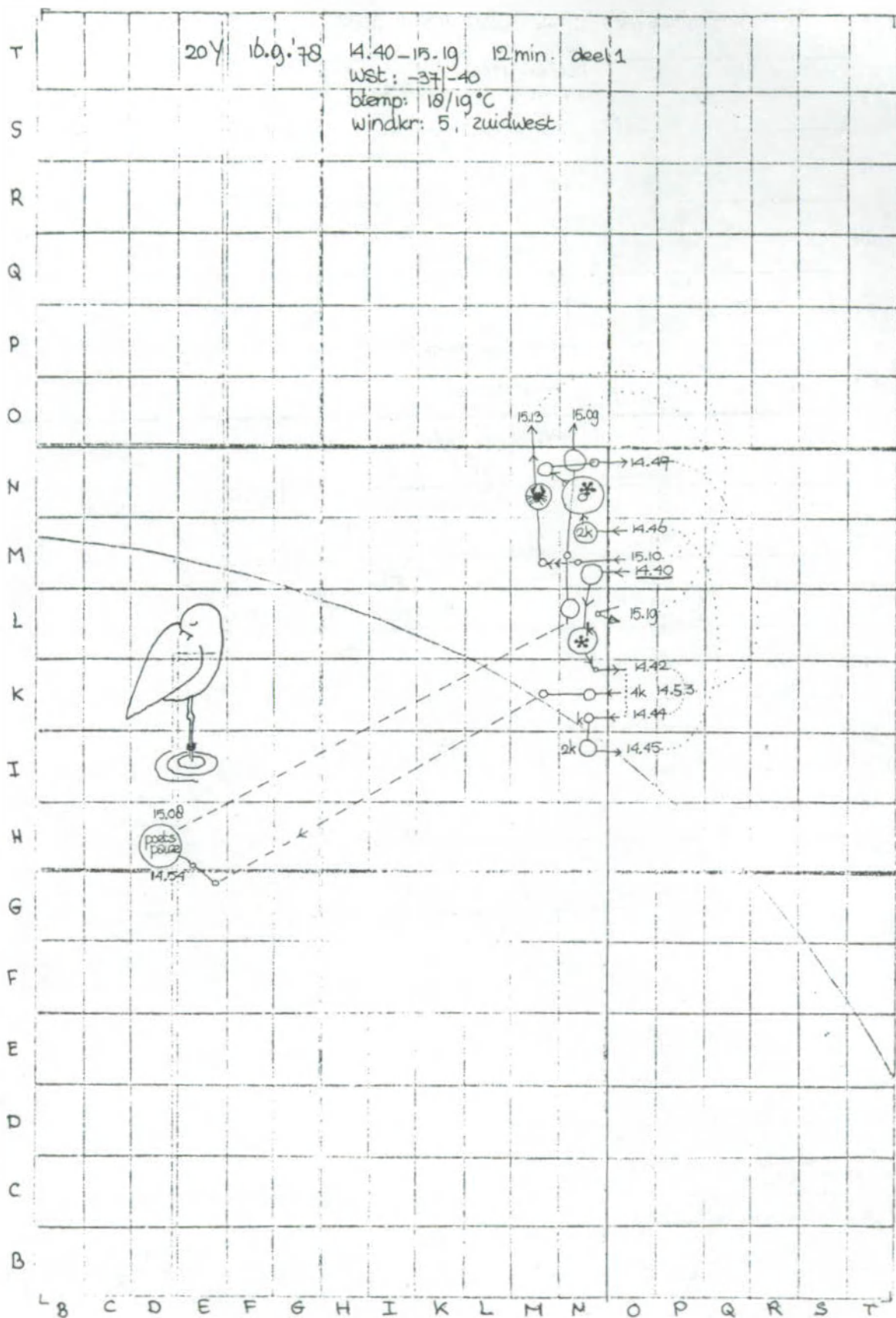
btemp = bodemtempera-

tuur in °C ± 3 cm diep





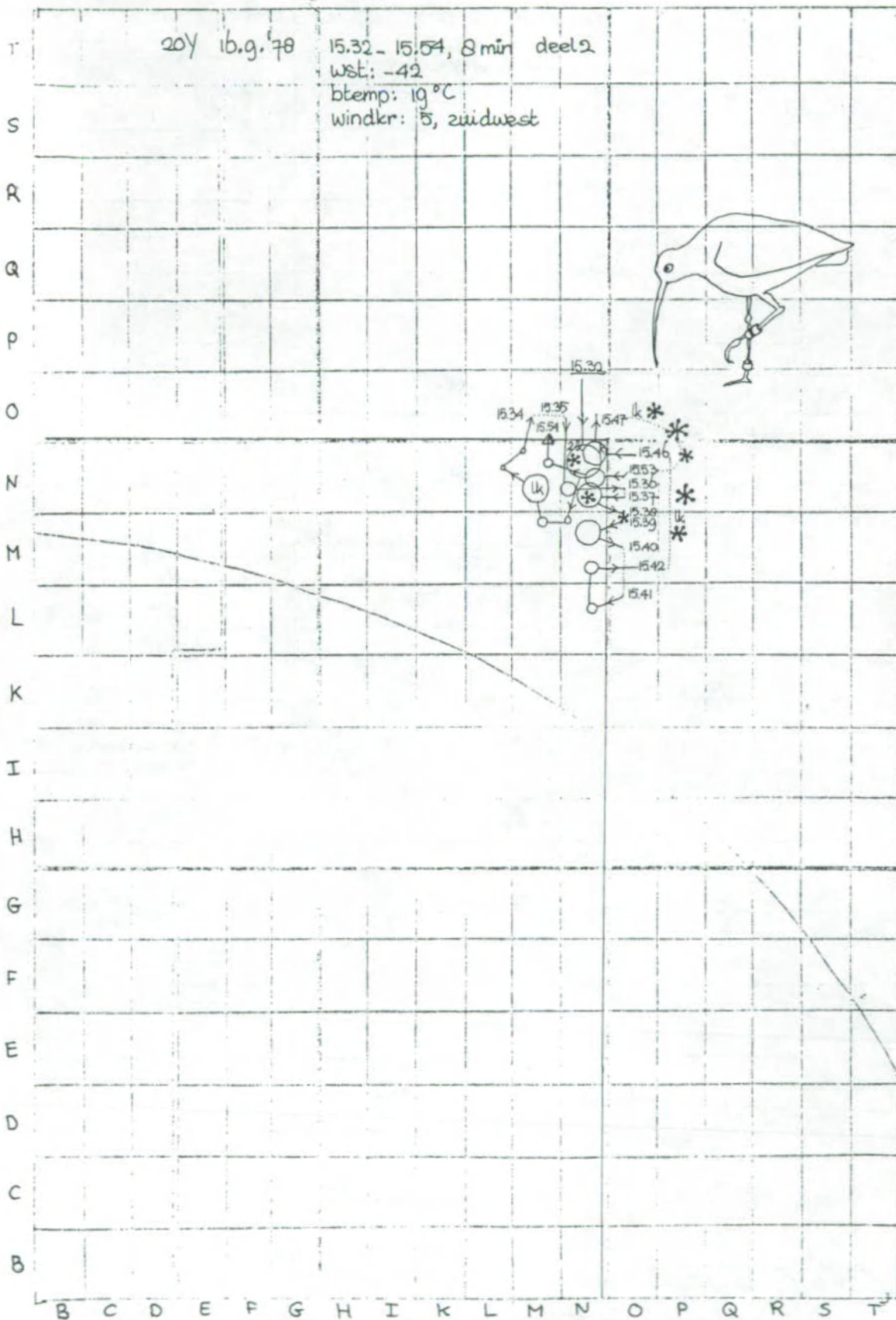




zoekpad no. 3

20Y 16/9

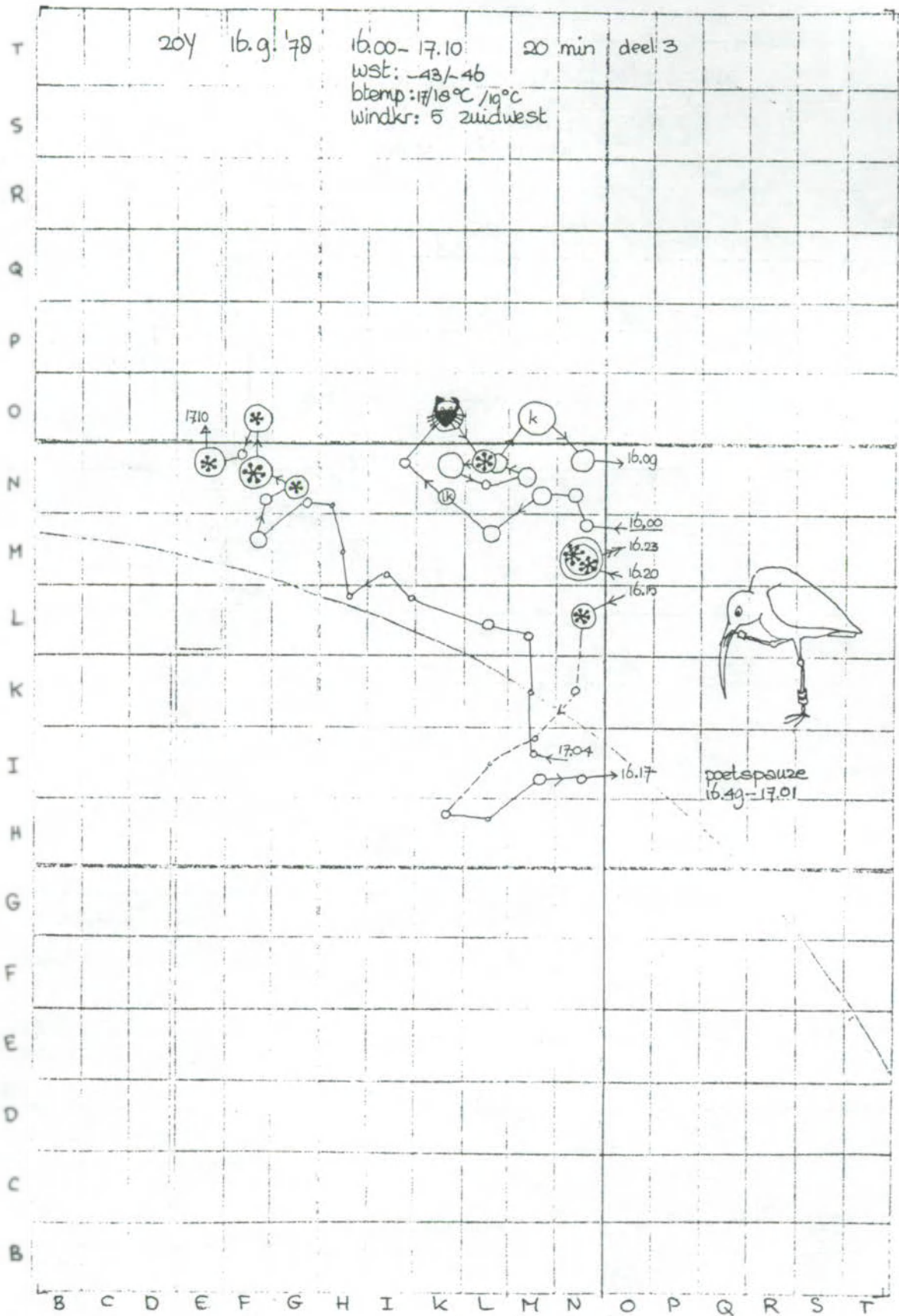
Appendix 5.



zoekpad no. 4 16/g

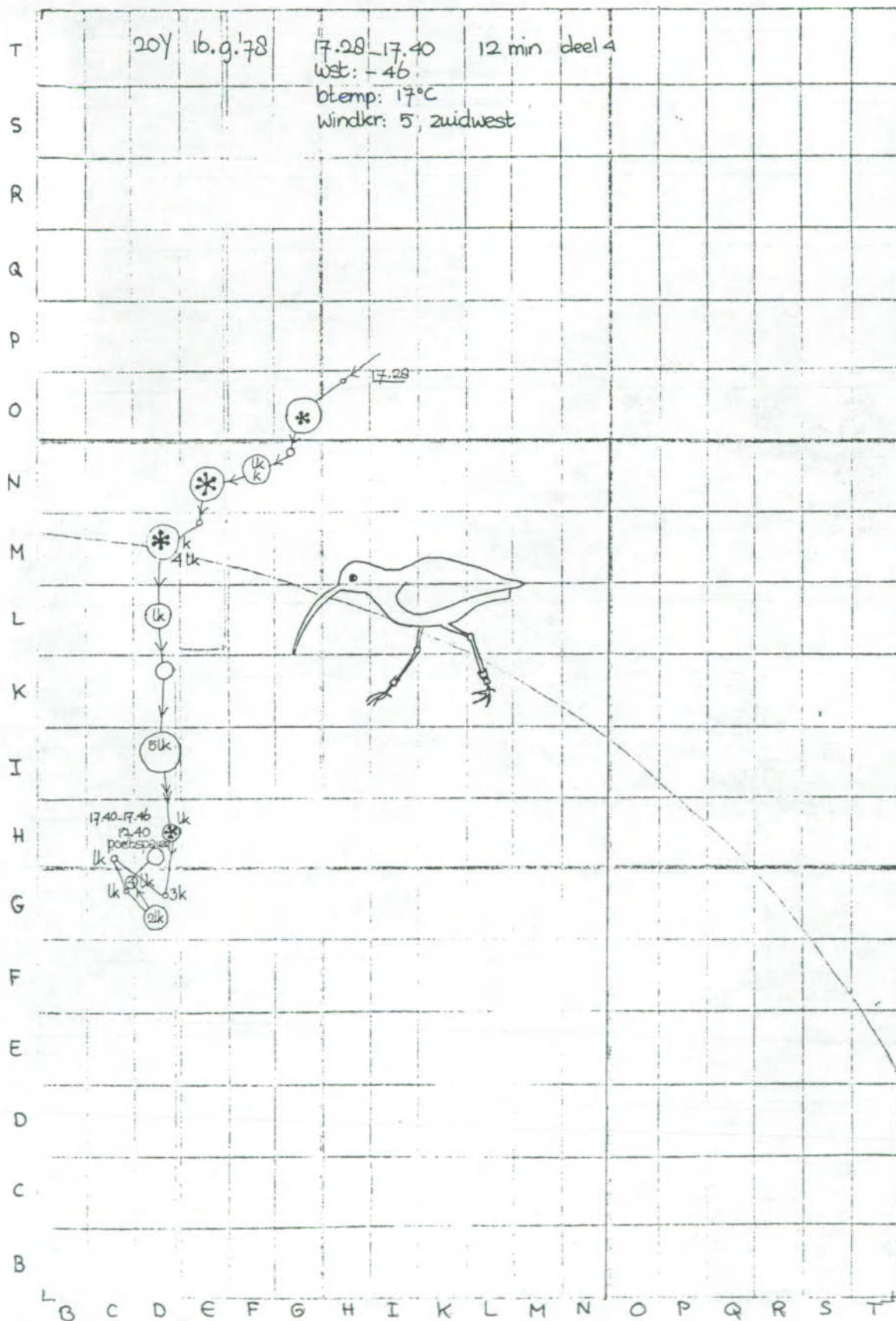
## Appendix 5.



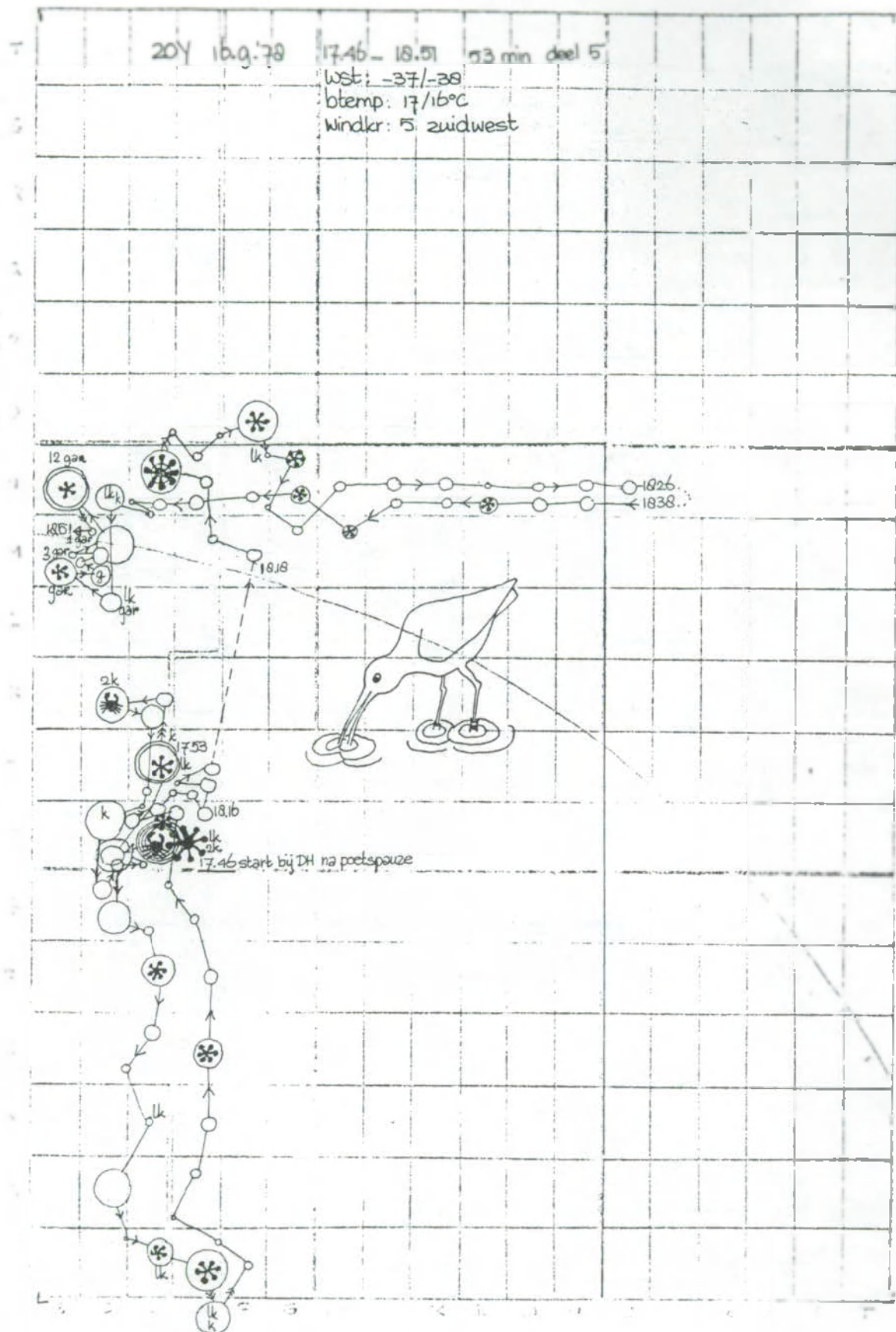


zoekpad no. 5 20/ 16/9 Appendix 5.

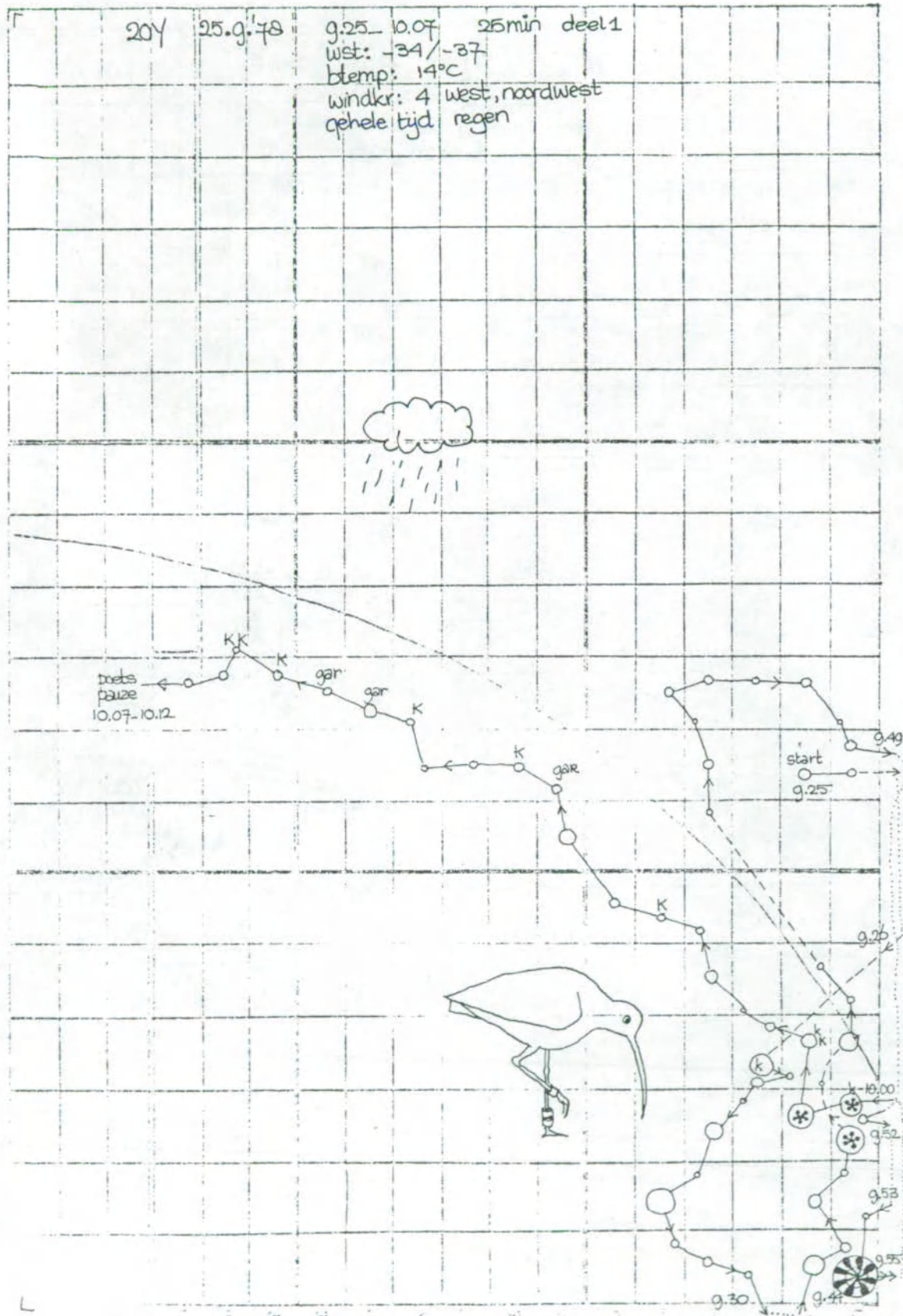




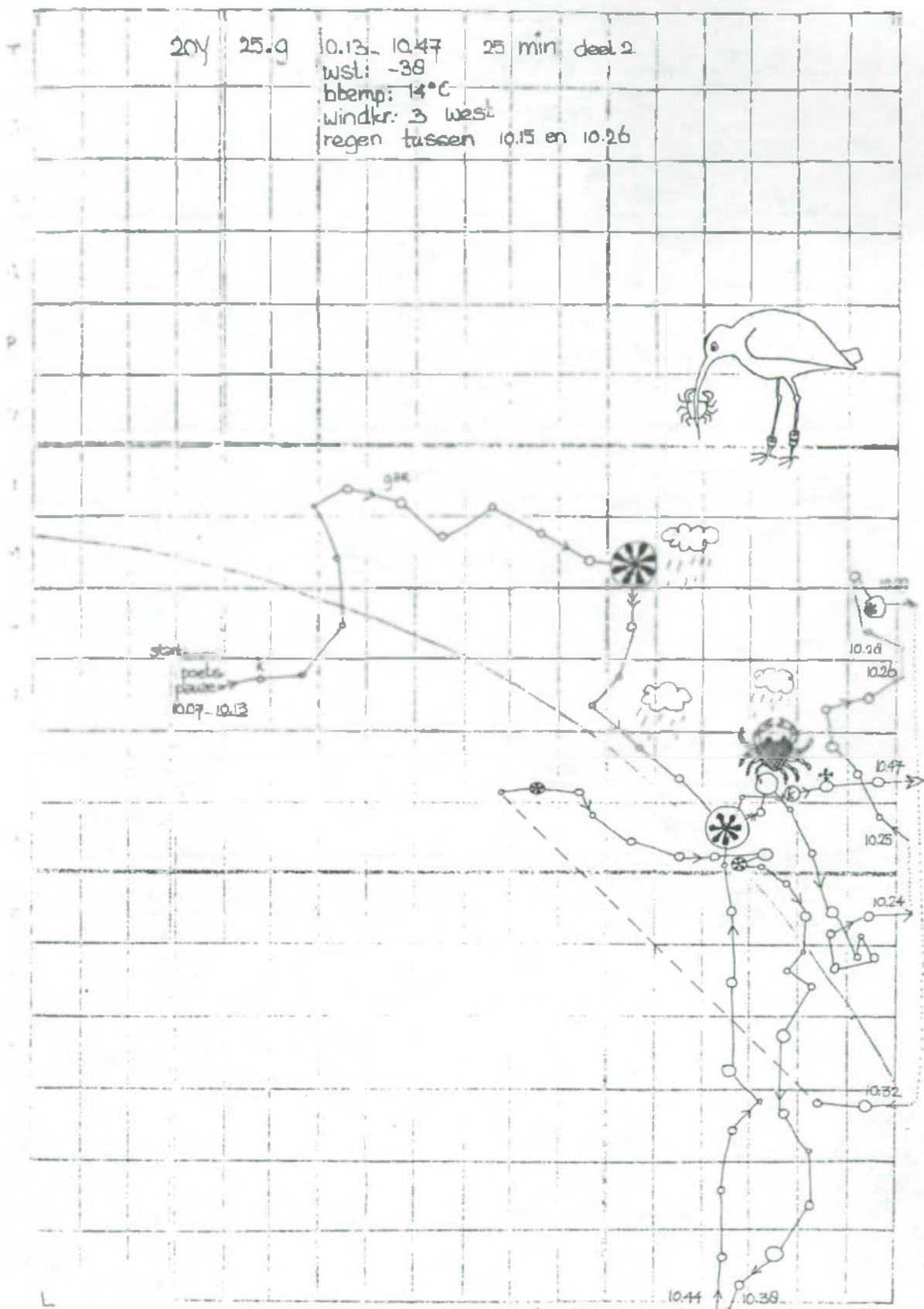
zoekpad no. 6 20Y 16/9 Appendix 5.



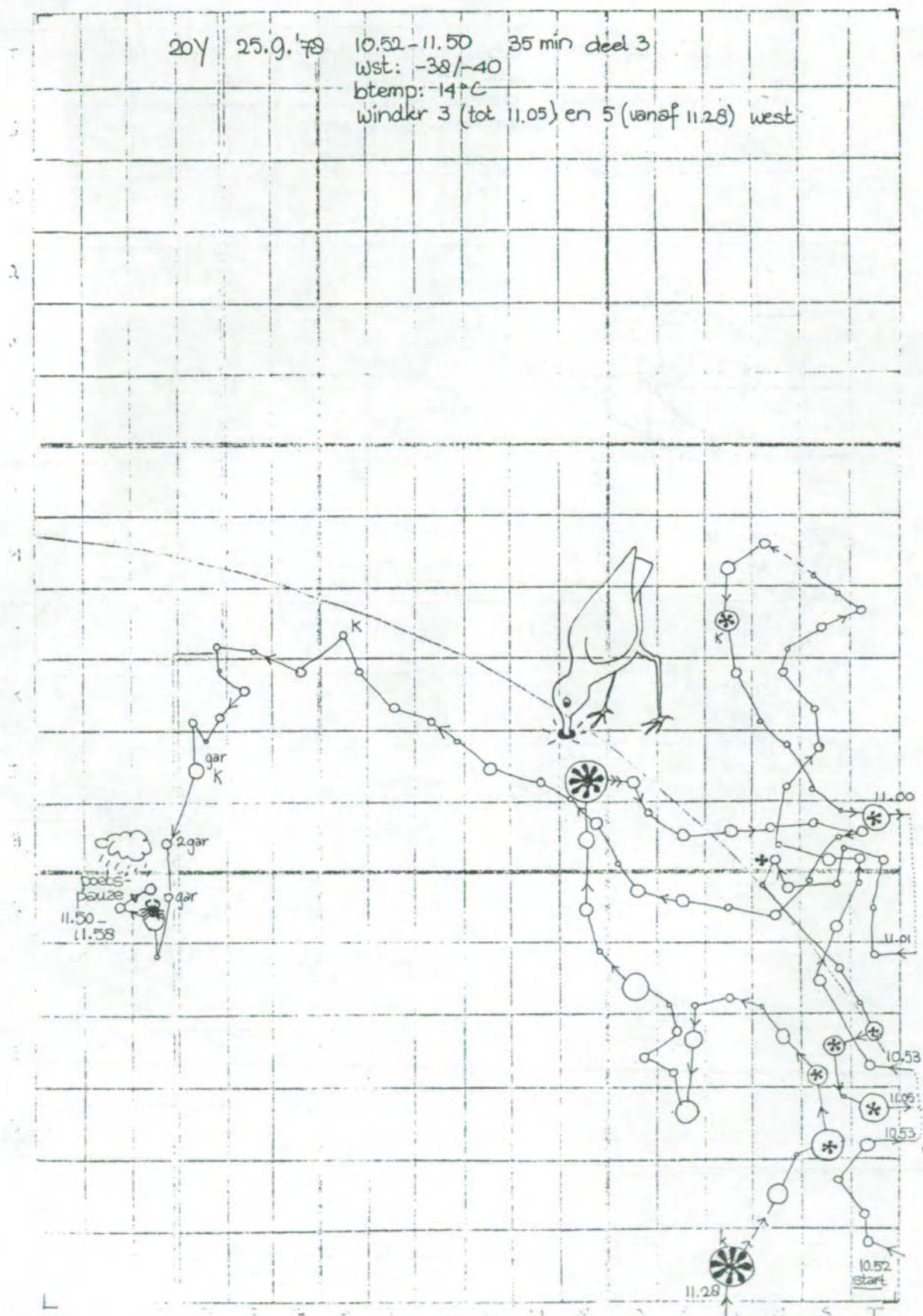




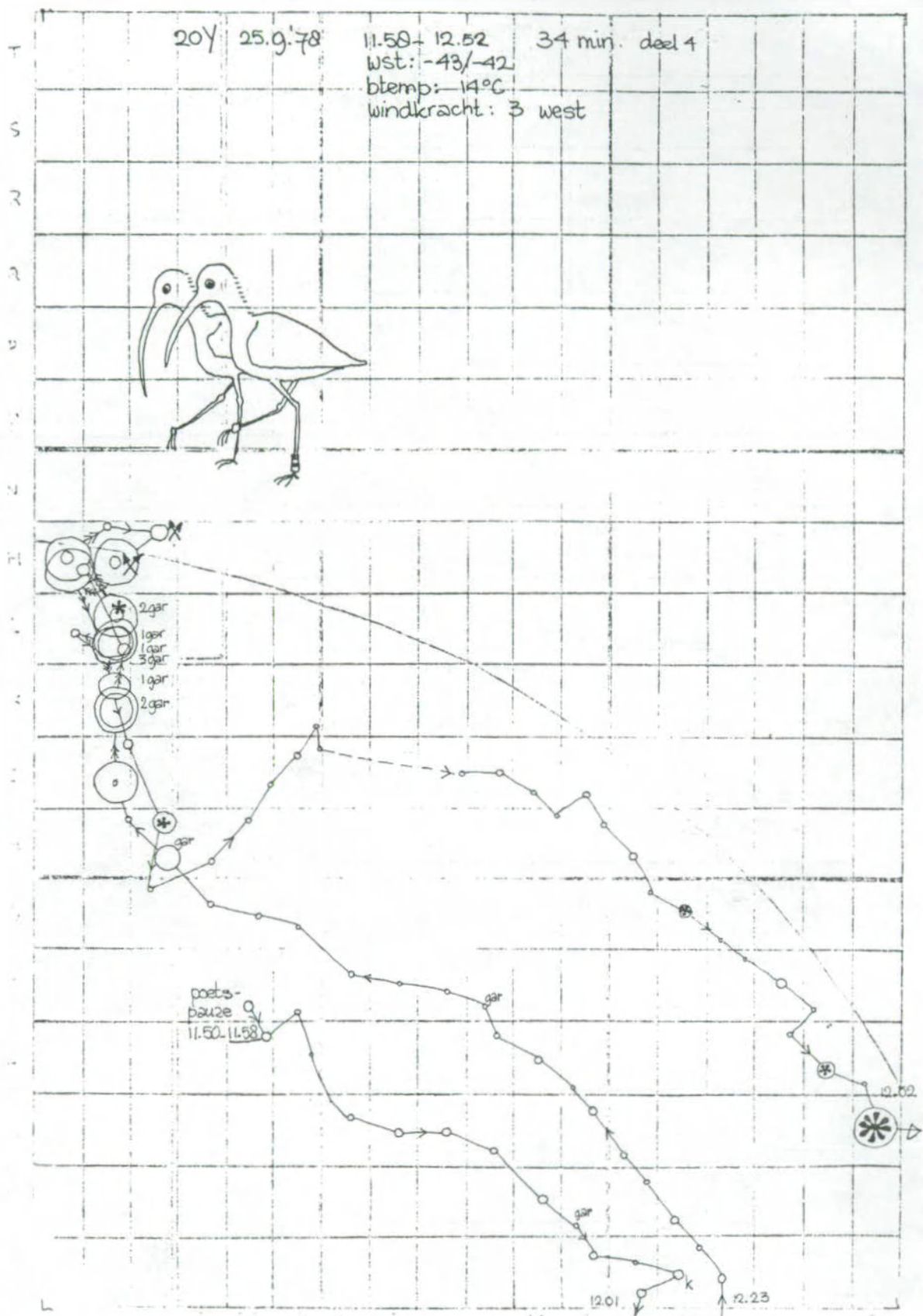
zoekpad no 8 20Y 25/9 Appendix 5.



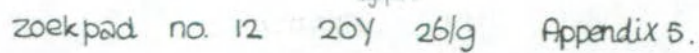


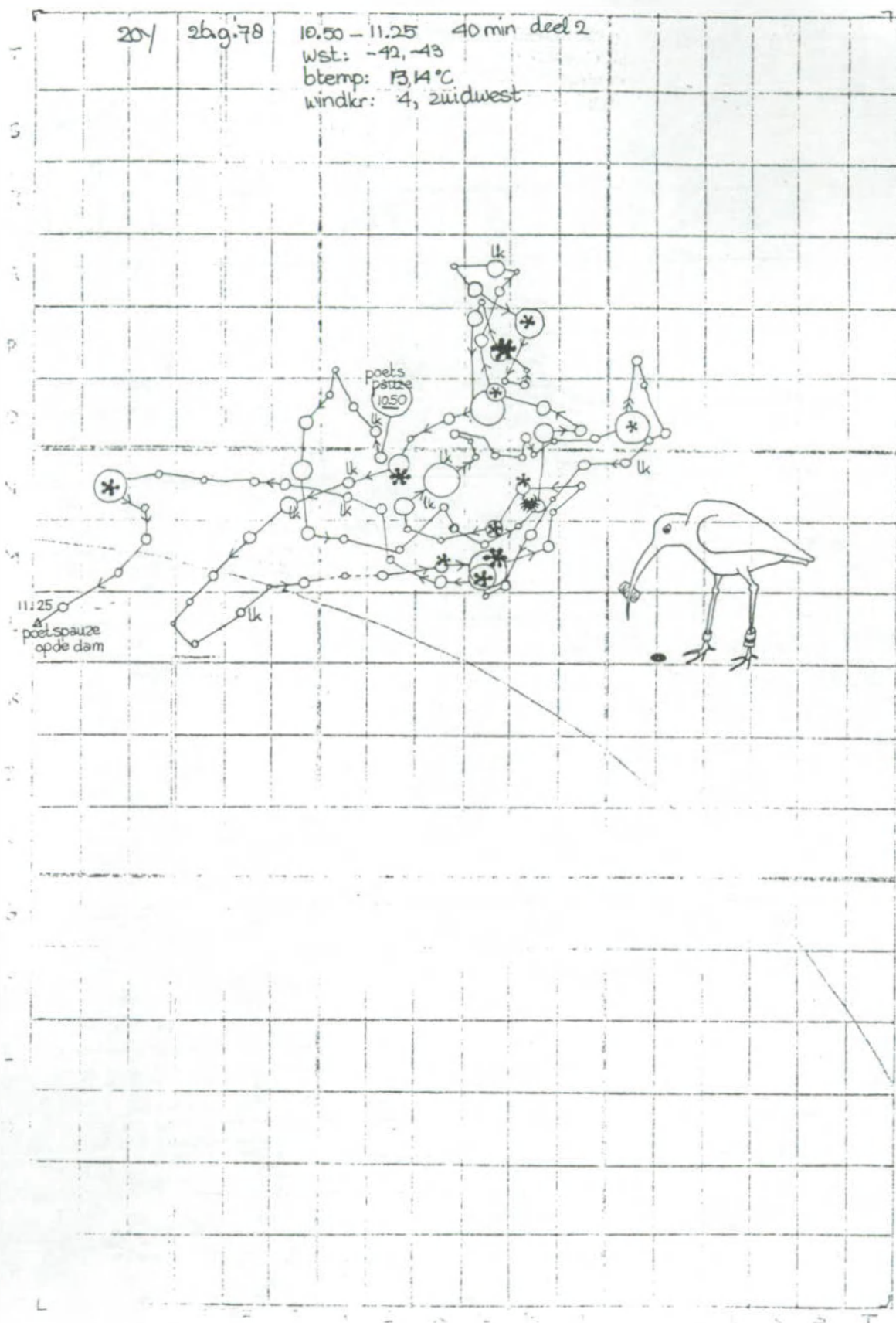


zoekpad no. 10 204 25/9 Appendix 5

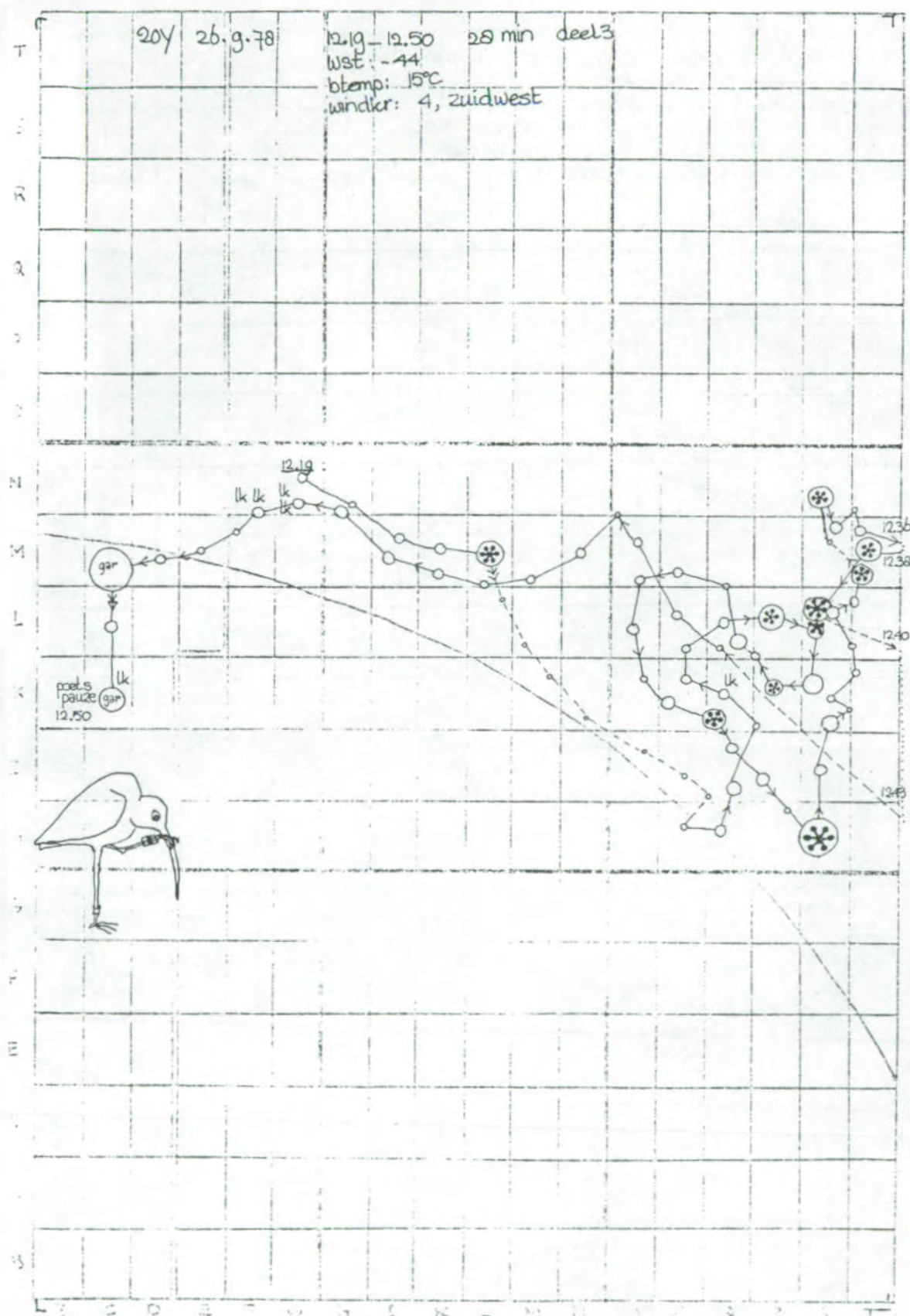


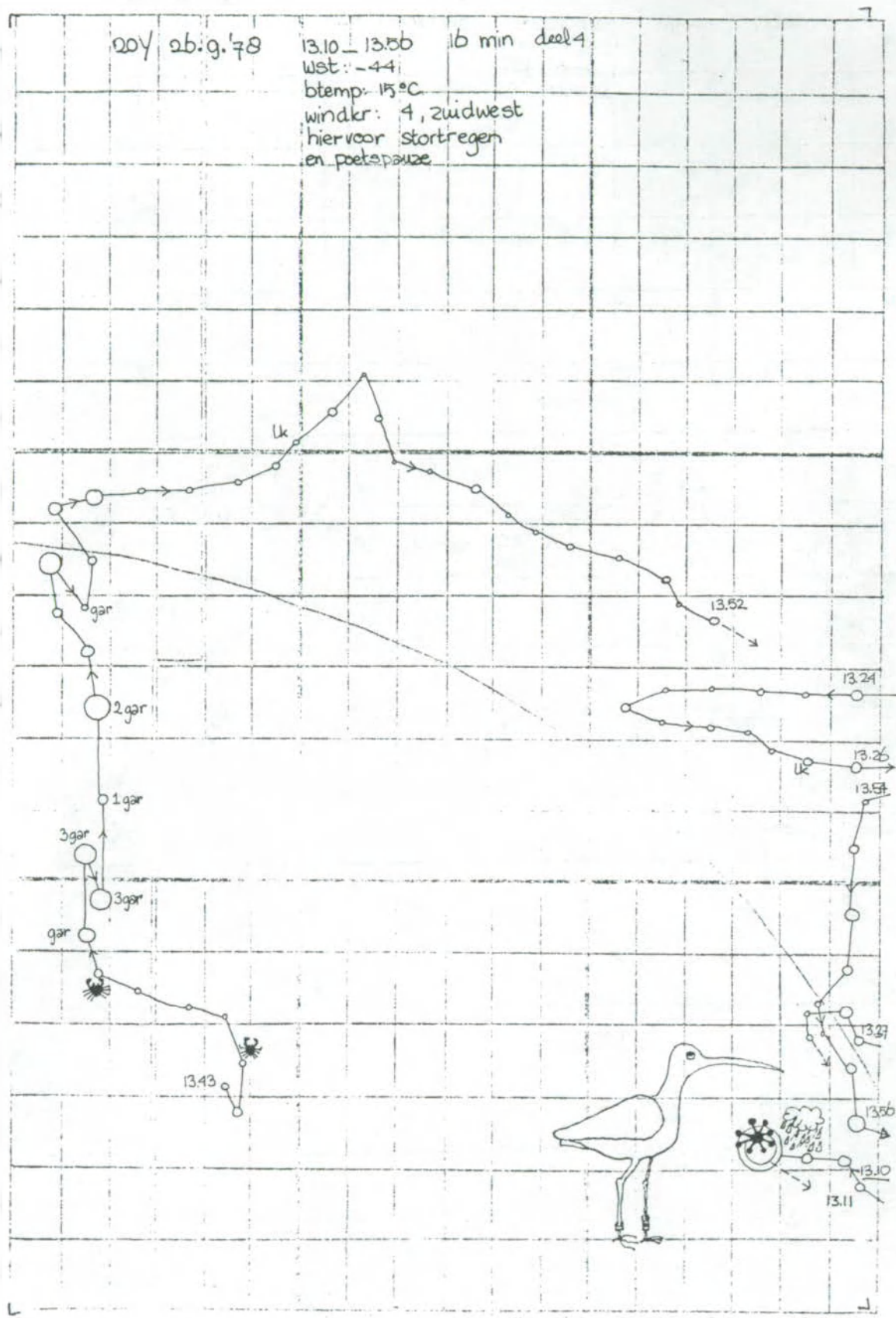






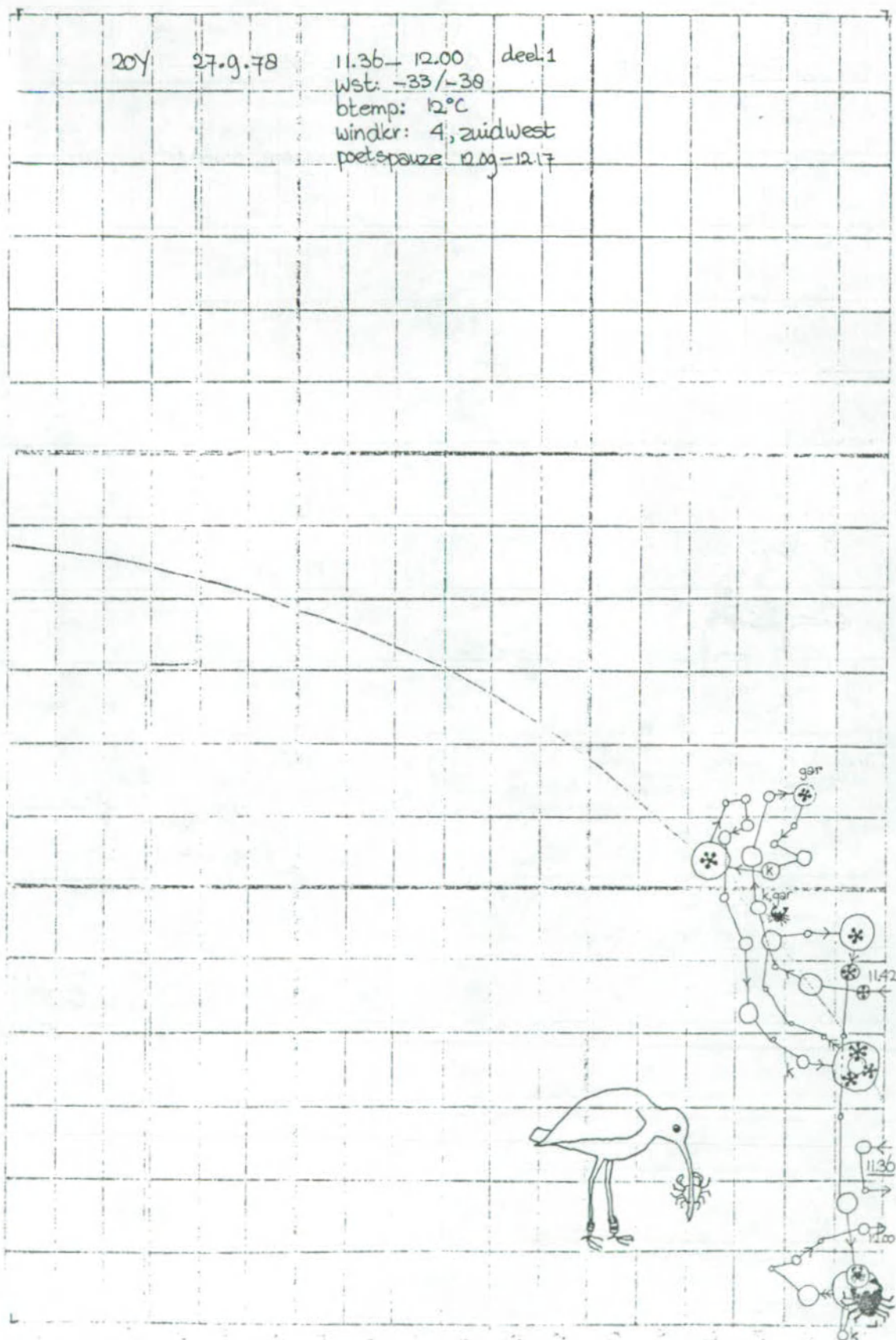


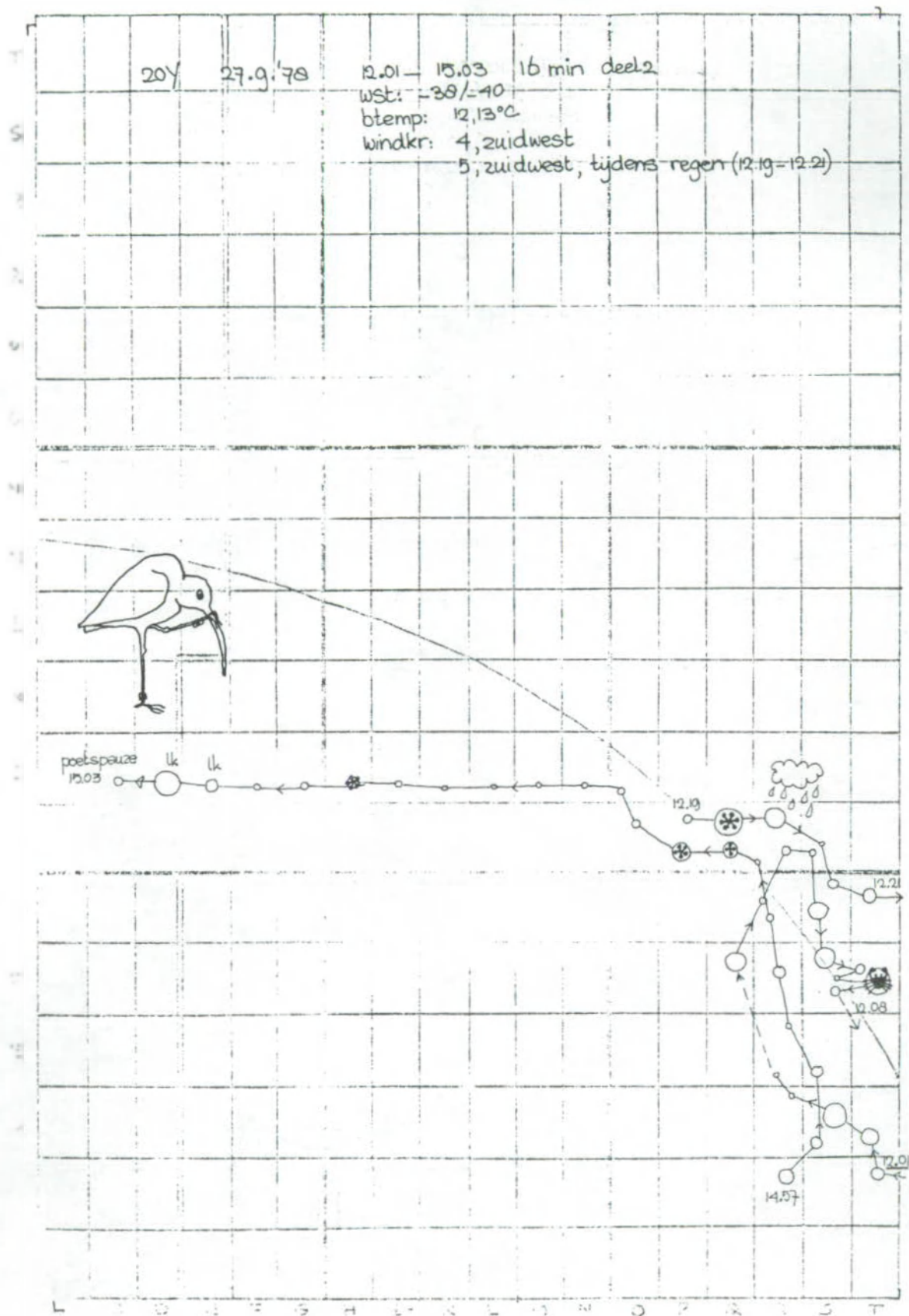




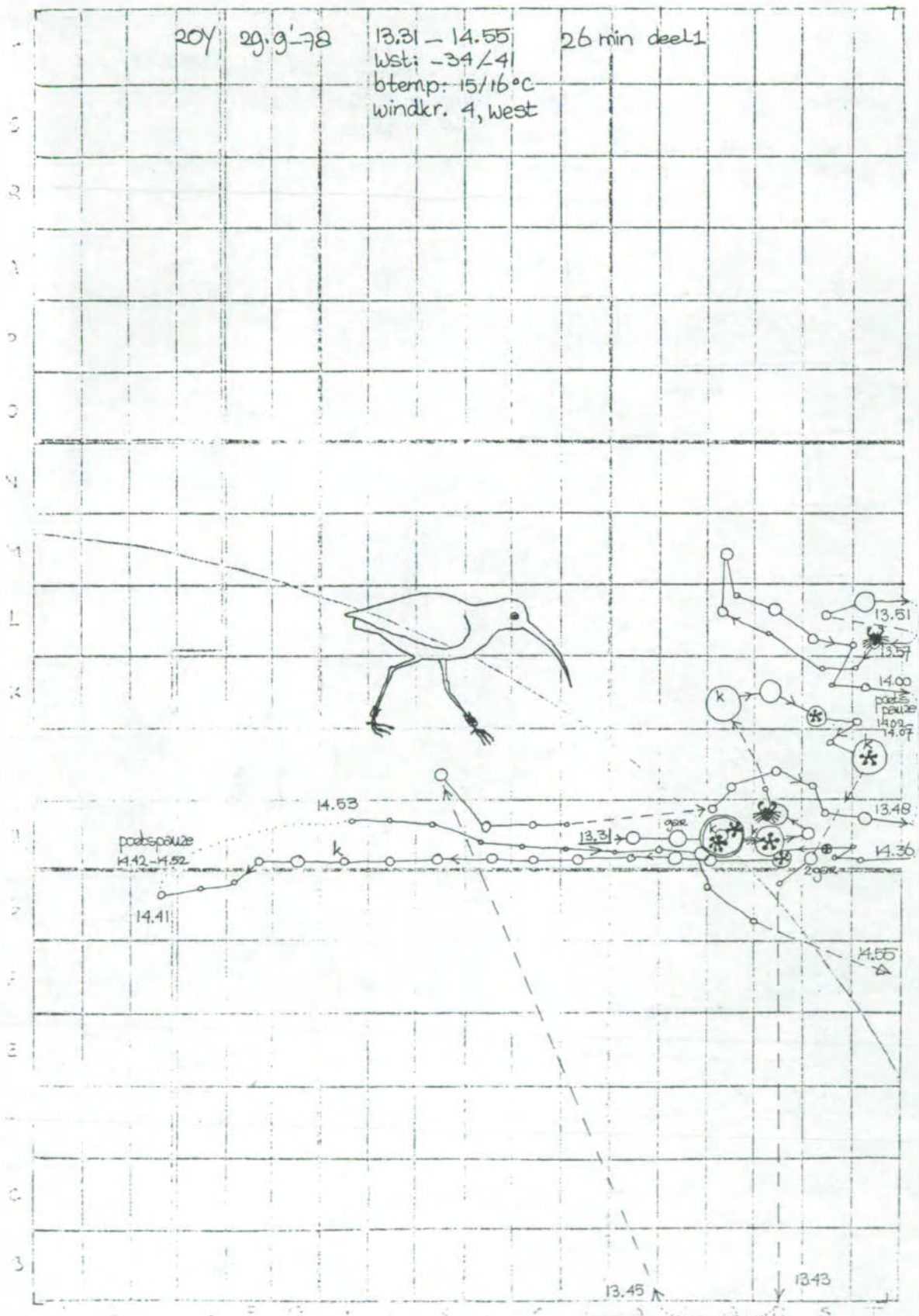


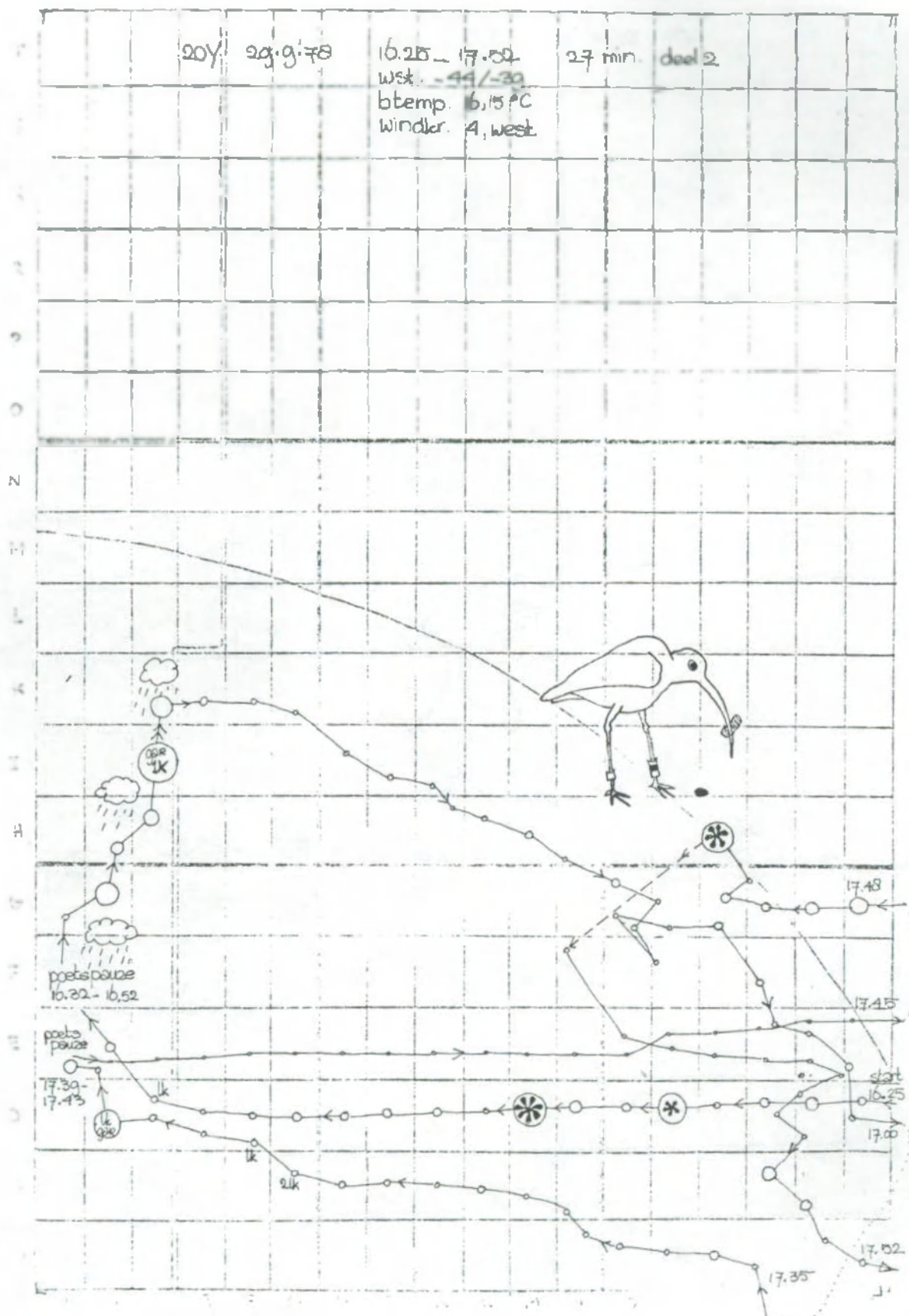
24g.



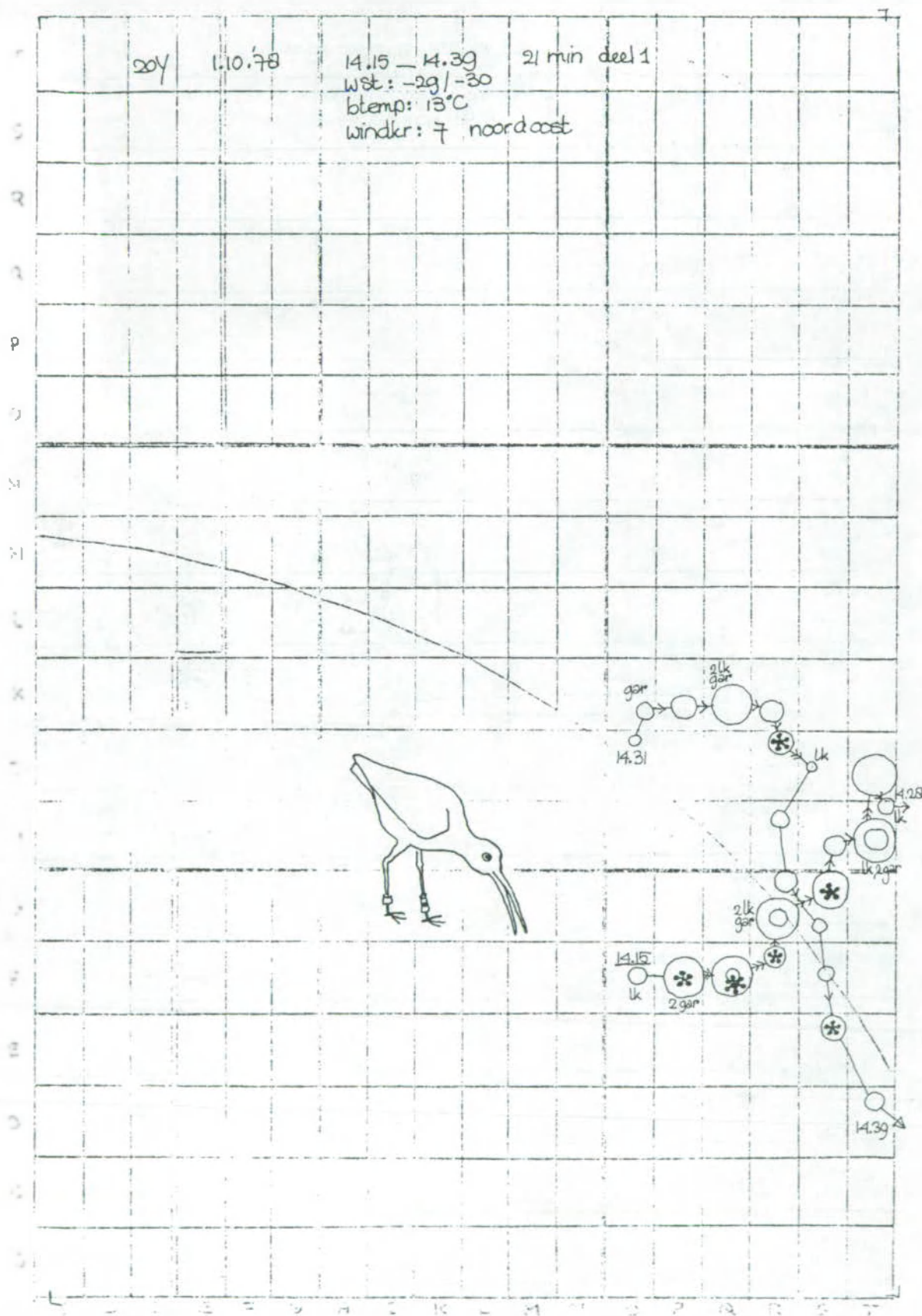


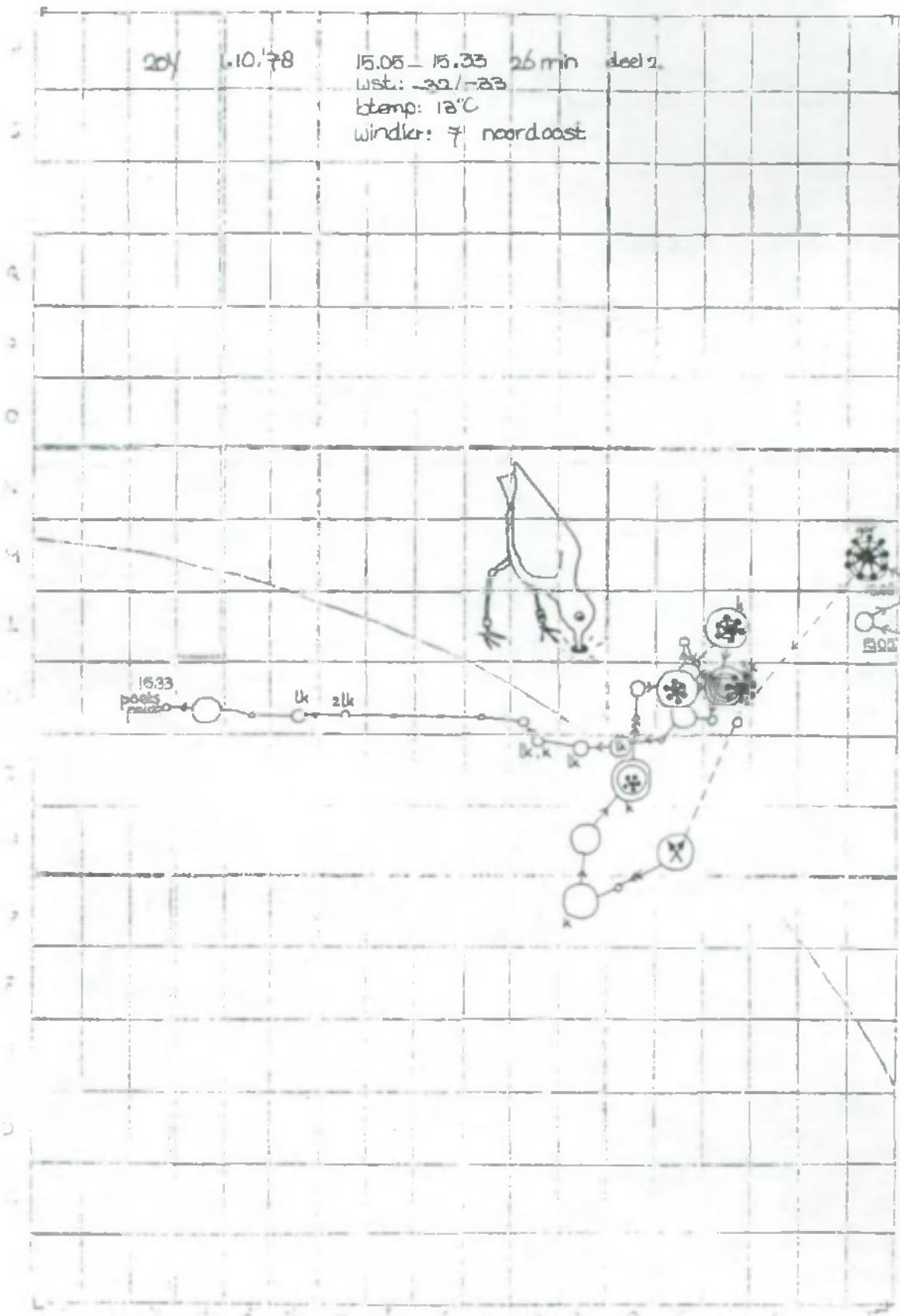




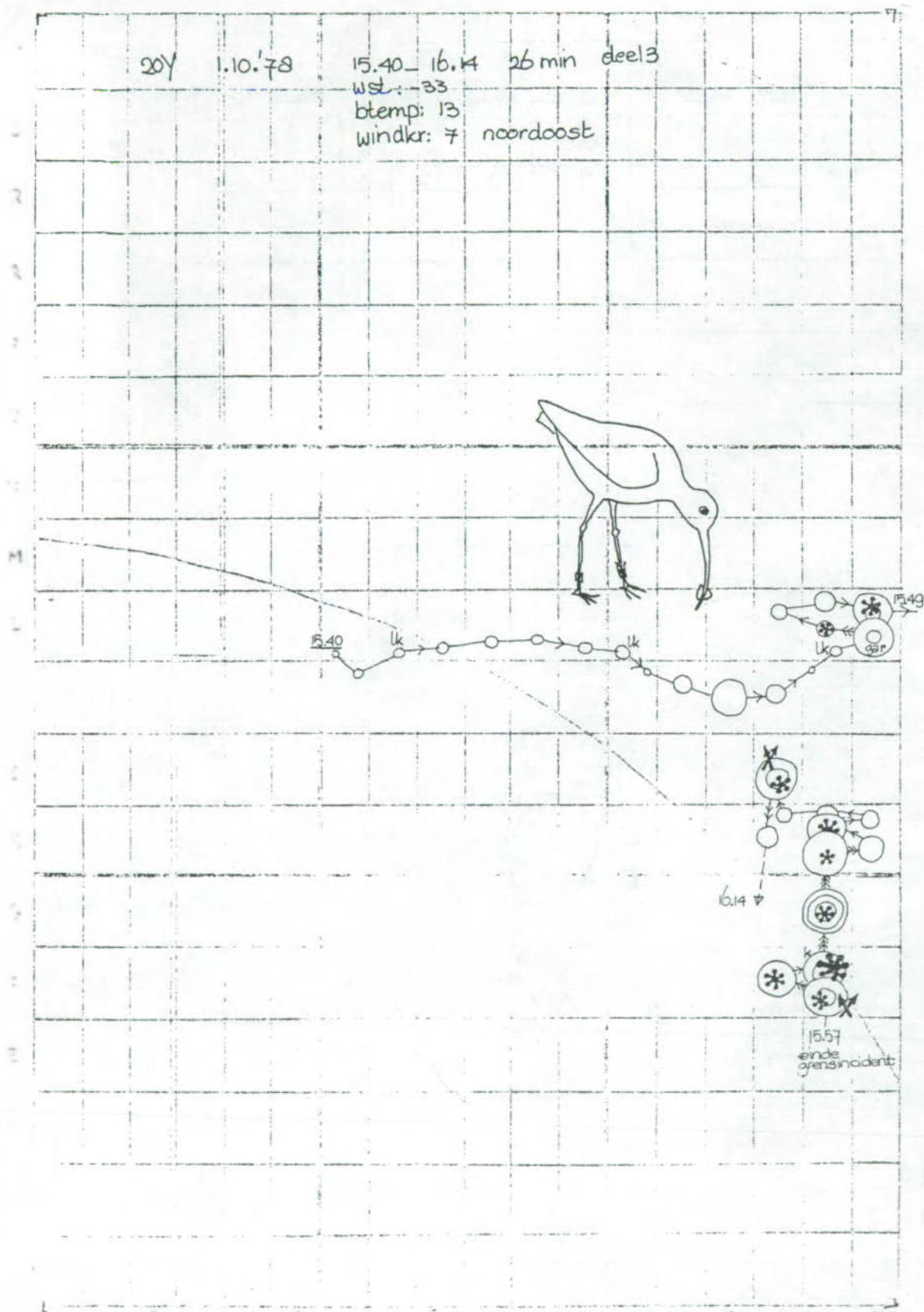


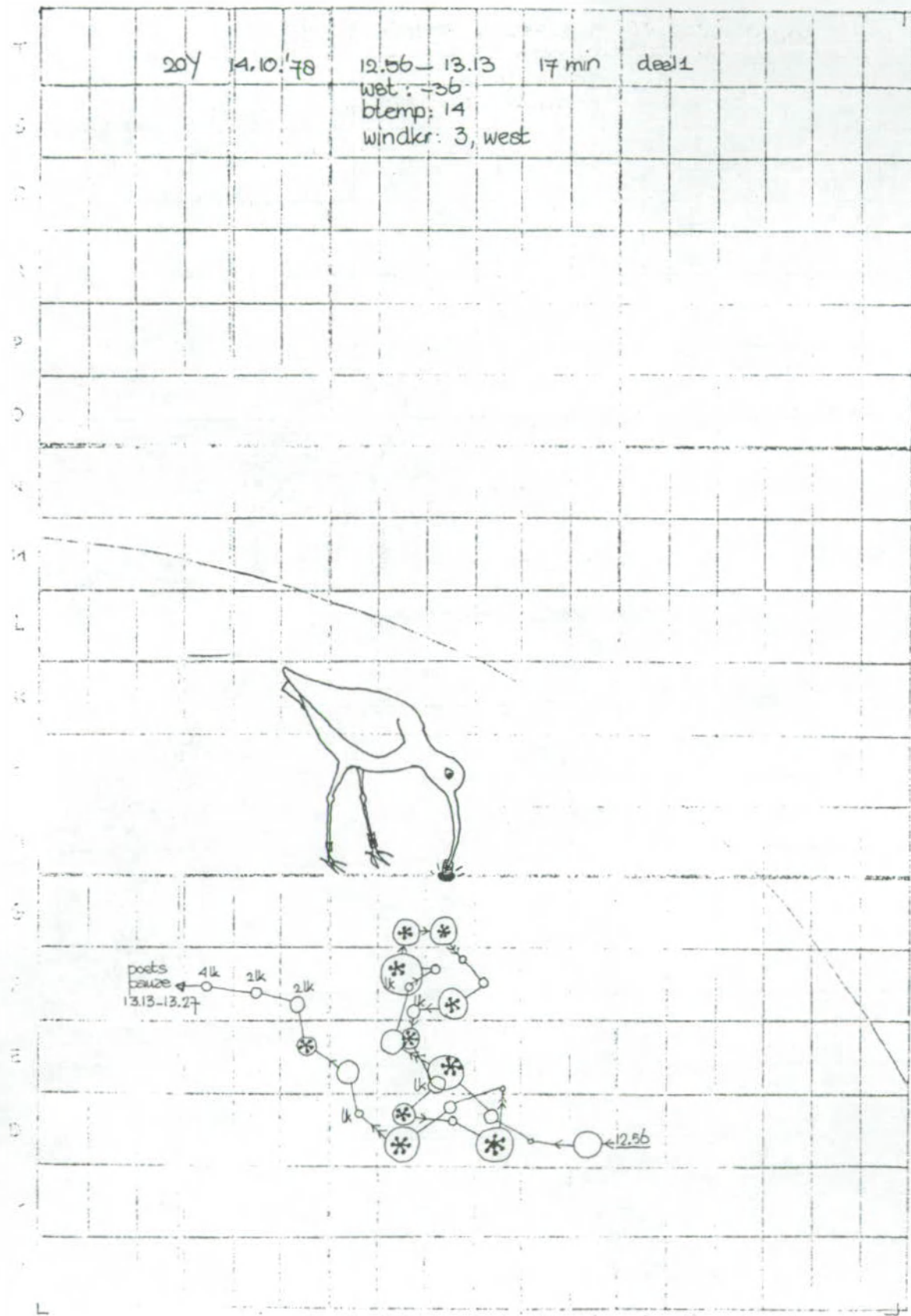


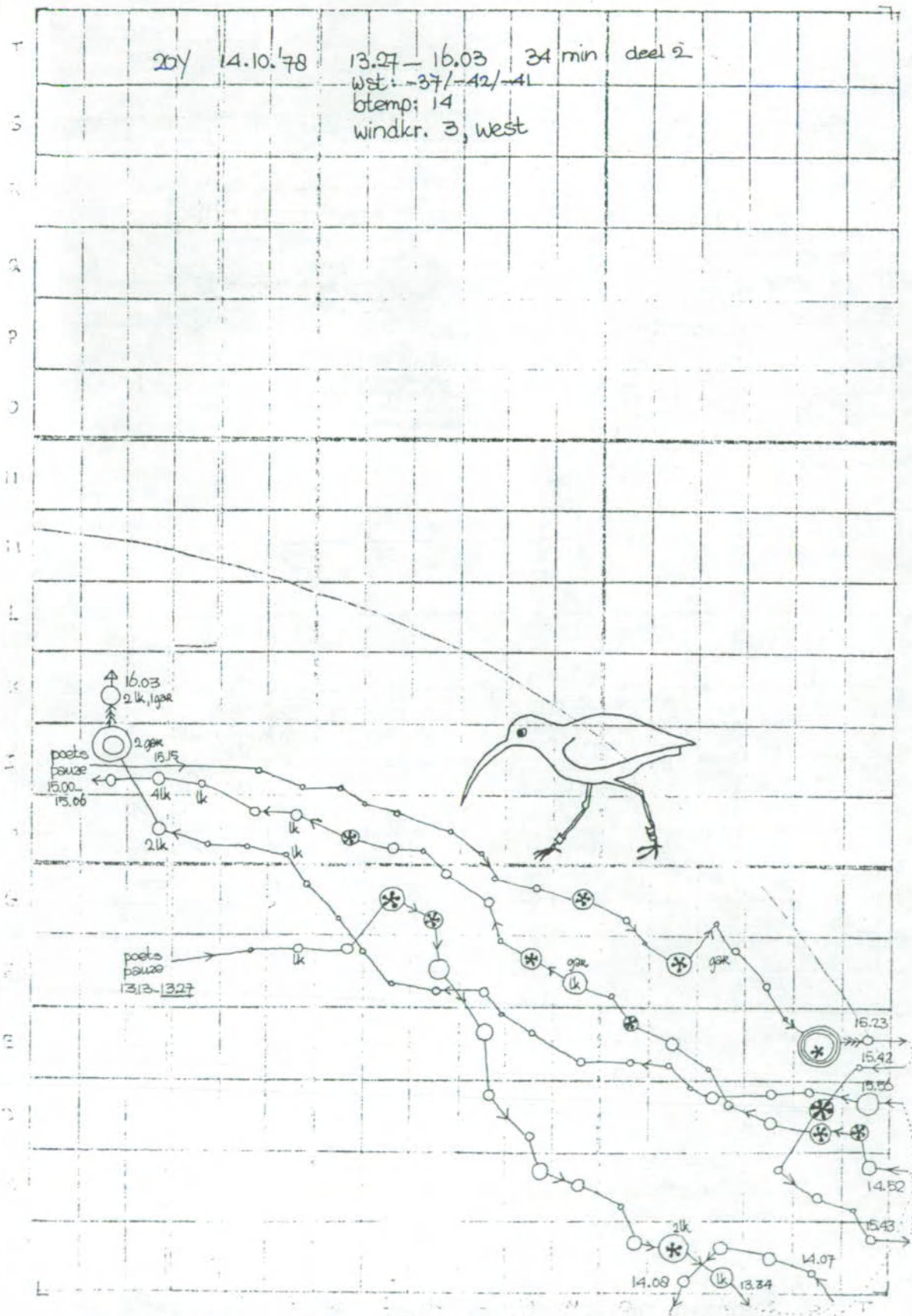




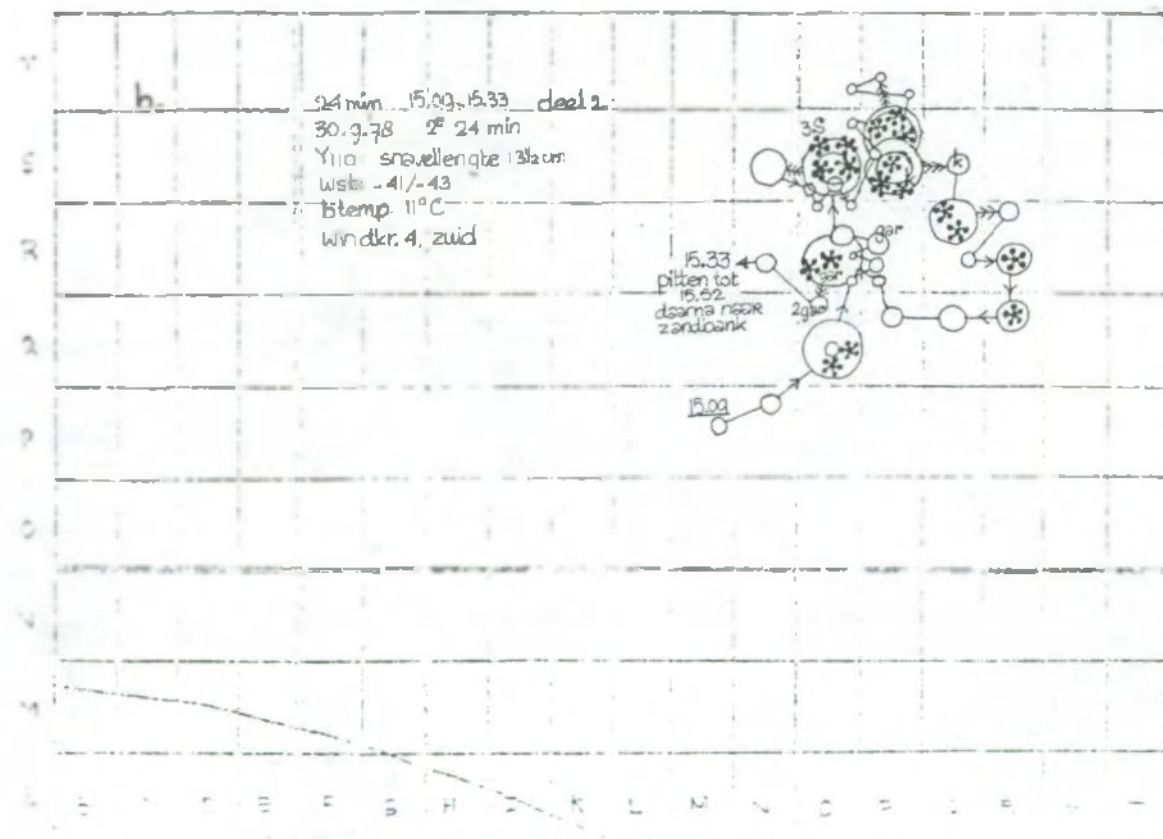
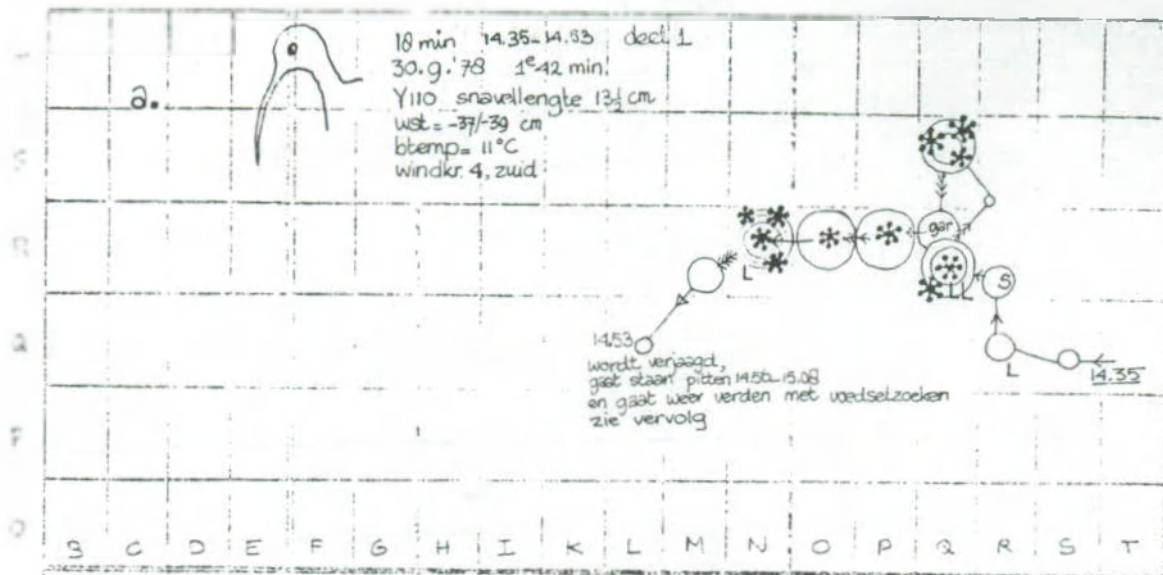




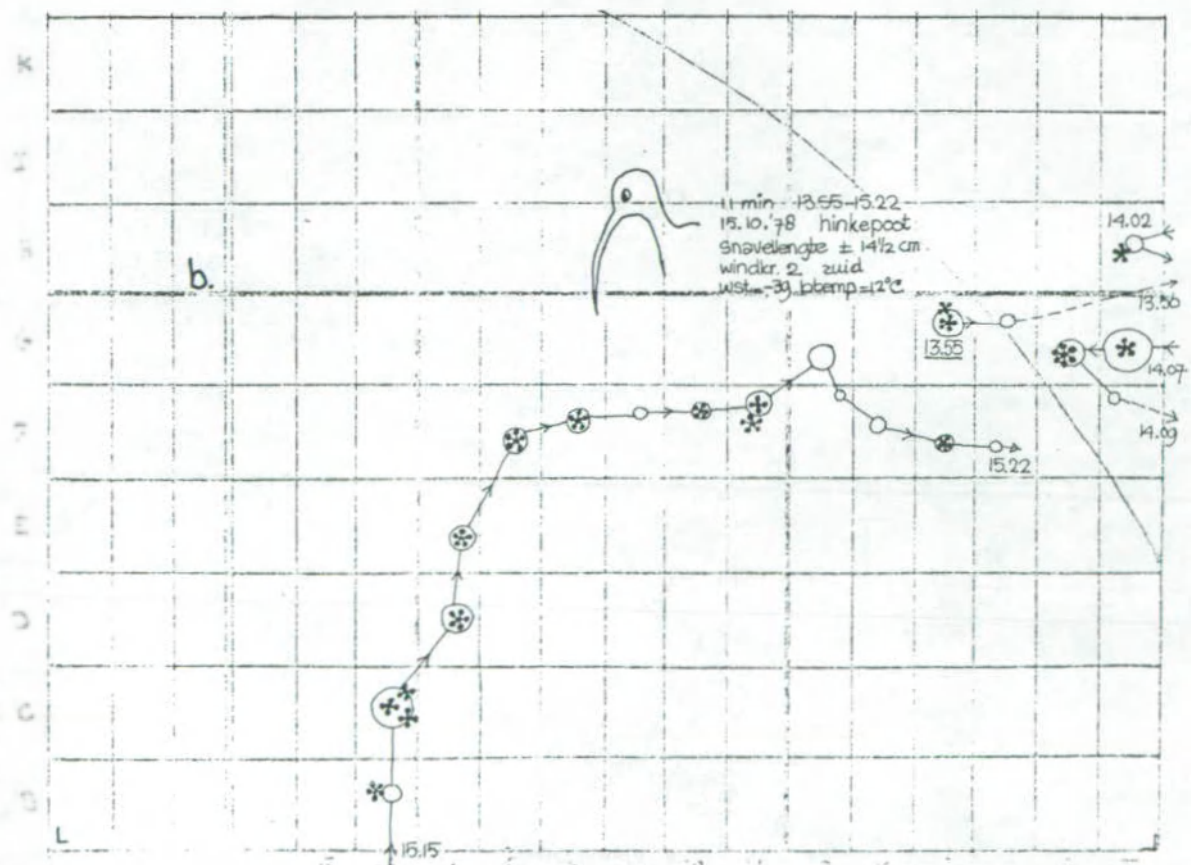
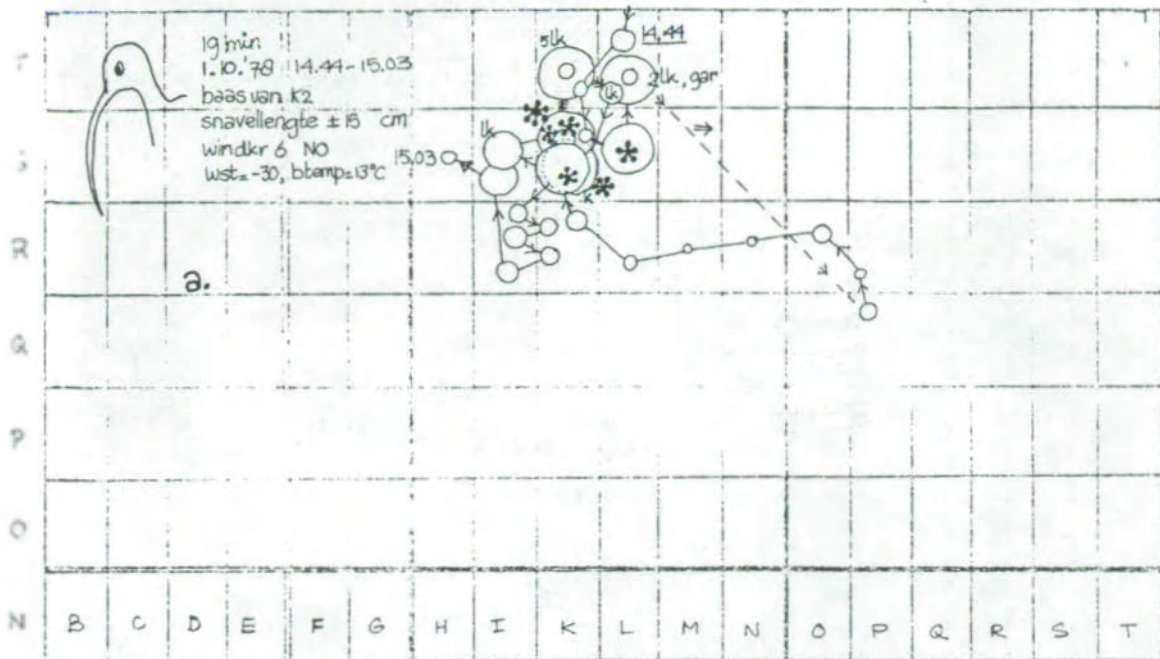




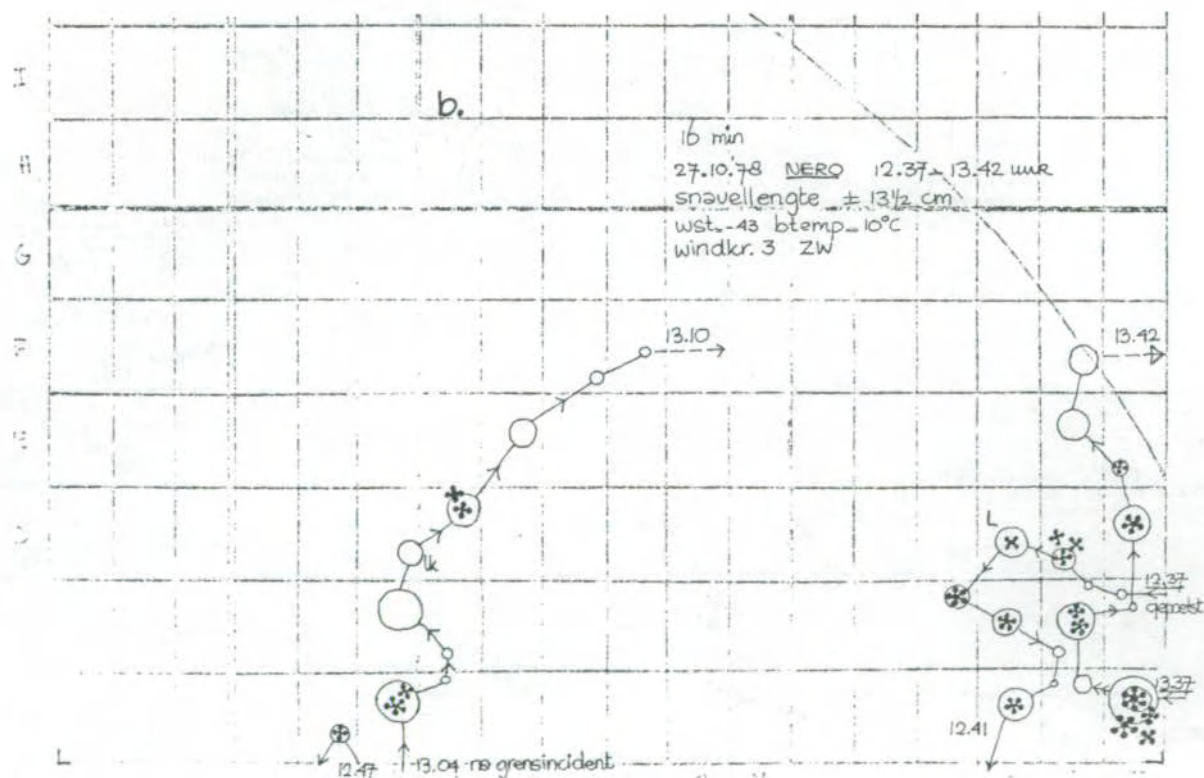
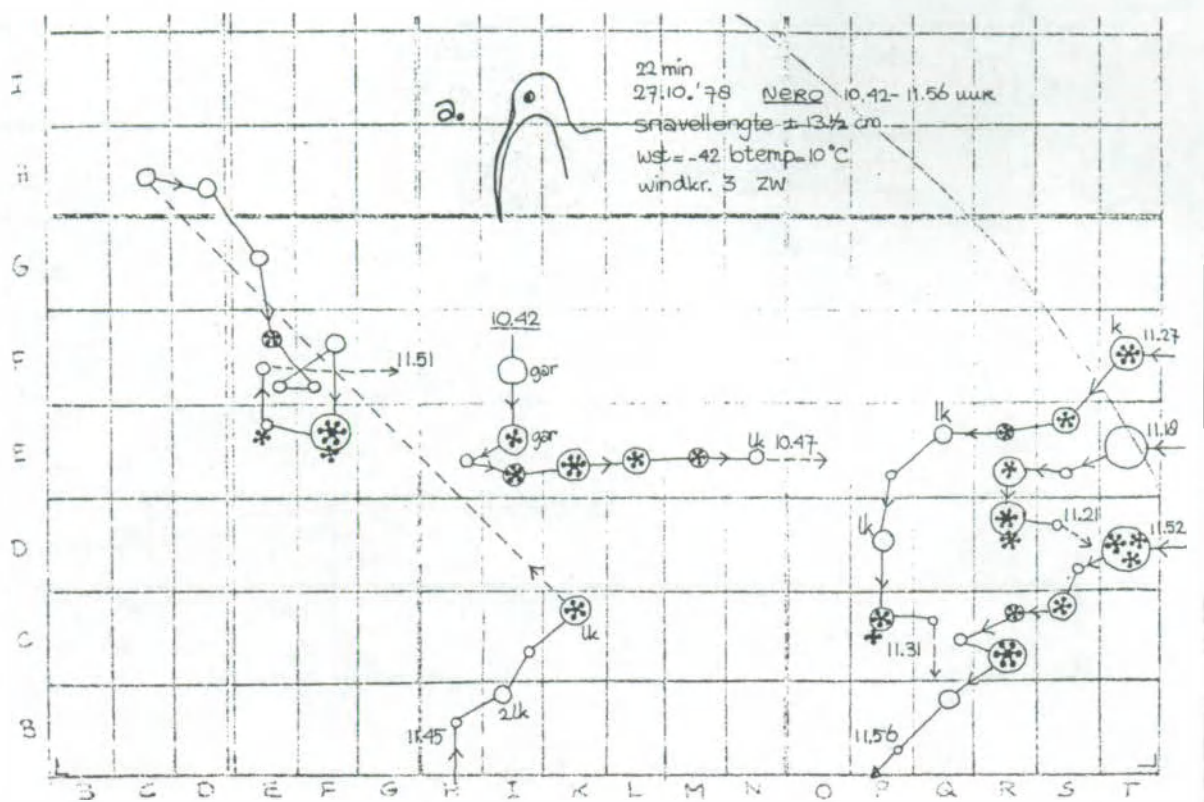






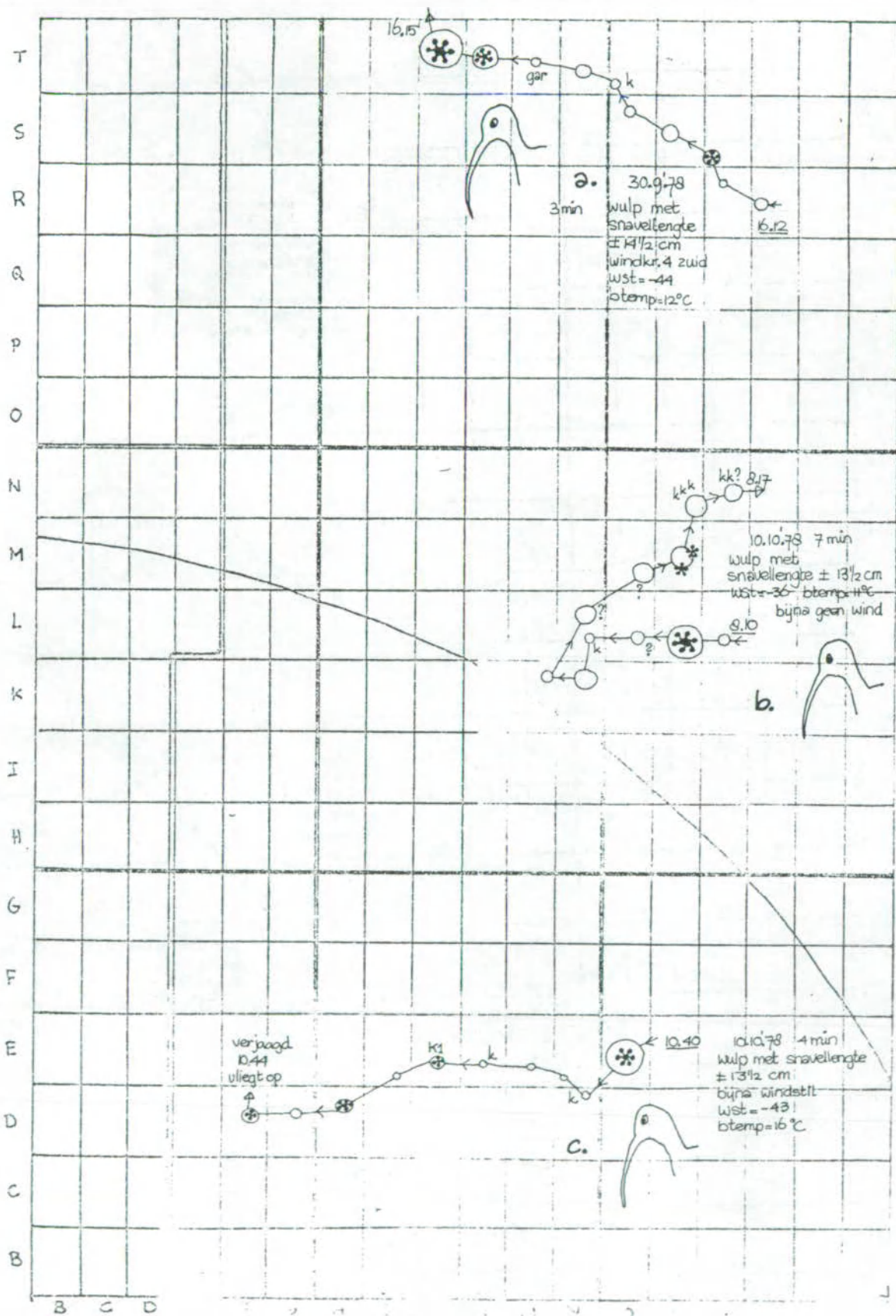


Appendix 5. zoekpad no. 26 a en b: de baas van K2 1/10 en hinkpoot 15/10

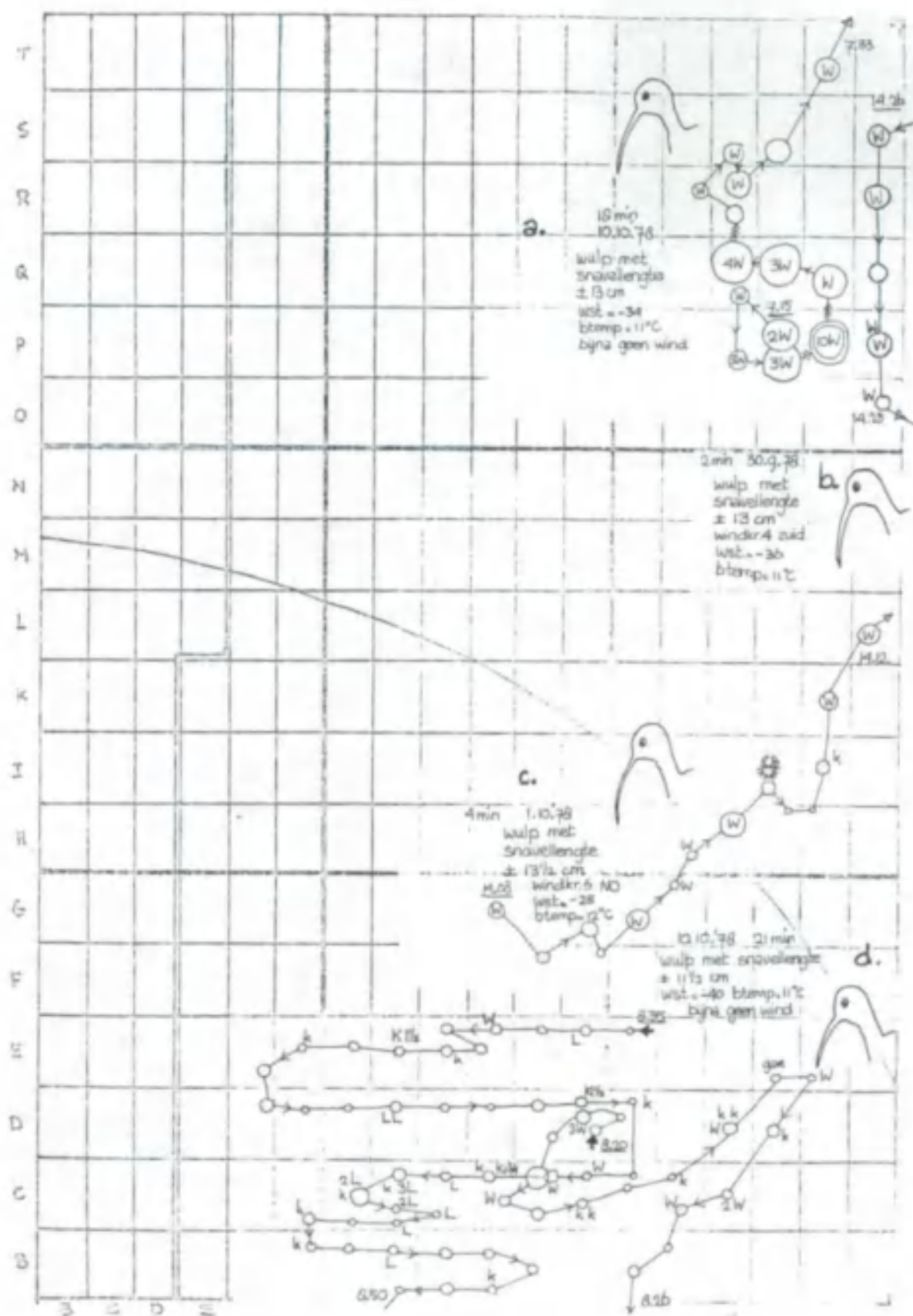


Appendix 5. zoekpad no. 27 a en b: NERO 27/10





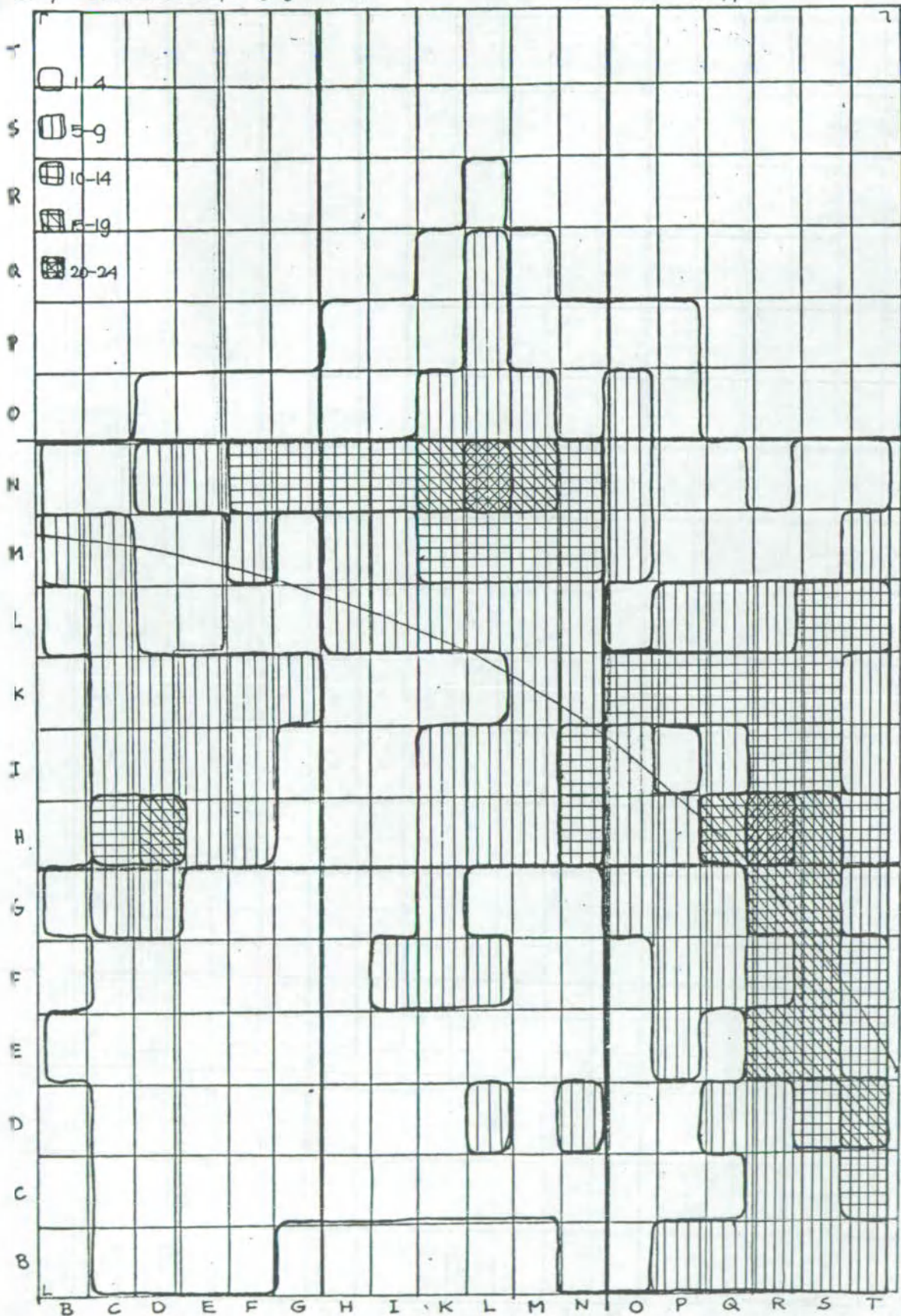
Appendix 5. zoekpad no. 28 a,b,c: diverse gapereters



Appendix 5. Zoekpad. no. 2g a,b,c,d: diverse wormeters.



20Y  $13+16+25+26+27+29.9+1+10.78$  aantal bezoeken per vakje Appendix 6.



T  
 S  
 R  
 Q  
 P  
 O  
 N  
 M  
 L  
 K  
 I  
 H  
 G  
 F  
 E  
 D  
 C  
 B

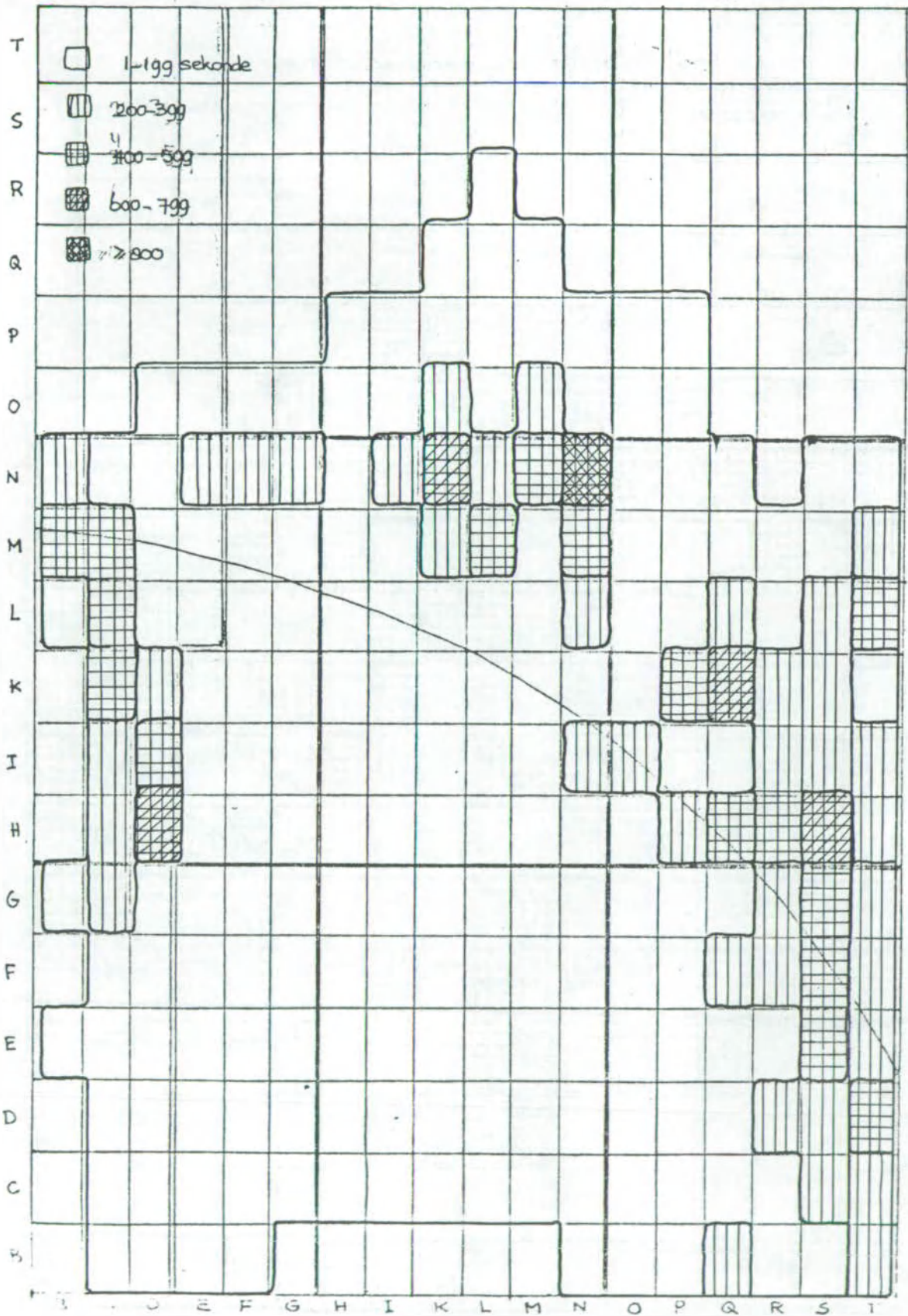
B C D E F G H I K L M N O P Q R S T

1-2  
 3-4  
 5-6  
 7-8



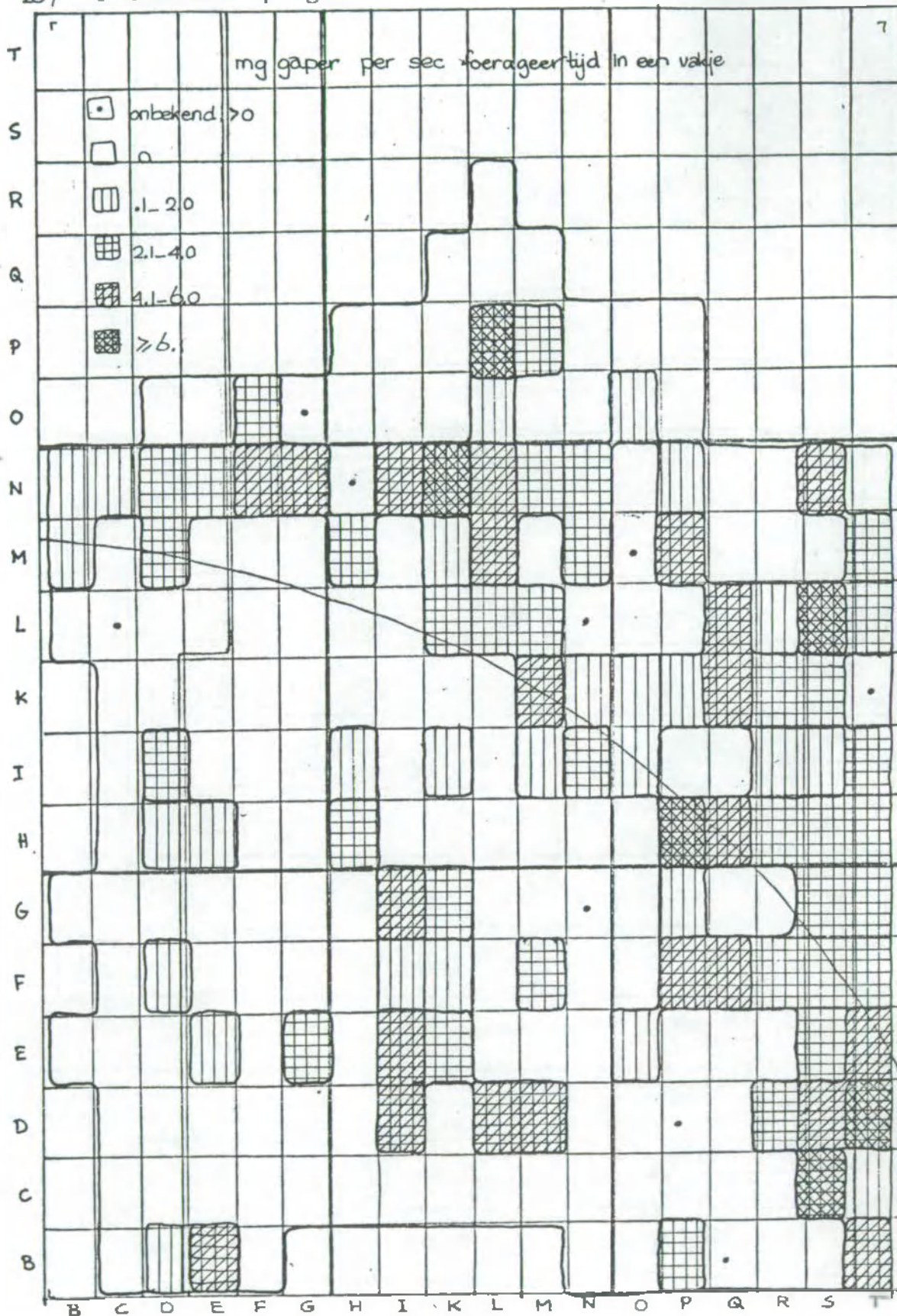
20Y  $13+16+25+26+27+29 \cdot 9 + 1+14 \cdot 10 \cdot 78$  bezoektijd per vakje

Appendix 8.



20Y 13+16+25+26+27+29.9 + 1+14.10.78

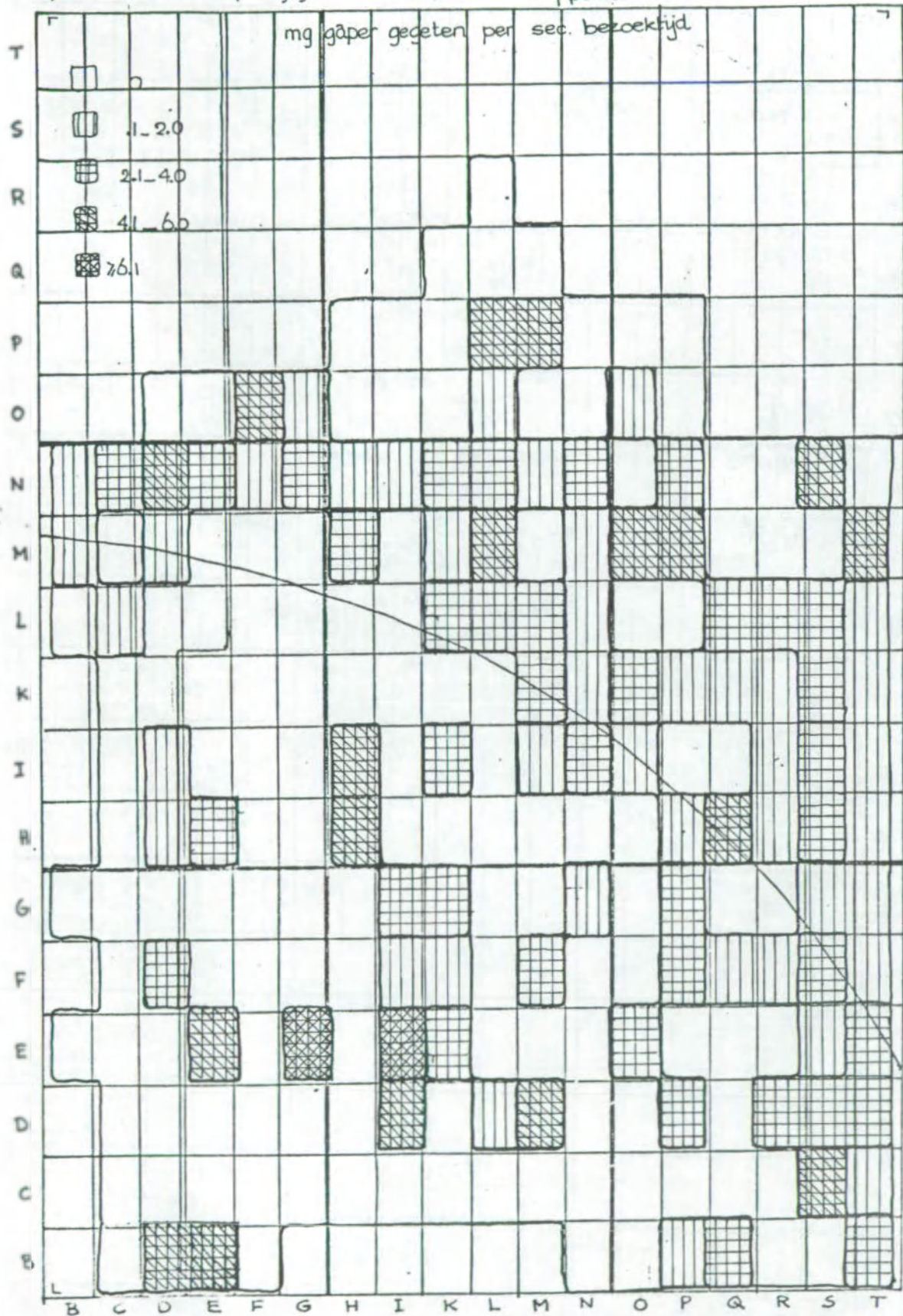
Appendix 9





20Y 13+16+25+26+27+29.9 + 1 + 14.10:78

Appendix 10.



20Y

13+16+20+26+27+29.9+1+14.10.78

agressietijd in sec

Appendix II

