Voedselgebruik en Foerageergedrag van de bonte strandloper (Calidris alpina (L.))

door

Ineke van der Voet

NEDERLANDS INSTITUUT VOOR ONDERZOEK DER ZEE

PUBLICATIES EN VERSLAGEN:

nummer 1968-2

13218

Rechten voorbehouden

Van interne verslagen zijn nadruk of aanhalingen slechts toegestaan met uitdrukkelijke toestemming van het NIOZ.

Voedselgebruik en foerageergedrag van de bonte strandloper (Calidris alpina (L.))

door

Ineke van der Voet

Intern verslag

over

werkzaamheden verricht als doctorale studie

in het tijdvak van Mei - November 1967

aan

het NIOZ, Texel

voor

Prof. Dr. D.J. Kuenen

Zoölogisch Laboratorium

Leiden

onder supervisie van

C. Swennen

NEDERLANDS INSTITUUT VOOR ONDERZOEK DER ZEE

PUBLICATIES EN VERSLAGEN:

nummer 1968-2

Inhoud.

Inleiding pag. 3

1. Aantalsfluktuaties van enige Nederlandse wadvogels " 4

2. Berekening van het aantal bonte strandloper-etmalen voor de Westpunt van Vlieland " 5

3. Kwalitatieve samenstelling van het menu van de bonte strandloper " 7

3.1. Prooisoorten " 7

3.1.1. Insecta en plantenresten " 8

3.1.2. Crustacea " 9

3.1.3. Mollusca " 11

3.1.4. Polychaetae " 11

3.2. Faktoren die invloed hebben op de prooikeuze " 12

3.2.1. Bereikbaarheid " 12

3.2.2. Talrijkheid " 12

3.2.3. Smakelijkheid " 13

4. Bepaling van het voedselverbruik van bonte strandloper " 19

4.1. Tijd per etmaal aan fourageren besteed " 19

4.1.1. Getijdentrek " 19

4.1.2. Schatting van het percentage fouragerende bonte strandlopers gedurende het tij " 20

4.1.3. Nachtelijke aktiviteit " 23

4.2. Foerageermethoden van de bonte strandloper " 24

4.2.1. Vlieland: veldwaarnemingen en enkele proefjes in gevangenschap " 24

4.2.2. Texel: uitgebreider onderzoek aan dieren in gevangenschap " 25

4.2.2.1. Beschrijving van de kooi " 25

4.2.2.2. Het vangen van de proefdieren " 26

4.2.2.3. De verzorging van de proefdieren " 28

4.2.2.4. Het verzamelen van de prooidieren " 29

4.2.3. Beschrijving van de fourageermethoden pag. 30

4.2.3.1. Oogjagen " 30

4.2.3.2. Tastjagen " 30

4.3. Bestaat er verband tussen fourageergedrag en de hoeveelheid buitgemaakte prooien? " 33

4.3.1. Beschrijving van de proeven " 34

4.3.2. Enige opmerkingen t.a.v. de nauwkeurigheid van de proeven " 38

4.3.3. Resultaten " 41

4.3.3.1. De korrelatie tussen prooidichtheid en fourageersukses " 41

4.3.3.2. De korrelatie tussen fourageersukses en fourageergedrag " 42

4.3.3.3. Enige milieu-faktoren die het fourageersukses beinvloeden " 47

4.3.4. Konklusie " 48

4.3.5. De duur van de pikvlaagjes " 48

4.4. Benadering van het voedselverbruik van de bonte strandloper in het Nederlands waddengebied uit het voedselgebruik per etmaal in gevangenschap " 50

5. Samenvatting " 52

6. Literatuur " 53

Inleiding.

Grote aantallen vogels verblijven jaarlijks in het waddengebied: broedvogels, wintergasten zowel als doortrekkers. Als voedsel eisen velen voor langere of kortere tijd een deel van de wadfauna voor zich op, desondanks blijft het waddengebied voor de vogels een aantrekkelijk fourageerterrein. We kunnen dus konkluderen dat de wadfauna ondanks deze predatie niet sterk vermindert (voortplanting, groei en eventueel immigratie).

Wanneer we willen onderzoeken welk effekt de predatie door vogels op de wadfauna heeft moeten we de volgende drie vragen onderscheiden:

1. Wat is de samenstelling (kwalitatief en kwantitatief) van de wadfauna in de loop van het jaar?
2. Hoe verloopt de aantalsfluktuatie van de betreffende vogelsoorten in een jaar?
3. Hoe is het menu van de betreffende vogelsoorten per etmaal samengesteld (kwalitatief en kwantitatief)?

Door kombinatie van de gegevens over aantalsfluktuaties van de vogelsoorten en de samenstelling van hun menu per etmaal kunnen we voor iedere vogelsoort berekenen hoeveel hij van iedere prooisoort per jaar konsumeert: gem. aantal vogeletmalen / jaar x gem. volume gegeten prooi / etmaal. Vervolgens kunnen we de konsumptie van een bepaalde prooisoort door verschillende vogelsoorten sommeren en nagaan in welke verhouding deze totale konsumptie staat tot de hoeveelheid die per jaar in het wad beschikbaar is.

Gezien de grote moeilijkheden die zich voordoen bij de beantwoording van de drie bovengenoemde vragen zullen we genoegen moeten nemen met een zeer grove benadering waarvan we slechts mogen aannemen dat de orde van grootte betrouwbaar is.

De vraag naar de samenstelling van de wadfauna laten we verder rusten. In het hiervolgende zullen ter beschikking staande gegevens over aantalsfluktuaties van vogels in het Nederlands waddengebied kort worden vermeld en be-

sproken, en zal de prooikonsumptie per etmaal van de bonte strandloper (Calidris alpina (L.)), een der talrijkst voorkomende Nederlandse wadvogels nader beschouwd worden.

1. Aantalsfluktuaties van enige Nederlandse wadvogels.

Naast meeuwen nemen de steltlopers een zeer belangrijke plaats in als predatoren van de wadfauna.

Wanneer we ons beperken tot de hoogwatertellingen van Staatsbosbeheer in de jaren 1951 t/m 1953 op de Bosplaat bij Terschelling (Mörzer Bruins en Braaksma, 1954) en op het westelijk deel van Vlieland in de jaren 1953 t/m 1956 (Rooth, 1960) vinden we als hoogste maandcijfers uit de waarnemingsperioden, afgerond op honderdtallen, zoals weergegeven in tabel I.

In deze tabel zien we duidelijk dat de steltlopers, met uitzondering van de broedtijd, steeds het talrijkst zijn. In de broedtijd is het aantal steltlopers bij Vlieland en Terschelling het laagst, in juli begint al iets van de herfsttrek merkbaar te worden. In de nazomer en vroege herfst en in het voorjaar (maart) zijn de steltlopers het talrijkst; in de loop van de periode eind september - februari hangt het aantal pleisterende vogels sterk samen met de aard van de winter. In het voorjaar zien we aanvankelijk een geringe toename tengevolge van doortrekkende vogels en vervolgens een snelle afname naar de broedtijd toe.

De meest algemene steltlopersoorten zijn bij Vlieland en Terschelling scholekster, wulp, rosse grutto, kanoetstrandloper en bonte strandloper.

Uit tabel II blijkt dat op Vlieland en Terschelling samen de bonte strandloper het rijkst vertegenwoordigd is. Onderaan de tabel is een sommering van de maandcijfers gegeven om dit feit te illustreren.

In augustus, september en oktober bestaat zelfs ongeveer 50 % van de steltloperbevolking op Vlieland uit bonte strandlopers (zie ~~fig.~~ Graf. Ia)

Voor Terschelling vinden we dergelijke hoge percentages in het voorjaar: maart en april (zie ~~fig.~~ Graf. Ib).

De bonte strandloper vormt ten aanzien van de predatie dus een belangrijke groep. Er zijn aanwijzingen dat dit niet alleen voor Vlieland en Terschelling geldt.

Tijdens een hoogwatertelling die werd gehouden in het gehele Nederlandse waddengebied op 22 en 23 augustus 1963 werd de geografische verspreiding van de bonte strandloper gekonstateerd zoals is weergegeven in tabel III en op het bijbehorende kaartje (Fig. 1a) (de telling werd georganiseerd door de Werkgroep voor Oecologisch Wadonderzoek, Staatsbosbeheer, RIVON, en de vogelwerkgroepen van CJN en NJN; verslag: Rooth, 1960).

Scholekster (163000 exx), wulp (45000 exx), rosse grutto (23000 exx), kanoetstrandloper (132000 exx) en bonte strandloper (98200 exx) waren ook tijdens deze telling de meest algemene steltlopersoorten.

Op het kaartje zijn de bonte strandlopers aangegeven als percentage van het totaal aantal steltlopers.

Opvallend is het hoge percentage bonte strandlopers op Texel, Vlieland, Terschelling, Schiermonnikoog en Griend en hun afwezigheid aan de zuidkust van de Waddenzee.

Ehlert (1964) geeft als resultaat van zeer frekwente tellingen in de periode maart t/m oktober 1959 bij het Duitse waddeneiland Mellum aantalsfluktuaties van bonte strandloper, kanoetstrandloper en drieteenstrandloper. Het betreft hier kleinere aantallen, maar de fluktuaties vertonen sterke gelijkenis met die van de maandcijfers voor de zelfde soorten op Vlieland en Terschelling. Van de drie genoemde soorten is de bonte strandloper er gemiddeld het talrijkst.

2. Berekening van het aantal bonte strandloper-etmalen voor de westpunt van Vlieland.

Met behulp van de maandcijfers voor de bonte strandloper uit tabel II kunnen we het voor West-Vlieland geldend aantal bonte strandloper-etmalen per jaar berekenen wanneer we aannemen dat deze getallen een indruk geven

van de maandgemiddelden.

Zoals Rooth (1960) meedeelt heeft hij het hoogste aantal in een bepaalde maand gedurende zijn waarnemingsjaren opgegeven. Als maandgemiddelden gebruikt liggen deze getallen dus te hoog. Het gebied op Vlieland, genoemd door Rooth (1960), werd in de jaren 1956 t/m 1965 verschillende malen geteld door de Werkgroep voor Oecologisch Wadonderzoek (tabel IV). De hieruit beschikbare gegevens kunnen we per maand middelen en vergelijken met de cijfers uit genoemde publikatie om te zien in hoeverre deze gepubliceerde cijfers afwijken van de berekende maandgemiddelden.

Zoals uit tabel IV blijkt variëren de aantallen voor eenzelfde maand van jaar tot jaar sterk. De getallen die door Rooth als maandmaxima van tellingen gedurende drie jaar worden opgegeven, worden door de gemiddelde cijfers van de werkgroep in negen van de twaalf maanden overtroffen. Ze zijn dus zeker niet als uitzonderlijk hoog te zien. Om voor de berekening van het aantal bonte strandloper-etmalen per jaar zo betrouwbaar mogelijke maandcijfers te hebben werd uit de resultaten van de werkgroep en die van Rooth een totaal gemiddelde genomen.

Aantal bonte strandloper-etmalen per jaar voor West-Vlieland:

(jan x 31) + (feb x 28) + ... + (dec x 31) = 3.772.000

De aantallen bonte strandlopers in tabel III geven tegelijkertijd de aantallen bonte strandloper-etmalen per gebied op 22 augustus 1963 aan. Wanneer we aannemen dat deze getallen een benadering van het gemiddelde aantal bonte strandlopers in de verschillende gebieden voor augustus geven, kunnen we het voor 22/23 augustus 1963 geldende aantal bonte strandloper-etmalen met 31 vermenigvuldigen en als totaal aantal bonte strandloper-etmalen voor augustus in de verschillende gebieden beschouwen.
Nemen we bovendien aan dat de aantalsfluktuaties in de verschillende delen van het waddengebied parallel verlopen, zodat de aantalsverhouding tussen de verschillende gebieden in de loop van het jaar konstant is, dan kunnen

we zelfs voor ieder gebied het jaarlijkse aantal bonte strandloper-etmalen berekenen. Voor Vlieland, Terschelling en Mellum is een dergelijk parallel verloop in de aantalsfluktuaties gekonstateerd (zie tabel II en pag 5) "Ehlert (1964) geeft.. etc), zij het dat de overeenkomst globaal is.

Totaal aantal bonte strandloper-etmalen per jaar voor een willekeurig gebied (x) in het waddengebied:

$$E_x = \frac{E_v}{bs_v} \cdot bs_x$$

waarin: E_v = totaal aantal bonte strandloper-etmalen per jaar voor West-Vlieland

bs_v = aantal bonte strandlopers op West-Vlieland geteld op 22/23 augustus 1963 (tabel III)

bs_x = aantal bonte strandlopers in gebied x geteld op 22/23 augustus 1963 (tabel III)

Op fig. ~~3~~ 1b zijn de aldus berekende aantallen bonte strandloper-etmalen per gebied aangegeven. Het totaal voor het gehele waddengebied komt dan op ongeveer 25.000.000 bonte strandloper-etmalen per jaar.

Het behoeft geen betoog dat de getallen in fig. 3 slechts als orde van grootte beschouwd mogen worden.

Alleen frekwente tellingen als op Vlieland en Terschelling gedaan, over een groot aantal jaren voor de genoemde gebieden kunnen maandgemiddelden opleveren die een betrouwbaar beeld geven van aantallen en fluktuaties. Dergelijke gemiddelden zouden in een aanmerkelijk nauwkeuriger benadering van de werkelijkheid resulteren.

3. Kwalitatieve samenstelling van het menu van de bonte strandloper.

3.1. Prooisoorten.

Ehlert (1964) onderzocht de maaginhoud van 151 bij het Duitse waddeneiland Mellum geschoten bonte strandlopers. In zijn artikel geeft hij bovendien

een volledig overzicht van de voorgaande literatuur over prooikeuze door bonte strandlopers. In tabel V geven we een beknopte samenvatting van deze literatuur.

Van Beusekom en Verweij (1930) hebben de maaginhoud van 7 bonte strandlopers (slachtoffers van de vuurtoren bij Oudorp) onderzocht. De resultaten hiervan zijn eveneens in tabel V opgenomen.

Anorganisch materiaal wordt in de meeste artikelen opgegeven. Ehlert vermeldt dat meer dan 80 % van de onderzochte magen over de helft met zand waren gevuld. De meest frekwent aangetroffen prooisoort is aangeduid met ‡, voorzover bekend in het percentage magen waarin een prooi werd gevonden genoteerd. Zoals uit tabel VI blijkt toont de prooikeuze een rijke variatie. We zullen de beschikbare gegevens over de voedselkeuze in de Europese kustgebieden in tabel VI nog wat gedetailleerder bezien en aanvullen met een aantal gegevens dat door ons werd verzameld op het wad bij Vlieland tijdens kampen van de Werkgroep voor Oecologisch Wadonderzoek in 1962 t/m 1965, en op Texel tijdens ons werk met dieren in gevangenschap in de periode mei-oktober 1967.

3.1.1. Insekten en plantenresten.

Zowel de gegevens van Madon (1929) als die van Ehlert (1964) laten zien dat insekten en plantenresten kwantitatief niet bijzonder belangrijk zijn in de maaginhoud en dus in het menu van de bonte strandloper. Geen enkele maag was alleen met insekten of plantenresten gevuld, het percentage magen waarin de genoemde prooien gevonden zijn is laag. Planten zijn moeilijk verteerbaar, wat de konklusie betrouwbaar maakt. Vooral de bonte strandlopers die geschoten werden nadat ze aan de kwelderrand hadden gefourageerd hadden resten van planten en insekten in hun maag.

Op Vlieland namen we nimmer met zekerheid waar dat bonte strandlopers fourageerden op planten of insekten. In 1964 verzamelde J. Freudenthal op het

wad bij Bol van Dooie faeces van bonte strandlopers, waarin resten van insekten aangetroffen werden (det. C. Swennen).

Tijdens de proeven in gevangenschap gebeurde het incidenteel dat insekten (diptera en kleine coleopteren) in de kooi terecht kwamen. Drie maal werd waargenomen dat een bonte strandloper op een vlieg jaagde, hoewel voldoende makkelijk bereikbaar voedsel aanwezig was. Eenmaal zagen we dat een vlieg, terwijl hij dicht boven de bodem van de kooi vloog, inderdaad werd opgepikt.

In de literatuur zijn twee gevallen bekend van een groep steltlopers, waaronder ook bonte strandlopers, die fourageerden op massaal aanwezige Fucomyia (diptera)larven (Goethe, 1936) en Coelopa(diptera)larven (Holgersen,1953). Swennen nam op Helgoland waar dat bonte strandlopers fourageerden op vliegenlarven die zich massaal in aangespoeld zeewier ontwikkelden (aug 1955, sep 1967).

3.1.2. Crustacea.

Crustacea vormen een iets belangrijker bestanddeel van het voedsel. Determinatie van Crustacea-resten in de maaginhouden is vrijwel onmogelijk. Madon (1929) geeft alleen "Crustacea" op. Ehlert (1964) stelde vast dat alle Crustacea-resten die hij als zodanig kon herkennen afkomstig waren van Amphipoda. Witherby (1949) vermeldt drie groepen Crustacea als prooi voor de bonte strandloper, die bij de eerder vermelde analyses van maaginhouden niet genoemd worden: kleine Carcinus maenas (L.), Corophium volutator (Pallas), Gammariden. Ook onze waarnemingen, op Vlieland gedaan, leiden tot deze konklusie.

Regelmatig maar niet frekwent zagen wij daar dat de bonte strandloper kleine Carcinus maenas (L.) (schildbreedte 0,5-2 cm) vangt, ze met de snavel uit elkaar wrikt en schudt, en zowel van de poten als van het lichaam eet.

Tijdens één waarnemingsperiode vonden we bij wadzeven in monsters van een

stuk wad waarop dagelijks een groep bonte strandlopers fourageerde vrijwel alleen Corophium volutator (Pallas) (1965, zandig wad langs grensslenk bij Posthuiswad/Vliehors).

Ehlert (1964) vermeldt voor deze prooisoort: "Zwar berichtet Reineck (1957), dasz Alpenstrandläufer die Corophium-Siedlung aufsuchten und den Schlickkrebs aus dem Boden pickten, doch kann ich von Mellum derartiges nicht berichten. Natürlich hielten sich auch in Corophium-Siedlungen gelegentlich Alpenstrandläufer auf; aber es konnte nicht nachgewiesen werden dasz sie tatsächlich Corophium volutator fraszen". Dat genoemde bonte strandlopers bij Vlieland wel degelijk Corophium aten, wordt aannemelijk gemaakt door de volgende argumenten:

Een bonte strandloper eet in gevangenschap graag Corophium (pag. 14).

Een bonte strandloper kan in staat geacht worden op het wad op Corophium te fourageren omdat die zich bevindt op een diepte die geringer is dan de lengte van zijn snavel.

Een vleugellamme bonte strandloper die we eind augustus 1963 op het wad bij Vlieland lieten fourageren zagen we Corophium buit maken.

Dat bovengenoemde groep bonte strandlopers regelmatig één à anderhalf uur fourageerde op een plaats die rijk was aan Corophium en uitgesproken arm aan andere prooien, zonder Corophium te eten (hetgeen in dit geval betekent zonder iets te eten), is zeer onwaarschijnlijk: bonte strandlopers hebben zoals in het laatste deel van dit verslag zal blijken (pag. 44) sterk de neiging een stuk wad spoedig (binnen 10 minuten) te verlaten als zij er weinig of geen voedsel vinden.

Dat door bonte strandlopers op Gammariden gefourageerd wordt hebben we in het veld nimmer kunnen vaststellen. In de door J. Freudenthal verzamelde faeces van bonte strandlopers (pag. 8/9) werden echter wel Gammaridenresten gevonden (det. C. Swennen). Ook bleek dat dieren in gevangenschap aangeboden Gammariden aten.

3.1.3. Mollusca.

Mollusca zijn gevonden in een hoog percentage van de onderzochte magen. Dit hoge percentage komt voornamelijk op rekening van Hydrobia ulvae (Penn.). In een klein aantal magen werd uitsluitend deze soort aangetroffen. Madon (1929) vond voornamelijk Rissoa en Odostomia, maar hield veel niet te determineren resten over, wellicht ook van Hydrobia. Hydrobia lijkt een zeer belangrijke prooisoort, maar van de 95 maaginhouden met Hydrobia die door Ehlert (1964) werden onderzocht bevatte 80 % slechts 4 exemplaren of minder. Het gemiddelde aantal per maag was 9 exemplaren. Ehlert noemt de bonte strandloper dan ook geen Hydrobia-eter, al is het maximumaantal in één maag gevonden 134. De magen onderzocht door van Beusekom en Verweij (1930) bevatten gemiddeld een veel hoger aantal exemplaren, namelijk 23. Het gaat hier echter slechts om 5 magen.

Het is ons niet gelukt om dieren in gevangenschap (Vlieland 1965 , Texel 1967) Hydrobia te laten eten, zelfs niet wanneer het als enige prooi werd aangeboden (gedeeltelijk op, gedeeltelijk in wad) en nadat de vogels enige uren zonder voedsel hadden doorgebracht. In een dergelijke situatie wordt van aangeboden Nereïs diversicolor (O.F. Müller) of Corophium volutator (Pallas) wel onmiddellijk gegeten.

Hydrobia ulvae (Penn.) wordt bovendien niet verteerd als de schelp in de maag niet gekraakt is. C. Swennen konstateerde bij door hem onderzochte vogels dat de schelpen ongekraakt en met vlees aanwezig waren in de maag en zelfs in de faeces.

3.1.4. Polychaetae.

In deze kategorie zijn de nereïden rijk vertegenwoordigd. Vooral Ehlert (1964) en Madon (1929) vermelden een hoog percentage magen met nereiden. Ehlert vond bovendien in 17 % van de onderzochte magen uitsluitend nereïden-resten. Scoloplos armiger werd door hem in bijna 10 % van de magen aangetroffen. Hij vermeldt evenwel dat deze worm slechts in de herfst

van 1957 in de magen voorkwam, terwijl Scoloplos ook in de andere onderzoeksjaren op het wad bij Mellum zeer algemeen was.

Samenvattend zien we dat de variatie in de prooisoorten groot is en dat sommige prooisoorten in aanmerkelijk groter aantal gegeten worden dan andere.

3.2. Faktoren die invloed hebben op de prooikeuze.

Naar de faktoren die bepalen uit welke prooien het voedsel in hoofdzaak zal bestaan kunnen we nog slechts gissen. In ieder geval moeten potentiele prooien klein of gemakkelijk te demonteren zijn en zich zodanig in het wad bevinden dat de bonte strandloper ze buit kan maken.

3.2.1. Bereikbaarheid.

Een diersoort kan als prooi voor de bonte strandloper in aanmerking komen, wanneer hij zich tenminste gedurende een deel van het tij bevindt vlak onder de oppervlakte van wad dat droogligt of door ondiep water bedekt wordt. Er kan ook gefourageerd worden op diersoorten die in een ondiep laagje water op het wadoppervlak rondkruipen of in het ondiepe water rondzwemmen.

3.2.2. Talrijkheid.

Er zijn ook enkele aanwijzingen dat de talrijkheid van de prooi een belangrijke factor is.

In het Siberische broedgebied eten de dieren hoofdzakelijk insekten, terwijl ze zich in de kustgebieden voornamelijk met polychaeten voeden (zie tabel V). Massaal optreden van insektenlarven in een gebied waar de bonte strandloper normaliter polychaeten eet kan veroorzaken dat hij overschakelt op deze insektenlarven (Goethe 1936, Holgersen 1953).

Van Beusekom en Verweij (1930) delen mee dat in de jaren waarin zij hun vuurtorenslachtoffers onderzochten het Oudorpse wad zeer rijk was aan

Hydrobia. Dit zou het hoge percentage Hydrobia in de magen kunnen verklaren. Ook op het wad bij Mellum (Ehlert, 1964) was Hydrobia talrijk; het was er de meest algemene kleine mollusk.

De massale aanwezigheid van een prooisoort is echter niet de enige faktor die bepaalt of hij in het menu wordt opgenomen. Bij Mellum was Scoloplos armiger bijvoorbeeld in groter getale aanwezig dan Nereïs diversicolor O.F. Müller . Desondanks werd Nereïs van jaar tot jaar rijkelijk in de maaginhouden aangetroffen, Scoloplos slechts in één jaar en wel in de herfst.

3.2.3. Smakelijkheid van verschillende prooisoorten.

Naast bereikbaarheid en talrijkheid is wellicht ook de smakelijkheid van de prooi van belang.

In 1967 werden in de periode half mei-half juni en begin augustus-eind oktober enkele bonte strandlopers in gevangenschap gehouden om het verband tussen fourageersukses en fourageergedrag te onderzoeken. (Beschrijving van de proefomstandigheden en verzorging van de vogels zie pag. 24 t/m 29). Met deze dieren werd tevens een aantal prooikeuze-proeven gedaan. Tijdens deze proeven kreeg telkens één der dieren een bord met een bepaalde hoeveelheid van prooisoort a en een bord met een vergelijkbare hoeveelheid prooisoort b tegelijkertijd aangeboden. De prooien waren levend, met uitzondering van mossels, kokkels, Neomysis en Daphnia. Mossels en kokkels werden fijngesneden aangeboden; Neomysis en Daphnia waren in diepvries voorradig.

Er werd voor gezorgd dat beide gebruikte prooisoorten gedurende ten minste een dag voorafgaand aan de proef in het voer van de dieren voorkwamen. We hoopten dat hierdoor de kans werd weggenomen dat de dieren in een proef een prooisoort weigerden omdat ze hem niet kenden. Nadat de bonte strandlopers eenmaal aan de proefsituatie gewend waren vormden de borden voor hen geen reden het voedsel te weigeren.

In tabel VII is aangegeven welke keuzesituaties werden aangeboden. Twee keuzesituaties werden meermalen aangeboden, het betreft dan een serie achtereenvolgende aanbiedingen. Hierbij werden na iedere aanbieding de borden a en b van plaats verwisseld.

Behalve uit de prooikeuzeproeven konden we ook uit de dagelijkse voedering een aantal malen konklusies trekken over de prooivoorkeur. Deze gevallen zijn in tabel VII aangegeven met een +teken. De bonte strandlopers werden tweemaal per etmaal gevoerd: om de twaalf uur werd een nieuwe portie voedsel aangeboden. Vooral in het begin van de onderzoekingsperiode is met prooisoorten geëxperimenteerd om een eenvoudig te bereiden dagelijks voedsel voor de dieren te vinden. Het voer werd daartoe samengesteld uit verschillende prooisoorten in bekende volumeverhouding. Bij aanbieding van iedere maaltijd werd kwalitatief en kwantitatief nagegaan wat van de vorige maaltijd was overgebleven.

Korte beschrijving van het gedrag van de dieren tijdens de keuzeproeven en konklusies over prooikeuze naar aanleiding van de dagelijkse voedering (onder een bezoek wordt in de beschrijving verstaan: een nadering tot een bord, tenminste gekombineerd met fixatie van de prooi).

Nereïs diversicolor O.F. Müller - Corophium volutator (Pallas).

Een gelijk volume werd aangeboden. De borden werden ongeveer evenvaak bezocht, van beide prooisoorten werd flink gegeten. Voorkeur voor één van beide is niet gebleken.

Nereïs diversicolor O.F. Müller - Nephthys hombergii Audouin and Milne Edwards.

Een gelijk aantal eksemplaren werd aangeboden. De borden werden ongeveer evenvaak bezocht, maar van Nereïs werd beduidend meer gegeten dan van Nephthys. In totaal werden 20 Nereïs gegeten, tegen slechts 1 Nephthys. Nephthys wordt wel vaker in de snavel genomen, maar de worm is stevig van konsistentie en kronkelt heftig wanneer hij wordt opgepakt, waardoor de

bonte strandloper hem meestal weer laat vallen. Het doorslikken van Nephthys kost hem zichtbaar meer moeite dan het doorslikken van Nereis die naar binnen "glijdt". Bij aanwezigheid van beide in het dagelijks voer werd van Nephthys weinig, van Nereis veel gegeten. We kunnen een duidelijke voorkeur voor Nereis konkluderen.

Nereis diversicolor O.F. Müller - Arenicola marina (L.).
Een gelijk aantal eksemplaren van ongeveer evengrote Nereis (grote eksemplaren en Arenicola (kleine eksemplaren) werd aangeboden. De Nereis werd opgegeten. Arenicola werd niet gegeten, echter wel herhaaldelijk in de snavel genomen en versleept. Arenicola die in het dagelijks voedsel werd aangeboden vonden we steeds bij de voedselresten terug, echter met uitzondering van twee kleine eksemplaren (plm. 2,5 cm lang). Wellicht werden deze opgegeten; het is ook mogelijk dat ze zoals met grotere eksemplaren wel gebeurde, uit de voedselbak gesleept werden. We vonden ze in de kooi evenwel niet terug. In ieder geval bestaat er een duidelijk voorkeur voor Nereis.

Nereis diversicolor O.F. Müller - Neomysis integer (Leach).
Een gelijk volume Nereis en Neomysis werd aangeboden. Er werd geen duidelijke voorkeur voor een de beide prooisoorten waargenomen. Per proef werd nu eens voorkeur voor Neomysis, dan weer voor Nereis opgemerkt. In het dagelijks voer werd van beide prooisoorten flink gegeten.

Nereis diversicolor O.F. Müller - Mytilus edulis (L.).
Van de maaltijden bestaande uit gelijke hoeveelheden Nereis en mossel bleef meer mossel dan Nereis over. Mossel werd wel gegeten, maar de voorkeur ging uit naar Nereis. Eenmaal waren de wormen gedeeltelijk bedorven, toen werd van de mossels meer gegeten dan gewoonlijk.
Bij Vlieland nam Meelis (1965) waar dat steenlopers (Arenaria interpres (L.) foerageren op resten mosselvlees die scholeksters achterlaten in de schelp

van mossels die zij openen. Bij een onderzoek dat hij deed naar de voedselvoorkeur van de steenloper bleek dat een in gevangenschap gehouden dier mosselvlees verkoos boven Corophium volutator (Pallas), Nereis diversicolor O.F. Müller, Carcinus maenas (L.), Littorina littorea (L.) en Cardium edule L. (de laatste werd geheel geweigerd); bovendien bleek dat mossel in geopende schelp de voorkeur genoot boven los mosselvlees.
We gingen na of dit ook voor de bonte steenloper geldt. Het bleek dat van mosselvlees in geopende schelp helemaal niet werd gegeten. Het lijkt daarom niet waarschijnlijk dat bonte strandlopers in het veld mosselvlees eten: we hebben nooit waargenomen dat bonte strandlopers eten uit door scholeksters geopende schelpen en ze zijn met hun zachte buigzame snavel niet in staat ze zelf te openen. In gevangenschap konstateerden we bovendien dat bonte strandlopers, wanneer ze mossel eten, een kledderig verenpak krijgen, waarschijnlijk doordat de slijmerige bestanddelen uit het mosselvlees aan de snavel achterblijven en bij het poetsen over de veren gesmeerd worden. Wasten ze zich daarna dan werden ze doornat en droogden slecht op (in plm. 2 uur!).

Nephthys hombergii Audouin and Milne Edwards - Arenicola marina (L.).
Een gelijk aantal eksemplaren werd aangeboden. Beide soorten worden in de snavel genomen, maar Arenicola wordt niet gegeten. Nephthys wordt, zij het met moeite, naar binnen gewerkt. Er bestaat een voorkeur voor Nephthys.

Hydrobia ulvae (Penn.) - Corophium volutator (Pallas).
Een langdurige aanbieding van 10 cc Corphium en 10 cc Hydrobia. De Corphium werd allemaal opgegeten, de Hydrobia niet. Nadat de Corophium op was werd de bonte strandloper steeds onrustiger en vloog af en toe op. Dit gedrag treedt, zoals nog zal blijken (pag.44), alleen op wanneer de dieren weinig of niets te eten vinden. De vogel had dus waarschijnlijk wel honger maar at toch geen Hydrobia. Hydrobia werd soms wel opgepikt zoals ook kiezel-

tjes en stukjes schelpgruis soms in de snavel genomen en daarna toch niet opgegeten worden.

Hydrobia ulvae (Penn.) - Neomysis integer (Leach).
Van een maaltijd bestaande uit Neomysis en Hydrobia werd vrijwel alle Neomysis en geen Hydrobia gegeten.

Neomysis integer (Leach - Daphnia spec.
Dagporties bestaande uit gelijke hoeveelheden Neomysis en Daphnia werden aangeboden. Van beide soorten werd weinig overgelaten. Geen duidelijke voorkeur bleek.

Cardium edule (L.).
Gesneden kokkel werd een aantal malen aangeboden als tweede alternatief in een maaltijd. Er werd niet van gegeten.

Andere prooien.
Incidenteel werden allerlei soorten Gammariden en andere Amphipoda levend aangeboden. Van alle soorten werd gegeten mits de eksemplaren niet te groot waren. Grote eksemplaren wisten nog wel eens uit de snavel te ontkomen door tegenspartelen.
Sphaeroma werd als voedsel geaksepteerd als ze niet de kans kreeg zich in te rollen. Een bonte strandloper die we in een bak met zwemmende Sphaeroma lieten fourageren liet de dieren vallen als ze zich in zijn snavel inrolden. Naar ingerolde eksemplaren werd wel gepikt, ze werden niet gegeten.
De resultaten zijn samengevat in tabel VIII.
Samenvattend kunnen we zeggen dat de bonte strandlopers die voor de proefjes gebruikt werden een duidelijke voorkeur voor bepaalde prooien vertoonden een voorkeur die alleen kan berusten op smaak en hanteerbaarheid, niet op bereikbaarheid of talrijkheid.
Zachte Nereis diversicolor en kleine Crustacea werden het meest gegeten.

Wat betreft Nereis stemt deze konklusie overeen met de resultaten van de onderzoeken van de maaginhouden. Is er van Crustacea al in de maag zo weinig over dat ze niet terug te vinden zijn bij analyse van de maaginhoud? De opgepikte prooien werden eerst gefixeerd, vervolgens in de snavel genomen en dan al of niet ingeslikt. Blijkbaar wordt met de snavel (tast en/of smaak?) de laatste beslissing over de eetbaarheid gevormd. Ten aanzien van weinig of geheel niet gegeten prooien is het volgende opvallend:

1. Harde prooien werden geweigerd: Nephthys, Sphaeroma en Hydrobia. Dit is echter geen algemeen verschijnsel aangezien schelpen vaak in magen zijn aangetroffen (zie tabel VI).
2. Tegenspartelende prooien zoals Nephthys, Sphaeroma en grotere Gammariden en andere Curstacea werden wel opgepikt maar vaak weer losgelaten.

Waarom gehakte Cardium en Arenicola niet gegeten werden is niet met deze kriteria te verklaren. Wellicht zijn deze slecht van smaak, welke faktor ook bij de andere geweigerde soorten een rol kan spelen.
Meelis (1965) konstateerde bij prooikeuzeproefjes met een steenloper dat ook deze vogel kokkelvlees weigerde.
Bij Arenicola kunnen de borstels onplezierig zijn.

Alleen een meer gedetailleerd onderzoek van de gesuggereerde kriteria kan uitwijzen of de indruk dat ze van belang zijn juist is.

4. Bepaling van het voedselverbruik van de bonte strandloper.

Een onderzoek naar de hoeveelheid voedsel die een bonte strandloper op het wad per etmaal nuttigt kunnen we het best beginnen door te bepalen hoeveel tijd de dieren per etmaal aan foerageren besteden. Is die tijdsduur bekend dan moeten we ons afvragen hoeveel voedsel de vogels per tijdseenheid uit het wad halen om de hoeveelheid per etmaal te kunnen berekenen.

4.1. De tijd per etmaal aan foerageren besteed.

4.1.1. Getijdentrek.

De dagelijkse aktiviteiten van de bonte strandloper hangen in het waddengebied nauw samen met het getijdenritme. Tijdens hoog water staan de dieren op een droge plek, de hoogwatervluchtplaats, bij elkaar te rusten. De grootte van een dergelijke groep varieert op Vlieland afhankelijk van het seizoen van enige duizenden tot enige tienduizenden individuen. In het midden van de groep zien we de meeste dieren op één poot staan met de kop in de veren, aan de rand van de groep wordt door een enkele vogel nog wel eens wat gefoerageerd. Enige tijd na hoog water, wanneer het wad langzamerhand droog valt, worden vooral de vogels aan de randen van de groep onrustig: ze strekken de vleugels, poetsen wat, en beginnen te lopen en te pikken of hippen op één poot al pikkend rond. De getijdentrek begint. Geleidelijk neemt het percentage foeragerende dieren toe. De aktiviteit breidt zich uit van de randen naar het midden van de groep, terwijl de vogels zich over het wad verspreiden, de waterlijn volgend. Tijdens het foerageren wordt het groepsverband enigszins gehandhaafd, maar de onderlinge afstand tussen de individuen wordt groter. Vanuit de achterhoede stijgt af en toe een groepje dieren op dat laag over de nog rustende en de reeds foeragerende dieren heen vliegt in de richting van de waterlijn. Bij de waterlijn landen ze, om vervolgens met foerageren te beginnen. De overvliegende groepjes veroorzaken vaak het zogenaamde sneeuwbaleffekt: een deel van de vogels die ze in hun vlucht passe-

ren sluit zich bij hen aan; soms vliegt een hele groep zo op om aan het fourageren te gaan. Gedurende de rest van het tij fourageren de bonte strandlopers.

Het voedsel zoeken wordt af en toe onderbroken voor een korte rust- of een poetspauze. Na laag water komen de vogels al etend terug naar de kust. Stijgt het water te snel om het al fouragerend bij te houden dan vliegen de dieren die zich aan de waterlijn bevinden op om hoger op het wad weer neer te strijken en verder te fourageren. Enige tijd voor hoog water zijn ze weer op hun hoogwatervluchtplaats terug. De eerste groepjes die aankomen fourageren daar soms nog wat. Geleidelijk arriveren meer individuen en het percentage vogels dat het voedselzoeken staakt om te poetsen of te rusten neemt gestaag toe.

De beschreven getijdentrek verloopt in grote lijnen volgens een vast patroon over het wad. Enige variatie treedt op afhankelijk van de omstandigheden, vooral in samenhang met de waterstand.

4.1.2. Schatting van het percentage fouragerende bonte strandlopers gedurende het tij.

Bij Vlieland kan men de getijdentrek over het Posthuiswad en het gedrag van de dieren op de hoogwatervluchtplaats op het Posthuiswad of, bij hoge waterstanden, op de Vliehors goed waarnemen vanaf de hoge duinen en een dijk ten noorden en ten westen van het wad. Het is onmogelijk tijdens de getijdentrek van één of enkele eksemplaren na te gaan hoe lang wordt gefourageerd. Het is wel mogelijk het percentage fouragerende dieren in de loop van een tij te schatten. Op deze wijze kan in vrij korte tijd een vrij nauwkeurige indruk verkregen worden van de gemiddelde tijd die een bonte strandloper hier fourageert.

In graf.II is het resultaat weergegeven van deze waarnemingen, die we verzamelden in samenwerking met J. Freudenthal op 26 t/m 28 en 31 augustus 1962, 24 t/m 28 augustus 1963, 29 en 30 december 1963, 23 t/m 28 augustus

1964 en 9 september 1965 op Vlieland.

Het gemiddelde percentage fouragerende bonte strandlopers per 20 min is uitgezet als funktie van de tijd voor en na hoog water bij Vlieland-Haven dwz. als funktie van het tij. Er bestaat een klein tij-verschil tussen Vlieland-Haven en Posthuiswad. Dit verschil is het grootst op het tijdstip van laag water en bedraagt in het ongunstigste geval ongeveer 20 min; meestal is het echter veel kleiner (mondelinge mededeling C. Swennen). De fout die we maken door dit getijdeverschil te negeren is dus gering.

De percentages bepaald gedurende twee uur voor en drie uur na laagwater zijn het meest betrouwbaar, omdat gedurende die periode vrijwel alle dieren van de hoogwatervluchtplaats Posthuiswad-Vliehors te zien zijn. Dichter rond laagwater is een deel van de vogels buiten kijkerbereik. De percentages fouragerende dieren zijn dan dus op een deel van de aanvankelijk waargenomen dieren gebaseerd. Incidentele waarnemingen ver op het wad tijdens laag water geven geen aanleiding te veronderstellen dat de dieren buiten het bereik van de kijker zich essentieel anders gedragen dan de dieren die zich dichter bij de kust ophouden. Ieder percentage werd bepaald uit afzonderlijke tellingen van beide waarnemers. Verschilden de tellingen weinig (tot 10 à 15 %) dan werd het gemiddelde genomen; verschilden ze meer, dan werd opnieuw geteld en in onderling overleg het "juiste" percentage bepaald.

Ieder kolom in graf. II stelt het gemiddelde percentage fouragerende bonte strandlopers (p) per 20 min voor. Wanneer we dit percentage op één, namelijk de gemiddelde, bonte strandloper betrekken betekent dit dat deze bonte strandloper $\frac{p}{100}$ x 20 min van de beschouwde 20 min foerageert. Zo kunnen we voor iedere kolom het aantal minuten bepalen dat de gemiddelde bonte strandloper foerageert. Een sommatie van alle berekende aantallen minuten levert ons de totale foerageertijd per tij: deze bedraagt 7 h 05 min, zeg 7 uur.

In de periode van 3.00 h voor tot 0.40 h voor hoog water neemt het percentage fouragerende dieren sterk af van 100 % tot plm. 0 %. Het percentage wordt minimaal ongeveer een half uur na hoog water. De toename van het percentage nà hoog water verloopt langzamer dan de daling vóór hoog water. Ehlert (1964) geeft een soortgelijk grafiek voor de bonte strandlopers op het wad bij Mellum. Een aantal verschillen met onze grafiek voor Vlieland vallen op. In de eerste plaats daalt bij Ehlert het gemiddelde percentage fouragerende dieren nooit tot 0, in de tweede plaats valt het tijdstip waarop het percentage de minimumwaarde bereikt later, namelijk ruim een uur na hoog water; in de derde plaats is de tijd die verloopt tussen 50 % fouragerend vóór en 50 % fouragerend nà hoog water korter: Mellum plm. 3.40 h, Vlieland plm 4.40 h. We krijgen de indruk dat ons figuur een relatief lange tijd niet-foerageren bevat.

De verklaring hiervoor kan waarschijnlijk gezocht worden in het feit dat Ehlert zijn gegevens verzamelde onder een grotere variatie van omstandigheden dan wij. Onze waarnemingen werden gedaan bij hoge waterstanden omdat de onderzoeksperioden steeds gekoppeld waren aan een hoogwatertelling. Dat heeft tot gevolg dat perioden werden getroffen waarbij de voedselgebieden relatief kort droog lagen. Het is niet ondenkbaar dat een positieve korrelatie bestaat tussen de lengte van de rust tijdens hoog water en de periode waarin de voedselgebieden onbereikbaar zijn. Onze grafiek zou dan relatief lange rustperioden weergeven.

Mogelijk ligt op Vlieland bij lagere hoogwaterstanden, waarbij een deel van de voedselgebieden bereikbaar blijft, het minimumpercentage fouragerende bonte strandlopers hoger doordat een deel der dieren lang of geheel doorgaat met foerageren.

Het tijdstip van hoog water viel op de meeste dagen in de ochtend of voor in de middag. Ook dit betekent een bepaalde selektie in de waarmemingen.

In tabel IX zijn de data en de hoogwatertijden opgegeven.

Op de tussen haakjes geplaatste data van deze tabel werden slechts enkele

incidentele waarnemingen genoteerd. Op de andere dagen werd gedurende een heel tij of een aanzienlijk deel daarvan regelmatig het percentage geschat. Ehlert (1964) toont aan met behulp van de volumina der maaginhouden dat de foerageeraktiviteit van de gemiddelde bonte strandloper onderhevig is aan een getijdenritme zowel als aan een dag- en nachtritme. Dat wij steeds waarnamen op dagen dat het hoogwater vroeg op de dag viel kan een verklaring zijn voor het feit dat het minimale percentage fouragerende bonte strandlopers bij ons op een vroeger tijdstip valt dan bij Ehlert.

4.1.3. Nachtelijke aktiviteit.

Wat er 's nachts op het wad gebeurt is slechts fragmentarisch bekend. Er zijn waarnemingen d e suggereren dat de zelfde getijdentrek als overdag wordt uitgevoerd.

Ehlert (1964) vermeldt een paar waarnemingen die wijzen op nachtelijke aktiviteit. Een enkele maal zag hij bij volle maan tijdens hoog water fouragerende dieren op het wad. Een aantal malen vond hij na een donkere nacht sporen van fouragerende bonte strandlopers die de avond tevoren nog niet aanwezig waren. Hij is er echter niet zeker van of het hier om enkele dieren gaat of om een massaal optredend verschijnsel.

Uit steekproeven op het wad bij Vlieland is gebleken dat de vogels 's nachts op dezelfde plaatsen aangetroffen kunnen worden als op een overeenkomstig tijdstip ten opzichte van hoog water overdag. (mondelinge mededeling C. Swennen). Tijdens nachtelijk laag water vonden we de dieren nooit op de hoogwatervluchtplaatsen. Uit waarnemingen in gevangenschap (Vlieland 1965, Texel 1967) bleek ons dat de dieren ook bij bedekte lucht 's nachts kunnen foerageren.

We kunnen er dus vrij zeker van zijn dat de dieren ook 's nachts een getijdentrek uitvoeren en daarbij foerageren. Of de vogels zich inderdaad precies hetzelfde gedragen als overdag en daarbij ook evenveel eten blijft nog een vraag.

Zoals reeds vermeld vond Ehlert een invloed van dag en nacht ritme op het volume van de maaginhoud van de bonte strandloper: valt het hoog water vroeg op de dag dan wordt een kortere overtijingsperiode gemeten dan bij hoog water later op de dag. Dit verschil in duur van de overtijingsperiode zou men kunnen verklaren door aan te nemen dat de dieren 's nachts minder eten dan overdag, waardoor ze na een ochtend hoog water eerder zo hongerig zijn dat ze weer gaan foerageren dan na een overtijingsperiode later op de dag.

Vergelijken we het fourageersukses van proeven overdag en 's avonds gedaan met dieren in gevangenschap (Texel 1967, zie pag.48) dan vinden we een tendens voor lager fourageersukses bij proeven in het donker. Deze tendens is echter niet significant voor een overschrijdingskans van 5 %.

We beperken ons zoveel mogelijk tot waarnemingen overdag.

Zoals reeds gezegd hebben we enige aanwijzingen dat onze waarnemingen gedaan werden in perioden waarin relatief korte tijd gefourageerd werd. We kunnen daarom stellen dat de gemiddelde bonte strandloper op Vlieland overdag minstens gedurende 7 uur per tij fourageert.

4.2. Fourageermethoden van de bonte strandloper.

4.2.1. Vlieland: veldwaarnemingen en enkele proeven in gevangenschap.

Onze eerste gegevens verzamelden wij in het veld op het wad bij Vlieland eind augustus 1962, 1963, 1964, begin september 1965, en eind december 1963 in samenwerking met J. Freudenthal tijdens kampen van de Werkgroep voor Oecologisch Wadonderzoek.

Eind augustus 1963 en begin september 1965 hadden we bovendien de mogelijkheid een vogel in gevangenschap te observeren. De een was waarschijnlijk een roofvogelslachtoffer dat tengevolge van een wond aan nek en schouder niet meer kon vliegen. Dit dier lieten we los in een ren op het wad om het foerageren van dichtbij te kunnen gadeslaan. Het ging helaas op een dag dood.

De ander werd verzwakt in de kwelderrand gevonden. Deze vogel hielden we ongeveer een week in gevangenschap in een geimproviseerde ren van plm 2 x 3 m. Hij knapte in deze periode duidelijk op, werd levendiger en dikker. Als voedsel werd Corophium volutator (Pallas) aangeboden, aangevuld met gesneden mossels. Met deze vogel werden op kleine schaal waarnemingen gedaan over prooikeuze, nachtelijk foerageren, het sukses van oog- en tastjagen en de hoeveelheid voedsel die per etmaal wordt gegeten. De resultaten worden hier op een enkele uitzondering na niet vermeld; zij waren van belang voor een gedachtenbepaling ten aanzien van de manier waarop het onderzoek naar het resultaat van de foerageermethoden (foerageersukses) in aansluiting op onze veldwaarnemingen voortgezet zou kunnen worden.

4.2.2. Texel: uitgebreider onderzoek aan dieren in gevangenschap.

Dit onderzoek werd verricht in de periode mei t/m oktober 1967 aan het Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee. In de eerste plaats deden we een poging om een methode te ontwikkelen waarmee het foerageersukses van het zogenaamde tastjagen in het veld bepaald zou kunnen worden. Daarnaast verzamelden we gegevens omtrent de prooikeuze en de hoeveelheid voedsel die een bonte strandloper in gevangenschap per etmaal nuttigt.

4.2.2.1. Beschrijving van de kooi.

Op een vlot in de NIOZ-haven werd een kooi (plm 2 x 4 x 2 m) gebouwd van metalen strips met een wand van nylon visnet (maaswijdte 2, 5 cm). Aan de kooi werd een waarnemingshutje gebouwd van watervast hardboard. Om de proefdieren tegen buiswater te beschermen en ze enige beschutting te bieden tegen slechte weersomstandigheden werd de kooi rondom voorzien van een 30 cm hoog houten wandje. Ongeveer halverwege de lengte werd in de kooi een dwarswand opgetrokken bestaande uit een eveneens 30 cm hoog houten wandje waarin optrekbare deuren aangebracht waren die via katrollen vanuit het waarnemingshutje bediend konden worden. Voor de rest van de

tussenwand werd visnet gebruikt van dezelfde kwaliteit als de buitenwanden.

De kooi was wanneer de schuifdeurtjes openstonden groot genoeg om vier à vijf dieren te huisvesten. Tijdens de proeven stonden de deurtjes dicht om in het kompartiment naast het waarnemingshutje een der dieren in een proefsituatie af te zonderen, gedurende de overige tijd konden ze geopend worden om de dieren een ruim verblijf te bezorgen.

In de wand tussen de kooi en de waarnemingshut werden kijkspleten, twee luikjes en een deur aangebracht. De luikjes (vlak boven de bodem) dienden om iets aan de proefopstelling te kunnen veranderen zonder in de kooi te komen. Op de bodem van de kooi werd een lap plastic aangebracht en vervolgens een laag zand met een dikte van plm 3 cm. De afwatering werd verzorgd door een aantal gaten in de 30 cm hoge houten wand vlak boven de bodem.

In het achterste kompartiment werd een gedeeltelijk overdekt doolhofje geplaatst om de proefdieren van een goede schuilplaats te voorzien bij voorkomende zware regen- of hagelbuien en om ze de gelegenheid te geven voor elkaar weg te lopen bij eventuele uitingen van agressie.

Vlot, kooi en waarnemingshut werden geheel overtrokken met kippengaas om de vogels tegen ratten te beschermen. De binnenwand van nylonnet beschermde de vogels goed wanneer ze in de kooi opvlogen.

4.2.2.2. Het vangen van de proefdieren.

Begin mei werden op Vlieland pogingen in het werk gesteld om een aantal bonte steltlopers te vangen. Met een klein slagnet en een zwaargekonstrueerde kooi hadden we geen sukses. Met een lichtere kooi en 100 m wader-net lukte het tenslotte twee beesten te pakken te krijgen. De kooi was een sterk vereenvoudigde vorm van een Ottenby-trap, gevouwen van draadgaas (Fig. 2a). Het loopgaas en de trechter waren van kuikengaas, voor de kooi zelfs werd kippengaas gebruikt om een doorgang van de wat donkere

trechter naar het licht, de kooi, te suggereren. De kooi noch de trechter hadden een bodem. De opstelling werd met pennen (vorm: ⌐) in het wad geprikt. Deze kooi werd bij opkomend water opgesteld op een plaats waar de fouragerende vogels over een betrekkelijk smalle strook wad tussen kust en waterlijn voorbijtrokken. Wanneer de dieren al fouragerend binnen de V tegen het loopgaas kwamen begonnen ze er langs te lopen. Waren de uiteinden van het loopgaas niet omgebogen, dan liepen ze de V weer uit. Een kleine vrij scherpe hoek aan het einde deed veel dieren 180° keren en weer langs het gaas lopen. Ze raakten een beetje in paniek, kwamen weer bij de kooi en liepen in de val.

Zowel ijle struktuur als een uitgekiende opstelling bleken van groot belang te zijn.

Van de twee op Vlieland gevangen bonte strandlopers ontsnapte er op Texel één. Door vertrek van de vogels naar het broedgebied was het toen te laat om nog één of meer dieren te vangen. Met het overgebleven dier werd een maand gewerkt, toen werd hij ziek en ging dood.

Op 7 augustus kregen we een bonte strandloper in handen met een vleugelwond die zeer snel genas. De vleugel was echter ontwricht, waardoor de vogel toen de wond genezen was toch niet weer kon vliegen. Omdat de vogel zich overigens normaal gedroeg, goed at en een gezond glanzend verenpak had, werd hij toch als proefdier gebruikt. Ook deze vogel werd na een maand ziek en ging op 9 september dood.

Op 20 augustus hadden we bovendien de beschikking gekregen over een door NIOZ-medewerker P. Boer gevangen bonte strandloper. Tussen 20 augustus en 6 september werd met beide dieren een flinke serie proeven afgewerkt. De laatste vogel bleef gezond en werd ruim twee maanden later losgelaten.

De eerste twee bonte strandlopers behoorden tot het ras Calidris alpina schinzii, de laatste tot Calidris alpina alpina.

4.2.2.3. De verzorging van de proefdieren.

Vooral in het begin werd erg geëxperimenteerd met het voer. Verzamelen van voldoende natuurlijk voedsel om een bonte strandloper in leven te houden is tijdrovend. Om voldoende tijd over te houden voor proeven zochten we naar een gemakkelijk te verkrijgen dagelijks voer. Een regelmatige aanvoer van kokkels, vis,Neomysis (een kleine Crustacea-soort) kon door het NIOZ verzorgd worden, een diepvrieskist was beschikbaar om een voorraad voedsel goed te houden. Mossels groeiden in grote hoeveelheden in de NIOZ-haven, zogenaamd "Universeelvoer" van P. Sluis is gemakkelijk en niet duur verkrijgbaar.

Het lag voor de hand te onderzoeken of de vogels één of meer van deze voedselsoorten wilden aksepteren.

Universeelvoer, gehakte rauwe of gekookte kokkel en op dezelfde manier behandelde vis (onder meer bliek, geep, zandspiering) werden niet gegeten. Gehakte mossel werd zowel rauw als gekookt geaksepteerd. Zoals op pag. 16 vermeld heeft dit voedsel echter nadelen.

Neomysis bleek een zeer gewild voedsel. Het menu van de bonte strandloper die in oktober weer gezond en wel vrijgelaten werd bestond hoofdzakelijk uit Neomysis integer (Leach), afgewisseld met wat levende Nereis diversicolor O.F. Müller en Corophium volutator (Pallas). De dieren werden 's morgens en 's avonds omstreeks negen uur gevoerd. De resten van de vorige maaltijd werden dan weggehaald en een nieuwe voorraad (overmaat) voedsel werd aangeboden.

Eenmaal per etmaal werd een vers mengsel van zoet water en zout water (plm 5:1) aangeboden als was- en drinkwater. (De beesten wassen zich op het wad graag op plekken waar wat zoet water aanwezig is.)

Ongeveer eenmaal per week werd de faeces uit de kooi verwijderd. Water en voedsel werden aangeboden in waterdichte houten bakken, binnenafmetingen 40 x 40 x 5 cm. In de voedselbak werd een laag wadgrond aangebracht, waarop het voedsel kwam te liggen. In de waterbak werd alleen water gedaan.

De afmetingen van de bakken werden zo groot mogelijk gekozen. Het "mogelijk" ten aanzien van de oppervlakte werd bepaald door wat nog te hanteren was. De diepte werd zo gekozen dat de bonte strandloper in staat was de in de bakken aangebrachte laag zand geheel te doorzoeken naar voedsel. In een bak van 40 x 40 x 5 cm kan een bonte strandloper de zandlaag inderdaad geheel aftasten, hij kan ruim in de bak lopen, hij kan zich er goed in wassen en hij stapt er zonder moeite in en uit.

4.2.2.4. Het verzamelen van de prooidieren.

Als prooidieren tijdens de proeven werden Nereis diversicolor O.F. Müller en Corophium volutator (Pallas) gebruikt, die beide tijdens laag water op het wad verzameld werden.

Nereis werd gezocht uit kluiten modder die we op geschikte plaatsen uit het wad groeven, schoongespoeld en op een koele plaats tussen kranten bewaard in een bak die moest verhinderen dat ze tussen de kranten uitkropen.

Corophium bevindt zich alleen in de bovenste centimeters van het wad. Een dergelijke laag werd in een wadzeef gezeefd (maaswijdte plm. 1 mm). Het residu werd in een weinig water vervoerd.

De in de proeven gebruikte aantallen Corophium werden volumetrisch bepaald, hiervoor was Corophium in zuivere toestand vereist. Het residu van het zeven werd daartoe in een bak met ruim water gebracht, de meeste bestanddelen (Hydrobia, andere Mollusca, wier, steentjes) bezinken dan. Corophium en wormen gaan zwemmen en kunnen met het water gemakkelijk worden afgegoten. We deden dit over een met zeer fijn nylongaas bespannen raampje. Zetten we vervolgens dit raampje van de zon afgekeerd schuin in een bak met water dan kruipt de Corophium naar beneden en van de zon af en kan zo worden verzameld in het water. Nog aanwezige wormen kunnen inmiddels (bv met een penseel) gemakkelijk verwijderd worden, eventuele resten van wier etc. blijven op het gaas achter. De Corophium werd op een koele plaats bewaard in ruim niet te diep water. (bv. 15 cm).

4.2.3. Beschrijving van de foerageermethoden.

Globaal kunnen we twee foerageermethoden onderscheiden: oogjagen en tastjagen. We zullen alleen de meest voorkomende gedragingen van beide foerageermethoden beschrijven. Afhankelijk van bijzondere omstandigheden kunnen variaties ontstaan.

4.2.3.1. Oogjagen.

Tijdens het oofjagen lopen of rennen de dieren meestal over bijna droog wad of langs de randen van ondiepe plassen. We zien dan dikwijls het zogenaamde "haken slaan": de dieren slaan plotseling scherp links of rechts af doordat ze zijdelings een prooi ontdekken; een gevolg van de plaatsing van hun ogen: opzij in de kop. Dikwijls zien we de dieren fixeren, dit is duidelijk waarneembaar doordat ze hun nek dan strekken en hun kop enigszins schuin naar de bodem richten. Op fixeren volgt óf pikken óf intrekken van de nek en doorlopen. Een enkele maal staan de dieren even stil. De pikken zijn tijdens het oogjagen eenvoudig van vorm: kop-neer kop-op. Uit incidentele waarnemingen aan dieren in gevangenschap weten we dat het sukses bij het oogjagen groot is. Vrijwel iedere pik is raak, zij het dan niet iedere pik ook inderdaad een prooi oplevert, want ook naar schelpjes, schelpgruis, steentjes en andere voorwerpjes wordt gepikt. Voorzover we zagen worden die meestal niet ingeslikt.
In verband met het oogjagen is het nog interessant te vermelden dat bonte strandlopers in alle gaatjes pikken die ze tegenkomen, zelfs in boorgaatjes van plm 0,5 cm diameter in een boardplaat.
Het oogjagen werd niet in het onderzoek betrokken.

4.2.3.2. Tastjagen.

Tastjagen zien we vrijwel alleen in wad dat door water bedekt is. Het omvat alles wat onder namen als priegelen, naaien, kuieren en slobberen in verslagen en publikaties te vinden is. Volgens ons schuilen achter deze benamingen geen essentieel verschillende gedragingen.

Bij het tastjagen voeren de dieren pikbewegingen uit die zo snel op elkaar volgen dat het bij waarnemingen in het veld niet mogelijk is ze te tellen. Kunnen we de dieren in gevangenschap van dichtbij bekijken, dan zien we dat de snavel open in het wad gestoken wordt, waarna de kop zeer snel een aantal malen op en neer wordt bewogen (3 à 15 x, om een grootteorde te geven); vervolgens wordt de snavel uit het wad gehaald om er op een ander plekje weer in te verdwijnen.

Deze koncentraties van snel opeenvolgende pikken kunnen we ook in het veld onderscheiden, we zullen ze in het vervolg pikvlaagjes noemen, ze zijn van elkaar gescheiden doordat de snavel uit het wad gehaald wordt. De pikvlaagjes kunnen ondiep uitgevoerd worden, zodat minder dan de helft van de snavel in het wad verdwijnt, of diep, waarbij de snavel tot over de helft in het wad wordt gestoken. Het zal duidelijk zijn dat deze scheiding arbitrair is.

Op deze wijze kan een laagje wad ter dikte van de lengte van een bonte strandlopersnavel op prooien onderzocht worden. De pikvlaagjes kunnen lopend of stilstaand in vrijwel droog of nog onder water staand wad worden uitgevoerd.

Loopt de vogel tijdens het pikken, dan komen de afzonderlijke pikken van een vlaagje achter elkaar in het wad terecht ("naaien"). Staat de vogel tijdens een pikvlaagje stil, dan wordt de kop zijwaarts bewogen waardoor een halve cirkel van pikken voor de vogel ontstaat. Tussen deze twee uitersten, voortdurend lopen tijdens het foerageren en stilstaan tijdens het foerageren, zijn intermediaire vormen te vinden waarbij lopen en stilstaan elkaar kunnen afwisselen in alle denkbare houdingen ("priegelen").

Tussen twee pikvlaagjes in richten de dieren zich slechts af en toe even op. Daardoor zien we wanneer de dieren in diep water foerageren (bv. zo diep dat ze er tot hun buikveren in staan) eigenlijk niet wanneer het ene pikvlaagje ophoudt en het andere begint, wat door sommigen "slobberen" is genoemd.

Nu en dan steekt de bonte strandloper zinn snavel tot aan de wortel in het wad, waarbij hij zichtbaar moeite doet iets te pakken te krijgen ("boren" of "wrikken").

Wordt inderdaad een prooi gevangen, dan is dit meestal een worm, die met voorzichtige rukkerige bewegingen uit het wad getrokken wordt.

Op welke wijze de bonte strandloper bij het tastjagen de prooien lokaliseert is niet zonder meer duidelijk. Uit enkele proefjes bleek dat de smaakzin tijdens het tastjagen gebruikt wordt; of ook de tastzin een rol speelt is niet duidelijk.

Tastzin.

Wanneer we een bonte strandloper ongezeefd zand aanboden waarin nog schelpgruis en steentjes aanwezig waren, dan zagen we af en toe dat de vogel ze uit het wad ophaalde.

In een bak met imitatiewormen in de vorm van elastiekjes lieten we een vogel fourageren. Hoewel de "prooidichtheid" 12 exx bedroeg werd geen enkele "prooi" uit het wad gehaald.

Smaakzin.

Bij aanbieding van bakken nat wad met een prooidichtheid 0 is de tijd die aan lopend pikken besteed wordt gering: 32, 134, 171, 103, en 19 sek. per 30 min; stilstaand pikken komt niet voor. Eenmaal werd een bak nat wad met prooidichtheid 0 aangeboden, waarin het zeewater was vervangen door een mengsel van zeewater en lichaamsvocht uit plm 15 cc Nereis. In deze bak werden gedurende 373 sek pikvlaagjes uitgevoerd, zowel lopend (129 sek) als stilstaand (244 sek). Hieruit kunnen we afleiden dat de vogel in elk geval in staat is al tastjagend te proeven.

In het veld is het vangen van een worm duidelijk waarneembaar, in de eerste plaats door het uit de grond trekken. Bovendien spoelt de vogel de worm vaak af en pakt hem achtereenvolgens een aantal malen op en legt hem weer neer voor hij hem inslikt. Bij de verzorging van dieren in gevangen-

schap merkten we dat vooral wormen die uit nogal droog zand gehaald waren werden afgespoeld. Het neerleggen en oppakken van de worm ging meestal door totdat hij bij de kop of het achtereind vastgegrepen was, dan gleed hij naar binnen. Soms werd de worm ergens in het midden beetgepakt en dubbelgevouwen ingeslikt; vooral bij de grote wormen was dat zichtbaar moeilijk. De vangst van een krabbetje kan ook gemakkelijk geregistreeerd worden; ook daar is dikwijls een uitgebreide prooibehandeling noodzakelijk. Wat andere fourageeraktiviteiten aan voedsel opleveren kan in het veld niet zonder meer waargenomen worden. Het is aan de pikken niet te zien of zij suksesvol zijn, evenmin aan de pikvlaagjes. Het slikken van de vogels kan met een 40x kijker slechts af en toe met zekerheid waargenomen worden: wanneeer een vogel zich in een geschikte positie tov de kijker bevindt, en een prooi van enige omvang inslikt. Deze gevallen komen zo incidenteel voor dat het niet mogelijk is op grond hiervan met sukses van het foerageren te bepalen.

4.3. Bestaat er verband tussen fourageergedrag en de hoeveelheid buitgemaakte prooien?

Op het wad zien we de meeste bonte strandlopers tamelijk dicht bij elkaar foerageren langs de randen van plasjes en in wad dat nog net onder water staat. Ze staan daar relatief veel stil tijdens het foerageren. Veel minder dieren foerageren op drooggevallen wad. Tussen het foerageren treedt dan zeer veel lopen op, vaak vliegen dergelijke dieren na enige tijd weg om op nat wad verder te foerageren. Bij foerageren op drooggevallen was zijn de vogels meestal meer verspreid.

Op Vlieland werd aan een vogel in gevangenschap een bord zand zonder prooien aangeboden. Gedurende het eerste bezoek aan het bord werd er druk gepriegeld. Daarna namen de bezoeken zeer snel af in duur en in frekwentie. Verlaat een bonte strandloper een plek waar hij geen voedsel vindt snel? Brachten we nadat de bezoeksduur was gedaald ongemerkt een opvallende prooi

op het bord en werd die bij het eerstvolgende bezoek opgemerkt, dan nam de bezoeksduur onmiddellijk toe doordat de vogel na het oppikken van de prooi enige tijd gaat priegelen. Dit proefje werd enige malen herhaald, steeds met een soortgelijk resultaat.

Kombinatie van deze waarnemingen bracht ons op het idee dat het gedrag wellicht kan dienen als indikator voor de hoeveelheid prooien die tijdens het foerageren op het wad wordt buitgemaakt, en wel zodanig dat lopend foerageren negatief en stilstaand foerageren positief zou korreleren met het aantal buitgemaakte prooien. Dit aantal buitgemaakte prooien zal in het vervolg aangeduid worden als foerageersukses. Indien een duidelijk verband gevonden wordt bij proeven in gevangenschap kunnen we het in het veld duidelijk waarneembare lopend en/of stilstaand foerageren gebruiken als maat voor het niet waarneembare foerageersukses.
Voor het onderzoeken van een verband tussen foerageersukses en foerageergedrag dienen we te beschikken over een kriterium om het gedraag aan af te meten. Een voor de hand liggende mogelijkheid is het bepalen van de totale tijdsduur die een proefdier gedurende een waarnemingsperiode aan verschillende handelingen besteed. Tijdens ons onderzoek kregen wij de indruk dat ook de duur van de afzonderlijke pikvlaagjes met de omstandigheden varieert. De duur van de pikvlaagjes bleek echter geen bruikbaar kriterium. Onder 4.3.5. komen we kort hierop terug (pag. 48 en 49).
Het hiervolgende is gebaseerd op onderzoek naar de totale tijdsduur aan verschillende handelingen besteed.

4.3.1. Beschrijving van de proeven.

Het wad zal zo natuurgetrouw mogelijk nagebootst aan dieren in gevangenschap moeten worden aangeboden om een zo groot mogelijke overeenkomst tussen het foerageergedrag op het wad en in de proefsituatie te verzekeren.

Prooien werden aangeboden in een imitatiewad in de bakken beschreven

op pag. 28/29. We kunnen de toestand van het wad in de bakken op heel eenvoudige wijze variëren: naar korrelgrootte, naar vochtigheid, naar prooisoorten of kombinatie van prooisoorten en naar prooidichtheid. Verder kunnen de bakken overdag of 's nachts aangeboden worden. Het lijkt redelijk van bovengenoemde milieufaktoren te veronderstellen dat ze invloed hebben op het fourageersukses.
Van de positieve korrelatie tussen prooidichtheid en fourageersukses (grafiek V, VI en VII) zal gebruik gemaakt worden om, door aanbieden van verschillende prooidichtheden, het gedrag bij verschillend fourageersukses te kunnen nagaan.

Over de mate van invloed van de andere milieufaktoren op het fourageersukses is niets bekend.

In ons onderzoek gingen we in de eerste plaats na of er verband bestaat tussen fourageersukses en fourageergedrag. Daarnaast werd kort aandacht besteed aan eventuele invloed van enkele milieufaktoren op het fourageersukses.

Daar de bonte strandkoper in het veld doorgaans op vochtig wad fourageert werd ook in de proeven nat wad aangeboden (zand + zoveel water dat boven het zand juist een dun laagje water staat). Omdat de bonte strandloper op het wad opeen grote variatie van prooien fourageert en we niet mogen uitsluiten dat zijn fourageergedrag tav grote en kleine prooien verschillend is, boden wij in onze proeven grote en kleine prooien afzonderlijk aan. Op grond van de waargenomen voorkeur tijdens de voedselkeuzeproeven werd hiervoor Nereis diversicolor O.F. Müller en Corophium volutator (Pallas) gekozen. Deze prooidieren kunnen op het wad verzameld worden en in een bepaalde dichtheid op het imitatiewad in de bakken gebracht worden. Ze graven zichzelf in het zand in; doordat de zandlaag even diep is als de snavellengte van de bonte strandloper blijven ze voor de vogel bereikbaar. Dit is nodig om de zekerheid te hebben dat de vogel bij hogere aangeboden

prooidichtheid ook inderdaad meer kan eten.

Om de prooien de gelegenheid te geven zich in te graven werden de bakken ruim te voren klaar gemaakt: voor Nereis plm een half uur, voor Corophium een avond te voren.

In het begin van de onderzoeksperiode (eind mei) was alleen Nereis in voldoende mate aanwezig. Overeenkomstig het wadtype waarin deze werd verzameld werd hij in nat nogal grofzandig wad aangeboden. Het zand werd gegraven op de vindplaats van de prooidieren, voor gebruik uitgezeedd, en voor alle aanbiedingen met Nereis gebruikt. Nereis werd aangeboden in prooidichtheden 0, 6, 12, en 24 exx. per bak.

In augustus-september werd ook met Corophium als prooidier gewerkt. Gebracht op hetzelfde nogal grofzandige wad als waarin Nereis werd aangeboden, groef deze zich niet in. Corophium werd daarom noodgedwongen in fijnzandiger eveneens nat wad aangeboden. Met Corophium werden proeven gedaan bij de prooidichtheden 0, 100, 500, 1000, 1500, 2000 en 2500 exx. per bak.

Binnen resp. de Nereis-serie en de Corophium-serie werden de omstandigheden in de aangeboden proefbakken op de prooidichtheid na konstant gehouden. De prooidichtheden werden gekozen rond de waarden die volgens Swennen (1960) doorgaans in het wad worden aangetroffen, omgerekend naar het oppervlak van de gebruikte bakken.

Bij ieder prooidichtheid werden vijf waarnemingen gedaan. Na een waarnemingsperiode werden de overgebleven prooien uitgezeefd, het zand werd opgevangen en weer voor de volgende proeven gebruikt. De hoeveelheden prooien voor en na de proef werd bepaald als volgt: Voor Nereis werd het vereiste aantal uitgeteld; van dit aantal werd tevens het volume gemeten. Alleen hele wormen werden aangeboden zodat na afloop van de proef kon worden gekontroleerd welke van de resterende prooien aangepikt waren. Aantal en volume werden na de proef opnieuw bepaald.

Voor Corophium werden de aantallen volumetrisch bepaald. Daartoe werd bij iedere proefserie het aantal per 0,5 cc uitgeteld.

De blanko-proeven "nat wad grof" en "nat wad fijn" maken het mogelijk te besluiten of er tussen de Nereis- en de Corophiumproeven verschil optreedt tengevolge van de grofheid van het wad (pag46).
Tenslotte werd in enkele proeven onderzocht of de vochtigheid van het wad enige invloed heeft op het foerageersukses en of het foerageersukses varieert bij aanbieden in licht of donker: 21.00 h in plaats van 09.00 h (pag 48).

Op waarnemingsdagen werden twee uur voor het begin van de eerste proef alle voedselresten uit de kooi verwijderd, waardoor de dieren de mogelijkheid om verder te foerageren ontnomen werd: er werd een overtijingsperiode opgedrongen. Vanaf het moment dat een bonte strandloper begon te foerageren in een aangeboden bak imitatiewad werd bij de Nereisproeven gedurende 30 min, bij de Corophiumproeven gedurende 10 min het gedrag waargenomen. Daarna werd de bak verwijderd, een nieuwe werd eventueel aangeboden.
Per dag werden 1 - 4 proeven gedaan.
Met een dobbelsteen werd bepaald welke prooidichtheden achtereenvolgens aangeboden zouden worden, en aan welk proefdier.
Het protokolleren van het gedrag geschiedde dorr inspreken op een draagbare bandrecorder. Het foerageergedrag werd daartoe ingedeeld in 9 handelingen:

lo = loopt

ststt = staat stil

pilon = pikvlaagje lopend ondiep

pidil = pikvlaagje diep lopend

pison = pikvlaagje stilstaand ondiep

pidis = pikvlaagje diep stilstaand

bo = boort (pikvlaagje waarbij de snavel tot aan de wortel in het wad verdwijnt)

vlie = vliegt

re = rennen (aanmerkelijk sneller dan lopen)

Bij het uitwerken van de banden werd met behulp van een stopwatch de duur van de verschillende handelingen bepaald. Afhankelijk van de gestelde vragen werden de terzake doende gegevens getabelleerd en/of in grafieken uitgezet.

Bij de wiskundige verwerking van de waarnemingsuitkomsten was drs. E. Meelis (Rijksuniversiteit Leiden, Instituut voor Theoretische Biologie) behulpzaam.

4.3.2. Enkele opmerkingen tav de nauwkeurigheid van de proeven.

1. Een eerste bezwaar is dat voor de proeven slechts drie proefdieren gebruikt werden, waardoor de individuele variatie een grote invloed op de resultaten kan hebben.
2. Door de opzet van het onderzoek werd de bonte strandlopers een vast dagritme opgedrongen ten aanzien van hun fourageertijden, het is echter mogelijk dat de dieren ondanks hun gevangenschap een getijdenritme, waaraan zij op het wad gewend zijn, in hun dagelijkse aktiviteitsverdeling volhielden. Indien dit het geval is kan dit een storende invloed in de proeven betekenen. Kontinu-waarnemingen tijdens een aantal opeenvolgende dagen in oktober gaven echter eerde aanleiding een dagritme dan een getijdenritme te veronderstellen.
3. Per dag werden 1 tot 4 proefbakken aangeboden. In het begin van het onderzoek werd voor iedere proef afzonderlijk een bak klaargemaakt, en in de kooi gebracht. Het bleek toen dat uit iedere volgende bak een hoger percentage gegeten werd (grafiek III). Om na te gaan of dit verschijnsel optrad als gevolg van de aanbiedingsmethode of moest worden opgevat als een verschijnsel dat optreedt na het overtijen werd een opstelling bedacht die het mogelijk maakte de proeven onmiddellijk na elkaar uit te voeren. Hierdoor werd voorkomen dat de vogels na een proef

pauseerden, en tevens dat zij verstoord werden bij het in de kooi brengen van een nieuwe bak.

Op het wad zien we na verstoring van een groep overtijende bonte strandlopers (bv door een roofvogel of een vliegtuig) een opleving van foerageeraktiviteit die echter snel afzakt. Bij iedere aanbieding werd in de eerste minuut een groter aantal pikken uitgevoerd dan in de volgende minuten. Het is dus mogelijk dat de verstoring door het herhaald inbrengen van een bak de toename van het gegeten volume verklaart. De opstelling als weergegeven in fig. 2a maakte het mogelijk de eetpauzes te elimineren en de verstoring sterk te beperken.

Het deksel bedekte drie van de vier aangeboden bakken en kon vanuit het waarnemingshutje gedraaid worden. De toename in gegeten percentage prooidieren bij opvolgende aanbiedingen werd nu niet meer waargenomen. Zie grafiek III: in mei-juni werden de bakken afzonderlijk en met onderbreking aangeboden, in augustus-september volgens de genoemde verbeterde methode.

De resultaten van de beide methoden van aanbieden zijn echter gezamenlijk verwerkt. Voor het nagaan van het verband tussen foerageersukses en foerageergedrag is dit niet bezwaarlijk. Bij bestuderen van faktoren die het foerageersukses beinvloeden maakt het de interpretatie van de resultaten minder betrouwbaar.

4. Bij het inspreken van het protokol op de bandrecorder ontstaat een fout, afhankelijk van de reactiesnelheid en de tijd benodigd om de kodering te formuleren. Aangezien mag worden aangenomen dat deze fout na enige oefening konstant werd zal zij weinig invloed hebben op de spreiding in de resultaten.

5. De meetfout in het opnemen van de tijd aan de verschillende handelingen besteed kan op eenvoudige wijze worden bepaald. De sommatie van de duur van alle handelingen in één minuut moet een totaaltijd van 60 sek opleveren. Di t was niet steeds het geval door fouten in het afdrukken of afle-

zen van de stopwatch en gelijktijdig schakelen van de bandrecorder. Voor iedere minuut van de Corophiumproeven werd nagegaan hoeveel de totaaltijd verschilde van 60 sek. Dit is weergegeven in grafiek IV. We konstateren een spreiding van 60 + 3 sek die de onnauwkeurigheid van de proef weergeeft, en daarnaast een kleiner aantal ekstreme afwijkingen door fouten van andere aard. Bij een aantal handelingen per minuut dat in de meeste gevallen tussen 20 en 60 ligt is de tijdfout per handeling dus klein en niet te voorkomen. In de grafieken (XII t/m XV) is in te zien dat een variatie van ± 5 % de konklusies niet belangrijk beinvloedt.

6. Voorts trad een onnauwkeurigheid op doordat de aangeboden aantallen Corophium volumetrisch bepaald werden. Dagelijks werd hiertoe het aantal in 0,5 cc in enkelvoud geteld. Om de ontstane onnauwkeurigheid na te gaan werd deze bepaling eenmaal in tienvoud uitgevoerd. Een aanzienlijke aantalsvariatie werd daarbij gekonstateerd:

   149, 172, 187, 188, 192, 193, 198, 209. 226, 252.

   Dit zal een belangrijke oorzaak zijn van de spreiding die in de Corophiumgrafieken optreedt.

7. Tenslotte moet het verlies vermeld worden dat kan optreden door het uitzeven van de Corophium na de aanbieding van de proefbak: het is denkbaar dat een zeker percentage mee uitspoelt. Vijf bakken met verschillende prooidichtheid werden uitgezeefd zonder dat er op gefourageerd was. De teruggevonden aantallen lieten zien dat de optredende fout veeleer een kwestie van onnauwkeurigheid in de aantalsbepaling dan verlies door uitspoeling was: er werd zelfs vaker meer dan te weinig teruggevonden.

8. Hoewel er naar gestreefd werd voor alle Nereis-proeven evengrote wormen (plm 10 cm) te gebruiken, moesten noodgedwongen ook wel afwijkende maten worden aangeboden. In grafiek XVII zijn aantallen en volume van de wormen in alle aanbiedingen gegeven ter illustratie van de hierdoor optredende spreiding.

4.3.3. Resultaten.

4.3.3.1. De korrelatie tussen prooidichtheid en fourageersukses.

Prooidichtheid en fourageersukses zijn positief gekorreleerd. Voor Nereis zijn zowel het aantal gegeten eksemplaren (grafiek V) als het gegeten volume (grafiek VI) per waarnemingsperiode à 30 min uitgezet. In beide gevallen wijkt het verband tussen de uitgezette grootheden waarschijnlijk niet signifikant af van een rechte lijn. Het is aannemelijk dat boven een bepaalde prooidichtheid de gegeten hoeveelheid niet noemenswaard meer toeneemt, de lijn zal afbuigen naar horizontaal. Binnen de door ons onderzochte prooidichtheden (gekozen in de zelfde orde van grootte als voorkomend op het wad) was dit echter nog niet duidelijk waarneembaar.

Voor Corophium werd alleen het aantal gegeten eksemplaren uitgezet als funktie van de prooidichtheid (grafiek VII). Aangezien het aantal eksemplaren slechts volumetrisch bepaald werd heeft het geen zin ook het volume uit te zetten.

Er werd hier getoest of het verband tussen de aangeboden prooidichtheid en het aantal gegeten eksemplaren signifikant van een rechte lijn afwijkt. Met de toets van Bartlett werd in de eerste plaatst getoetst of de spreiding van de gegeten aantallen bij de verschillende prooidichtheden signifikant verschilt. Dit is inderdaad het geval. De hypothese dat de spreiding recht evenredig is met de prooidichtheid wordt met deze toets niet verworpen. Aannemende dat deze hypothese juist is komen we tot het volgende model voor de gegeten aantallen:

$$y = a + bx + \varepsilon ,$$

waarin: y = gegeten aantal

a en b = konstanten

x = prooidichtheid (aantal prooien per bak)

ε = een fout die normaal verdeeld is met de verwachting 0 en een spreiding die evenredig is met de prooidichtheid:

$\varepsilon = N(0, \sigma_y^2)$

Dit model wordt met de F-toets niet verworpen: de overschrijdingskans is ± 8,2 %. De hypothese van een rechtlijnig verband tussen aangeboden prooidichtheid en het aantal gegeten eksemplaren kunnen we voor onze waarnemingen tussen 0 en 2500 Corophiums per bak niet verwerpen.

De regressielijn wordt berekend op $y = 0{,}445\ x + 12{,}16$.

De lijn loopt niet door de oorsprong, maar de afstand 12,16 verschilt niet signifikant van 0.

4.3.3.2. De korrelatie tussen fourageersukses en fourageergedrag.

Het bovenstaande bevestigt dat aanbiedingen bij verschillende prooidichtheid onder overigens gelijke omstandigheden geschikt zijn om het verband tussen fourageersukses en fourageergedrag te onderzoeken. Voor beide prooisoorten is de totale duur van elk van de vier belangrijkste gedragingen per waarnemingsperiode uitgezet als funktie van de hoeveelheid gegeten prooidieren uitgedrukt in cc.

Deze gedragingen zijn:

"lopen" (grafiek VIII en XII),

"stilstaan" (grafiek IX en XIII) - inklusief slapen en poetsen,

"lopend pikken" (grafiek X en XIV),

en "stilstaand pikken" (grafiek XI en XV).

Bij de proeven met Nereis als prooi varieerden zowel de tijd besteed aan lopen als die besteed aan stilstaan sterk, ook al werd tijdens de beschouwde perioden evenveel of ongeveer evenveel gegeten. Een duidelijke korrelatie is niet aanwezig. Ditzelfde geldt voor lopend pikken. De grafiek voor stilstaand pikken geeft een positieve korrelatie te zien, zij het dat deze niet erg sterk is.

De resultaten van de Corophiumproeven vertonen een duidelijker beeld. Er bestaat een negatieve korrelatie tussen "lopen" en het aantal gegeten eksemplaren, met dien verstande dat de vogel alleen als hij weinig of niets eet heel veel loopt, terwijl weinig lopen zowel met heel veel als met heel

weinig eten kan samengaan. De enige bij schatting van gegeten hoeveelheden in het veld bruikbare konklusie zou zijn dat wanneer de vogel meer dan 30 % van zijn tijd aan lopen besteed hij minder dan 0,5 cc (plm 200 Corophium exx) per 10 min eet.

"Stilstaan" korreleert op soortgelijke wijze, doch minder duidelijk, met het aantal gegeten eksemplaren.

Het verband tussen "lopend pikken" en het aantal gegeten eksemplaren wordt geillusteeerd door de aan pikken bestede tijd uit te zetten als funktie van het gegeten volume (er is omgerekend naar volume om vergelijking met de Nereisproeven mogelijk te maken). Bij prooidichtheid 0 is de aan lopend pikken bestede tijd gering, lopen (zonder pikken) en stilstaan beslaan dan de meeste tijd. Zodra meer dan plm 0,12 cc per 10 min buitgemaakt worden neemt de aan lopend pikken bestede tijd toe; boven plm 1 cc per 10 min daalt deze weer sterk met toenemend fourageersukses. Zoals grafiek XIV en XVa tonen maakt bij een hoger fourageersukses lopend pikken plaats voor stilstaand pikken. Het blijkt dat stilstaand pikken de beste korrelatie geeft met de gegeten hoeveelheid voedsel, we kunnen die hoeveelheid daarbij echter niet nauwkeurig aangeven.

Tussen de aan pikvlagen bestede tijd en het aantal pikvlagen bestaat een positieve korrelatie die echter een nogal grote spreiding vertoont (grafiek XVIa en XVIb).

Zetten we in plaats van de aan pikvlagen bestede tijd het aantal pikvlagen uit als funktie van het gegeten volume (grafiek XVb) dan blijkt dat het verband waarschijnlijk lineair is. Om in het veld uit de waargenomen pikvlagen het gegeten volume af te leiden is deze grafiek dus beter bruikbaar. De korrelatie is echter hoogstens aan te geven in de vorm van een zone ter breedte van plm 1 cc per 10 min waarnemingsperiode. Worden er per 10 min plm 115 stilstaande pikvlagen uitgevoerd dan zal het gegeten volume Corophium liggen tussen 0,9 en 2,0 cc. Dit biedt onvoldoende nauwkeurigheid om in het

veld uit het foerageergedrag een schatting ten aanzien van het foerageersukses te kunnen doen.

Wanneer in het geheel geen prooien in het imitatiewad aanwezig zijn foerageert de bonte strandloper in resp. 5, 4, 6, 4 en 8 opeenvolgende minuten om vervolgens resp. 2, 6, 1, 2 en 2 minuten in het geheel niet te foerageren (tabel X); in deze periode treedt opvliegen op, ook wel rennen. Wordt wad met Corophium prooidichtheid 100 aangeboden, dan foerageert de vogel in resp. 10, 7, 3, 5 en 5 opeenvolgende minuten om vervolgens resp. 0, 1, 1, 2 en 1 minuut in het geheel niet te foerageren. Bij hogere prooidichtheden komt een onderbreking in het foerageren slechts tweemaal voor. In alle overige waarnemingen bij hogere prooidichtheden wordt in iedere minuut gefoerageerd. De bonte strandloper heeft dus de neiging de bak spoedig te verlaten als hij weinig of niets vangt.

Uit tijdstip en duur van de eerste onderbreking in het foerageren kunnen we bij de Nereis-proeven niet afleiden of de dieren snel opmerken dat er in het imitatiewad weinig of geen voedsel aanwezig is. Rennen en pogingen tot wegvliegen zijn beperkt tot protokollen van aanbiedingen met prooidichtheid 0; we kunnen de soms zeer lange onderbrekingen met veel stilstaan bij aanbiedingen van imitatiewad met Nereis alleen begrijpen als we aannemen dat de bonte strandloper nadat hij één of enkele wormen heeft gegeten tijdelijk verzadigd is.

Meestal was in de protokollen inderdaad na de vangst van een worm een duidelijke toename in het "stilstaan" te zien. Tijdens alle eerste foerageerperiodes (f) werd minstens één worm (w) buitgemaakt. Een tweede aanwijzing dat de bonte strandloper bij de Nereis-proeven snel verzadigd is is het volgende: wanneer we van alle waarnemingsperioden de Nereis-vangsten in één grafiek registreren als funktie van de minuut waarin de vangst plaatsvond, vinden we van de eerste naar de dertigste minuut een sterk dalende lijn.

Een derde aanwijzing dat tijdelijke verzadiging optreedt is, dat vanaf de tweede worm, sommige uit het wad getrokken wormen slecht gedeeltelijk of in het geheel niet worden opgegeten.

Het gedrag tijdens het foerageren op Nereis vertoont grote overeenkomst met het foerageergedrag van de krombekstrandloper (Calidris ferruginea (Pontoppidan)). Bonte strandloper en krombekstrandloper zijn vrijwel even groot en systematisch nauw verwant. De krombekstrandloper heeft een zeer sterke voorkeur voor Nereis als prooidier. Bij een vergelijking van beide vogelsoorten op het wad bij Vlieland konstateerden we dat de krombekstranloper veel vaker en langduriger dan de bonte strandloper het voedsel zoeken staakt om te poetsen of te slapen.

Tussen de resultaten van de Nereis-proeven en de Corophium-proeven bestaan twee opmerkelijke verschillen die we kunnen verklaren met de uit de serie Coroph. um-proeven gekonkludeerde korrelatie tussen foerageersukses en foerageergedrag: bij Nereis als prooi neemt het gegeten volume maar weinig toe bij toename van het aangeboden volume prooidieren (grafiek XVIII), daarmee gaat samen een gedrag dat zonder duidelijke ten ens varieert (grafiek VIII t/m XI). Bij Corophium neemt het gegeten volume veel sterker toe met de toename van het aangeboden volume (grafiek XVIII), waarmee een veel duidelijker tendens in het gedrag samen gaat (grafiek XII t/m XV). De oorzaak hiervan moet liggen in de verschillen tussen de proefsituaties: Nereis-grof wad/ Corophium-fijn wad. Waarschijnlijk is het verschil tussen de prooigrootte hiervan het meest belangrijk.

We hebben alle aanleiding te veronderstellen dat de vogels bij de Nereisproeven snel verzadigd raken. Dit zou tot gevolg kunnen hebben dat niet zo zeer de prooidichtheid als wel de verzadiging bepaalt hoeveel er per waarnemingsperiode van 30 min. gegeten wordt, waardoor de toename van de gegeten hoeveelheden bij toenemde prooidichtheid gering is.

Naast het verschil in prooisoort zou de grofheid van het wad invloed kunnen hebben op de korrelatie tussen foerageersukses en foerageergedrag. Om dit

na te gaan kunnen we de waarnemingen uit beide series bij prooidichtheid 0 gebruiken.

Tabel XI geeft een sommering van de tijden besteed aan lopen, stilstaan, lopend pikken en stilstaand pikken; voor de Corophium-proeven gedurende de hele waarnemingsperiode, voor de Nereis-proeven ter vergelijking gedurende de eerste 10 min van de waarnemingsperiode. We zien dat lopend pikken bij fijn wad gemiddeld hoger ligt dan bij grof wad. Stilstaan komt bij fijn wad minder voor. De hogere pikfrekwentie zou bij aanwezigheid van prooien de oorzaak kunnen zijn van een hoger fourageersukses dat misschien mede verantwoordelijk is voor de steilere vangstlijn bij Corophium (grafiek XVI). We zien hier dus dat het fourageergedrag behalve door het fourageersukses ook door de grofheid van het wad beinvloed wordt (zie verder onder 4.3.3.3. Enige milieu-faktoren die het fourageersukses beinvloeden).

Opmerking 1. Het bleek dat bij aanwezigheid van voldoende voedsel dicht onder de oppervlakte de bonte strandloper weinig diepe pikken maakte. Nereis kruipt diep in de bak weg, de vogel pikt in deze bakken zowel diep als ondiep; Corophium blijft dicht onder de oppervlakte, bij foerageren in de Corophiumbakken werden weinig of geen diepe pikken per waarnemingsperiode genoteerd.

Opmerking 2. We kunnen ons een indruk vormen van de moeite die een bonte strandloper onder verschillende omstandigheden moet doen om 1 cc voedsel te verzamelen, door na te gaan hoeveel pikvlaagjes bij daartoe moet uitvoeren. We kunnen uit ieder protokol het totaal aantal pikvlaagjes bepalen. Van Nereis is het volume gegeten prooien bekend, voor Corophium stellen we dat 1 cc 200 exx.(zie pag. 40) om de aantallen in volumina te kunnen omrekenen. Met behulp van deze gegevens kunnen we berekenen hoeveel pikvlaagjes per cc verzameld voedsel werden uitgevoerd.

Bij toenemende prooidichtheid Corophium zien we een daling in het gemiddeld aantal pikvlaagjes per cc voedsel. Tot prooidichtheid 1500 is deze daling volgens de toets van Wilcoxon signifikant. Het verzamelen van een cc

voedsel wordt bij toenemende prooidichtheid duidelijk gemakkelijker. Bij prooidichtheid 1000 en hoger wordt gemiddeld meer dan 1 prooi ter pikvlaagje buitgemaakt.

Bij de Nereis-proeven is geen daling in het aantal pikvlaagjes waar te nemen De cijfers varieren ook binnen eenzelfde prooidichtheid sterk doordat de prooidichtheden laag zijn en de kans dat de vogel naast een prooi pikt dus groot; heeft hij evenwel eenmaal een prooi gevangen dan betekent dat meteen een groot volume aan voedsel.

4.3.3.3. Enige milieu-faktoren die het fourageersukses beinvloeden.

Zoals we reeds zagen neemt het fourageersukses toe met de prooidichtheid. De kans bestaat dat op het wad ook andere milieu-faktoren het fourageersukses beinvloeden. We gingen dit na voor de vochtigheidstoestand van het wad en voor licht/donker verschillen.

De proeven op nat wad zijn reeds beschreven onder 4.3.1. De proeven op droog wad werden op dezelfde wijze uitgevoerd. In beide proeven werd Nereis aangeboden in grof wad.

Getoetst werd of de waarden voor droog wad de tendens hebben hoger of lager te liggen dan voor nat wad: de waarden voor droog en nat wad werden vergeleken met behulp van de exakte toets van Wilcoxon, waarna de toetsingsgrootheden gekombineerd werden volgens de zg. omnibustoets van R.A. Fisher. Uitslag: niet signifikant voor overschrijdingskans 5 %. Het gegeten volume vertoont dus geen tendens voor droog wad lager te liggen dan voor nat wad. Waarschijnlijk zien we in het veld zo weinig bonte strandlopers op droog wad fourageren omdat de prooien zich er te diep in het wad terug trekken, zodat de beschikbare prooidichtheid afneemt. Zoals we al zagen heeft deze prooidichtheid wèl invloed op het fourageersukses.

Opmerking: bij het fourageren in droog wad zien we de bonte strandloper dikwijls naar de waterbak lopen om zijn snavel af te spoelen en te drinken.

We hebben gekonstateerd dat het fourageersukses in nat en droog wad in onze proeven niet sifnifikant verschilt. We weten ook dat het fourageersukses het gedrag beinvloedt. Omdat de vochtigheidstoestand van het wad geen invloed heeft op het fourageersukses verwachten we geen verschil in gedrag bij waarnemingen op nat en droog wad.
Bepalen we de gemiddelden voor de verschillende handelingen op nat en droog wad, dan zien we dat op nat wad minder gelopen en meer gepikt wordt. Dit zou betekenen dat het fourageergedrag behalve door het fourageersukses ook door de vochtigheid van het wad bepaald wordt. Zoals we op pag. 45 zagen beinvloedt ook de grofheid van het wad het gedrag.

Met dezelfde methode kan ook het verschil in fourageersukses overdag en 's avonds getoetst worden. Onder 4.3.1. zijn de dag-proeven reeds beschreven, de avondwaarnemingen werden gedaan op eenzelfde manier en op een analoog tijdstip t.o.v. het opgedrongen dagritme: vanaf 21.00 h. In de periode waarin deze proeven gedaan werden was het op dat tijdstip reeds donker.
In ons (geringe) aantal waarnemingen blijkt de tendens tot een geringer fourageersukses bij nacht niet signifikant te zijn (tabel XV). Deze proeven werden alleen met Corophium gedaan zonder het gedrag te protokolleren.

4.3.4. Konklusie.

Samenvattend kunnen we zeggen dat een verband tussen fourageergedrag en fourageersukses inderdaad bestaat. Het verband is echter niet voldoende nauw omschreven om er een methode tot bepaling van het fourageersukses in het veld op te baseren, te meer daar we aanwijzingen hebben dat niet alleen het fourageersukses maar ook milieufaktoren het gedrag beinvloeden.

4.3.5. De duur van de pikvlaagjes.

Onderzocht werd nog of ook de duur van de pikvlaagjes bruikbaar is als kriterium ter karakterisering van het gedrag.

Uit de protokollen van de hiervoor genoemde Nereis-proeven werd steeds de duur van de eerste 50 pikvlaagjes per waarnemingsperiode genomen.Hiermee werd een variantie-analyse met drie faktoren met gelijke aantallen waarnemingen (50) per cel (= kombinatie van faktoren) uitgevoerd volgens onderstaand schema. Getoetst werd op de variabelen;

a. prooidichtheid,

b. vochtigheidstoestand van het wad,

c. verschillen binnen de triplo's.

Bij vergelijking van nat en droog wad verschilt de duur van de pikvlaagjes signifikant; ook bij vergelijking van de verschillende prooidichtheden is dit het geval. Het blijkt echter dat ook binnen de triplo's de duur van de pikvlaagjes signifikant verschilt. Daar het effekt van alle drie de variabelen plm gelijk is, betekent dit dat we niet kunnen uitsluiten dat verschil in duur van de pikvlaagjes bij verschillende wadtoestand of prooidichtheid slechs een gevolg is van proefonnauwkeurigheden. Temeer daar de effekten erg klein zijn (resp 0,12; 0,20; 0,13 sek.) is de duur van de pikvlaagjes als kriterium voor het gedrag niet bruikbaar.

4.4. Benadering van het voedselverbruik van de bonte strandloper in het Nederlandse waddengebied uit het voedselverbruik per etmaal in gevangenschap.

Wanneer het niet mogelijk blijkt in het veld te bepalen hoeveel de bonte strandloper per etmaal eet, dan zullen we dit in gevangenschap moeten doen.

Gedurende de proefperioden mei-juni en augustus-september 1967 werd dagelijks genoteerd hoeveel de vogels aten. Voor de eerste periode zijn de gegevens van 23 dagen gemiddeld, voor de tweede periode de gegevens van 24 dagen. Bij de berekening is de volumevermindering door bederf ingekalkuleerd.

De getallen liggen ver uiteen. Als oorzaak hiervoor kunnen we opgeven:

a. de grote invloed van de individuele variatie aangezien maar met drie proefdieren werd gewerkt;
b. de sterk wisselende samenstelling van het menu in de periode mei-juni;
c. de gezondheidstoestand van de dieren: de dieren in de periode augustus-september waren beslist gezonder dan de vogel in de periode mei-juni;
d. tengevolge van weersomstandigheden (storm) en de aanwezigheid van meer dan een vogel in de kooi gedurende een deel van de periode augustus-september waren de dieren toen veel aktiever, en aten daardoor wellicht meer.

We zijn geneigd aan het cijfer voor de laatste waarnemingsperiode de meeste waarde toe te kennen.

Op Vlieland (september 1965) werd van een vogel in gevangenschap bepaald hoeveel cc Corophium hij per etmaal konsumeerde: op drie achtereenvolgende dagen 55, 102 en 113 cc. Deze volumina liggen in dezelfde orde van grootte als de op Texel gevonden waarden.

Om na te gaan hoeveel waarde we mogen hechten aan deze cijfers als maat voor de in het veld gegeten hoeveelheid per etmaal maakten we een vergelijking tussen dagwaarnemingen in gevangenschap en in het veld tav. de

aktiviteitsverdeling. Bij de kooiproeven was voortdurend voedsel beschikbaar. Een vergelijkbare veldwaarneming werd gedaan aan een bonte strandloper die regelmatig foerageerde op een binnendijks terreintje waar het tij de aktiviteitsverdeling niet kon beinvloeden. In de kooi werd gemiddeld (over 4 dagen) 35 % van de tijd aan pikken besteed en 65 % aan lopen, stilstaan en poetsen. In het veld (1 dag) werd aan pikken 22 % van de tijd besteed, aan de overige handelingen 78 %. Dit geeft geen aanleiding te veronderstellen dat de gegeten hoeveelheid in gevangenschap sterk afwijkt van die in het veld. Verder beschikken we over gegevens van op Vlieland gedane waarnemingen tav de tijd door bonte strandlopers aan foerageren besteed. Deze cijfers zijn met bovenstaande niet zonder meer te vergelijken omdat de aan foerageren bestede tijd slechts "over-all" bepaald werd, met verwaarlozing van de korte periodes hierin dat niet gepikt werd. Op deze manier kwamen we tot een aan foerageren bestede tijd van 58 %.
Gedetailleerde waarnemingen aan het foerageergedrag op het wad moeten uitwijzen of dit percentage met ongeveer de helft vermindert wanneer we alle niet aan pikken bestede tijd aftrekken.

Op grond van de nu bekende gegevens kunnen we een grove schatting doen van de hoeveelheid voedsel die per jaar door bonte strandlopers in het Nederlandse waddengebied wordt gegeten.
Het totaal aantal bonte strandloper-etmalen in dit gebied kunnen we benaderen als aangegeven in hoofdstuk 2: het bedraagt plm 25 millioen. Nemen we nu aan dat het voedselverbruik van de bonte strandloper per etmaal plm 100 cc bedraagt dan kunnen we het totale voedselverbruik per jaar in het Nederlandse waddengebied schatten op 2500 m^3.

5. Samenvatting.

Het aantal bonte strandloper-etmalen per jaar in het Nederlandse waddengebied is te schatten op plm 28 millioen. De schatting per gebied is het meest nauwkeurig voor Vlieland: voor dit gebied bedraagt het aantal bonte strandloper-etmalen per jaar plm 3,7 millioen.

Het menu van de bonte strandloper is zeer gevarieerd. Het omvat Polychaetae, Crustacea, Mollusca, Insecta en plantenresten. Bereikbaarheid, smakelijkheid en talrijkheid van de prooisoorten bepalen wat het meest gegeten wordt; in het waddengebied in de zomer Nereis diversicolor O.F. Müller en kleine Crustacea.

De bonte strandloper besteedt bij Vlieland (Posthuiswad en Vliehors) plm 7.00 h per tij aan foerageren, de overige tijd aan rusten, poetsen, lopen, vliegen, etc.

We kunnen twee foerageermethoden onderscheiden: oogjagen en tastjagen. De laatste wordt het meest toegepast.

Voor twee prooisoorten (Corophium volutator (Pallas) en Nereis diversicolor O.F. Müller) werd het verband tussen foerageersukses en foerageergedrag nagegaan. Stilstaand pikken bleek het duidelijkst te korreleren met het foerageersukses. De korrelatie was het duidelijkst voor Corophium, waarschijnlijk ten gevolge van de geringere afmeting van deze prooi.

De korrelatie is niet sterk genoeg om in het veld uit het foerageergedrag het foerageersukses betrouwbaar te kunnen schatten, te meer daar het foerageergedrag mede afhankelijk blijkt te zijn van de toestand van het wad.

De totale hoeveelheid voedsel door de bonte strandloper in het Nederlandse waddengebied per jaar gekonsumeerd is met behulp van waarnemingen over het voedselgebruik in gevangenschap grof benaderd op 2500 m^3.

6. Literatuur.

Bent, A.C., 1927. Life histories of North American shorebirds. - Bull. U.S. Nat. Mus. 142.

van Beusekom, G., en J. Verweij, 1930. De maaginhoud van enkele door vuurtorenlicht gedode .imicolae.

Ehlert, W., 1964. Zur Ökologie und Biologie der Ernährung einiger Limikolen-Arten, - J. Orn. 150, 1.

Goethe F., 1936. Tangfliegenlarven als Nahrung der bei Helgoland durchziehenden Limikolen. - Vogelzug 7, 135.

Holgersen, H., 1953. Banding shorebirds in Southern Norway. - Bird Banding 24, 147.

Madon, R., 1935. Contribution à l'étude du régime des oiseaux aquatiques. - Alauda 7, 60.

Meelis, E., 1965. Verslag van waarnemingen verricht aan een in gevangenschap levende steenloper. 27 augustus-10 september 1965.- Archief Werkgroep voor Oecologisch Wadonderzoek. NIOZ, Den Helder.

Mörzer Bruyns, M.F. en Sj, Braaksma, 1954. Vogeltellingen in het staatsnatuurreservaat Boschplaat van 1951 t/m 1953. - Ardea 42, 175.

Rooth, J., 1960. Vogeltellingen op Vlieland van 1953 t/m 1956. - Limosa 33, 134.

Rooth, J., 1966. Vogeltelling in het hele Nederlandse Waddengebied augustus 1963. - Limosa 39, 175.

Swennen, C., 1960. Wadfauna en wadmilieu. - Natura 57.

Witherby, H.F., 1949. A practical handbook of British wild birds II. London.

Tabel I. Aantalsfluktuaties van enige Nederlandse wadvogels

	steltlopers		meeuwen	
	V	T	V	T
jan	30.600	37.400	2.800	4.100
febr	24.200	37.500	1.000	4.100
mrt	30.200	55.800	5.200	5.100
apr	18.300	24.900	2.100	2.100
mei	7.500	4.600	2.200	4.100
juni	4.000	4.600	3.500	6.100
juli	16.300	10.500	4.300	8.700
aug	80.100	24.600	15.700	8.600
sep	66.000	18.000	16.500	7.300
okt	51.700	31.200	5.400	3.100
nov	68.500	25.500	2.500	5.600
dec	51.600	25.100	2.000	2.000

(V = Vlieland westpunt, T = Terschelling Bosplaat)

Tabel II

	scholekster		wulp		rosse grutto		kanoetstrand-loper		bonte strand-loper	
	V	T	V	T	V	T	V	T	V	T
jan	5.000	20.000	4.500	1.100	5.000	2.200	12.500	10.000	2.600	4.000
feb	300	11.000	1.500	4.000	11.000	900	5.000	18.000	5.000	3.500
mrt	12.500	12.000	2.500	3.200	9.000	400	2.000	10.000	3.600	30.000
apr	1.500	3.500	5.000	500	1.500	2.500	2.000	1.000	6.700	17.000
mei	300	1.000	200	200	4.500	1.000	pm	pm	1.500	1.500
jun	1.000	1.600	500	1.100	1.000	300	600	pm	100	pm
jul	1.000	2.000	2.500	6.500	2.500	700	4.500	pm	4.000	700
aug	10.000	4.000	3.200	5.000	11.000	2.000	14.000	pm	38.000	10.000
sep	6.500	6.000	12.000	5.000	7.000	500	1.200	400	33.000	5.000
okt	7.500	7.500	7.000	600	6.000	100	3.500	20.000	26.000	2.500
nov	8.500	12.000	3.200	1.000	10.000	100	30.000	10.000	14.000	2.200
dec	6.000	22.000	5.000	8.000	15.000	pm	15.000	1.200	4.000	300
S	160.700		76.100		94.200		160.900		217.900	

Tabel III. Aantallen bonte strandlopers tijdens hoogwatertelling 22/23 augustss 1963.

	Totaal steltlopers	bonte strandlopers	in % van totaal steltlopers
Den Helder)			
Balgzand)			
Wieringen)			
Afsluitdijk)	20.700	3.900	18,8
Texel	39.200	10.000	25,5
Vlieland	43.300	14.500	33,5
Richel	64.500	200	0,3
Griend	16.600	7.000	42,1
Terschelling	51.000	20.000	39,2
Ameland	24.600	1.100	4,4
Engelsmanplaat	20.800	4.000	19,2
Schiermonnikoog	95.600	31.000	32,4
Simonszand	5.300	500	9,4
Rottumerplaat	27.500	5.000	18,2
Rottumeroog	23.400	1.000	4,2
Friese kust	13.100	-	-
Lauwerszee	15.200	1	-
Groninger kust	28.100	-	-
Dollart	6.100	-	-
Totaal	494.900	98.200	19.8

Tabel IV. Aantallen bonte strandlopers op West-Vlieland tijdens incidentele tellingen in de jaren 1956 t/m 1965

	tellingen werkgroep				tellingen Rooth	totaal gemiddeld aantal
	gemiddeld aantal	aantal waarn.	laagste waarde	hoogste waarde		
jan	7.000	2	4.000	10.000	2.600	5.500
feb	15.000	1			5.000	10.000
mrt	7.400	1			3.600	5.500
apr	7.100	2	4.100	10.000	6.700	6.900
mei	6.600	2	2.300	11.000	1.500	4.900
jun					100	100
jul	6.500	2	4.000	9.000	4.000	5.700
aug	21.000	12	4.500	77.000	38.000	22.400
sep	34.000	2	33.000	35.000	33.000	33.700
okt	8.000	1			26.000	17.000
nov	1.000	1			14.000	7.500
dec.	5.500	2	1.000	10.000	4.000	5.000

Tabel V. Maaginhoud van de bonte strandloper. Literatuuroverzicht.

auteur	vindplaats	maand	aantal onderzochte magen	magen met nereiden	magen met mollusca	magen met crustacea	magen met insecta en larven	magen met arachniden	magen met plantenresten
van Beusekom en Verweij (1930)	Oudorp	jan-feb	7	+ 43%	‡ 86%				
Ehlert (1964)	Mellum	mrt-okt	151	‡ 98%	+ 66%	+ 9%	+ 15%		+ 3%
Madon (1935)	Franse kust (atlantisch)	?	40	‡ 58%	+ 40%	+ 30%	+ 30%		+ 5%
Shaw en Lis (1940)	Gele Zee	mrt-apr	17	+ 18%	‡ 94%	+ 65%	+ 6%		+ 12%
Bent (1927)	?	?	?	+	‡	+	+		+
Dementiew en Gladkow (1955)	?	?	?	‡	+	+	+		
idem, naar Tschelzow	West-Siberië	aug-sep	19		+		‡		+
Issakow en Worobjew (1940)	Kaspische zee	okt-dec	14	+	‡	+	+		‡
Portenko (1933)	Anadyr golf	jul	1				‡		
Portenko schriftelijk aan Ehlert	Kaap Deshnew	zomer	2				‡		
	Kaap Deshnew	okt	1			+			
	Wrangell	jun-aug	14				‡	+	
Witherby (1949)	?	?	?					+	

Tabel VI. Maaginhoud van de bonte strandloper in Europese kustgebieden.

auteur	prooisoort	aantal magen	% magen waarin aanwezig	% magen waarin alleen aanwezig	indien aanwezig: aantal per maag		
					min.	max.	gem.
	Polychaetae						
van Beusekom en Verweij	Nereïden	7	43 %	0	>40	63	>51
Ehlert	Nereïden	151	98 %	37 %	1	2250	169
	Scoloplos armiger	151	10 %	0	-	-	-
	Pygospio elegans	151	<1 %	0	-	-	-
Madon	Nereïden	40	58 %	17 %	1	25	12
	Mollusca						
van Beusekom	Hydrobia ulvae	7	86 %	14 %	1	58	23
en Verweij	Rissoa membranacea	7	14 %	0	-	-	-
	Macoma	7	14 %	0	-	-	-
Ehlert	Bivalviabroed	151	3 %	0	-	-	-
	Littorina littorea	151	7 %	0	-	-	-
	Hydrobia ulvae	151	63 %	1 %	1	134	9
	Retusa truncatula	151	<1 %	0	-	-	-
Madon	Mollusca	40	40 %	0	-	-	plm 5
	Crustacea						
Ehlert	Amphipoda	151	9 %	<1 %	-	-	-
Madon	Crustacea	40	30 %	0	-	-	-
	Insecta						
Ehlert	Coleoptera	151	9 %	0	-	-	-
	Diptera Im.	151	7 %	0	-	-	-
	Diptera P.	151	6 %	0	-	-	-
	Diptera L.	151	<1 %	0	-	-	-
Madon	Insecta	40	30 %	0	-	-	-
	Plantenresten						
Ehlert	zaden	151	1 %	0	-	-	-
	fragmenten	151	1 %	0	-	-	-
Madon	plantenresten	40	5 %	0	-	-	-

Met - is aangegeven dat de betreffende gegevens in de literatuur ontbreken.

Tabel VII. Prooikeuzeproeven. Aangeboden keuzemogelijkheden.

Nereïs									
4	Nephthys								
1		Corophium							
			Daphnia						
1/+	1			Arenicola					
3/+			+		Neomysis				
		1				+	Hydrobia		
+								Mytilus	

Tabel VIII. Prooikeuzeproeven. Resultaten.

Nereïs									
+/-	Nephthys								
+/+		Corophium							
			Daphnia						
+/o	+/o			Arenicola					
+/+			+/+		Neomysis				
+/-		+/o				+/o	Hydrobia		
+/-								Mytilus	

+/o = voorkeur voor a, van b wordt niet gegeten

+/- = voorkeur voor a, van b wordt incidenteel gegeten

+/+ = geen duidelijke voorkeur, vanbeide wordt veel gegeten

Tabel IX. Waarnemingsdata en hoogwatertijden Vlieland-Haven.

26.08.62	5.35 h
28.08.62	7.45 h
24.08.64	9.33 h
31.08.62	9.43 h
23.08.64	9.51 h
25.08.64	11.11 h
26.08.64	11.49 h
24.08.63	11.55 h
25.08.63	12.19 h
(27.08.64	12.33 h)
26.08.63	12.47 h
28.08.64	12.57 h
27.08.63	13.17 h
28.08.63	13.59 h
(29.12.63	15.54 h)
(09.09.65	16.26 h)
(30.12.63	16.45 h)
(27.08.62	18.31 h)

Tabel X. Aantal minuten vanaf het begin van een waarnemingsperiode waarin gefourageerd wordt (f) gevolgd door het opvolgend aantal minuten waarin geheel niet gefourageerd wordt (nf).

Prooidichtheid	0		100		500		1000		1500		2000		2500	
	f	nf	f	nf	f	nf	f	nf	f	nf	f	nf	f	nf
Corophium:	5	2	10	-	10	-	10	-	5	4	10	-	10	-
waarnemings-	4	6	7	1	10	-	10	-	10	-	10	-	10	-
periode	6	1	3	1	10	-	10	-	10	-	10	-	10	-
10 min	4	2	5	2	10	-	10	-	8	1	10	-	10	-
	8	2	5	1	8	1	10	-	10	-	10	-	10	-

De gegevens voor Nereïs tonen een afwijkend beeld:
(we geven hierin bovendien met w het aantal buitgemaakte wormen aan)

Prooidichtheid	0			6			12			24		
	f	w	nf	f	w	nf	f	w	nf	f	w	nf
Nereïs	2	-	28	4	1	12	1	1	14	11	3	19
waarnemings-	1	-	29	3	1	3	14	±6	7	5	4	25
periode	3	-	4+)	2	1	13	1	1	1	1	1	7
30 min	5	-	1+)	7	5	24	5	4	8	4	2	23
	4	-	1+)	4	2	14	12	5	1	7	5	1

+) bovendien later in de waarnemingsperiode een langere onderbreking

Tabel XI. Verband tussen grofheid van het wad en foerageergedrag. Aantallen sekonden aan verschillende handelingen besteed.

grof wad				fijn wad			
lopend pikken	stilstaand pikken	lopen	stilstaan	lopend pikken	stilstaand pikken	lopen	stilstaan
31,8	0	81,9	489,8	98,0	0	56,3	442,3
18,5	0	0	581,5	150,2	0	5,6	409,3
131,6	0	235,0	236,0	137,7	0	318,0	107,4
174,3	0	316,3	108,5	155,4	0	426,1	59,6
76,7	0	172,9	335,6	362,0	0	177,1	65,8

Tabel XII. Totaal aantal pikvlaagjes per cc voedsel bij toenemende prooidichtheid.

Prooidichtheid Corophium	100	500	1.000	1.500	2.000	2.500
	680	240	120	60	60	120
	1.280	340	160	80	80	60
	860	360	140	80	80	60
	740	280	200	100	100	120
	1.020	300	180	100	20	220
gemiddeld	916	304	160	84	68	116

Prooidichtheid Nereis	6	12	24
	149	177	68
	21	43	12
	65	81	25
	17	10	119
	252	394	61
gemiddeld	101	141	57

Tabel XIII. Gegeten volume Nereis bij toenemende prooidichtheid in nat en droog wad.

Prooidichtheid	6		12		24	
	nat	droog	nat	droog	nat	droog
	3,0	0,5	4,0	2,5	5,0	5,0
	2,5	0,5	5,5	4,5	6,0	5,5
	3,5	2,5	5,5	3,5	5,5	7,0
	3,0	2,0	3,0		3,0	
	0,5	0,5	1,5		3,0	

Tabel XIV. Foerageergedrag op nat en droog wad. Aantallen sekonden per waarnemingsperiode aan verschillende handelingen besteed.

nat wad				droog wad			
lopend pikken	stilstaand pikken	lopen	stilstaan	lopend pikken	stilstaand pikken	lopen	stilstaan
(prooidichtheid 6)							
513,9	2,9	25,7	1.264,7	182,7	0,9	666,0	932,3
107,7	42,4	5,4	1.565,5	145,2	0	1,3	1.548,3
205,7	34,2	322,1	1.128,8	115,9	3,5	595,6	1.063,6
54,0	0	41,0	1.681,2				
629,7	57,7	315,7	695,0				
(prooidichtheid 12)							
699,0	161,4	38,6	675,7	73,8	28,9	28,9	1.576,4
242,2	110,6	50,9	1.290,3	97,4	7,0	19,2	1.600,9
589,2	84,7	107,3	798,1	50,9	16,0	178,3	1.505,8
39,3	9,0	45,1	1.717,3				
498,8	38,8	56,3	1.175,8				
(prooidichtheid 24)							
119,7	6,7	8,1	1.462,9	22,6	0	55,5	1.660,0
387,8	27,1	174,1	1.050,7	162,4	80,4	351,3	1.153,4
184,1	7,5	43,9	1.527,5	46,9	0	17,1	1.495,2
61,4	8,4	173,3	1.461,0				
350,6	75,0	48,3	1.243,8				

Tabel XV Aantal exx. Corophium gegeten in aanbiedingen overdag (l) en 's avonds (d).

Prooidichtheden											
100		500		1.000		1.500		2.000		2.500	
l	d	l	d	l	d	l	d	l	d	l	d
70	10	359	255	442	418	760	432	1.368	547	790	158
35		249		517	424	755		1.138	260	1.171	
39		287		569		778		950		691	
60		251		368		574		970		717	
72		211		529		794		420		384	

Tabel XVI. Variantie-analyse van de duur van de eerste 50 pikvlaagjes per waarnemingsperiode (in sekonden).

		Prooidichtheden			
		0	6	12	24
nat wad	1	0,94	1,25	1,31	1,48
	2	0,68	1,22	1,37	0,99
	3	1,11	0,86	0,87	0,64
droog wad	1	1,05	0,92	0,90	0,79
	2	0,80	0,98	0,97	0,79
	3	1,15	0,94	1,23	0,79

Tabel XVII. Voedselverbruik van bonte strandlopers in gevangenschap

periode	gegeten cc per etmaal		
	gemiddeld	min	max
mei-juni	67,5	49,0	104,5
augustus-september	108,9	88,5	151,0

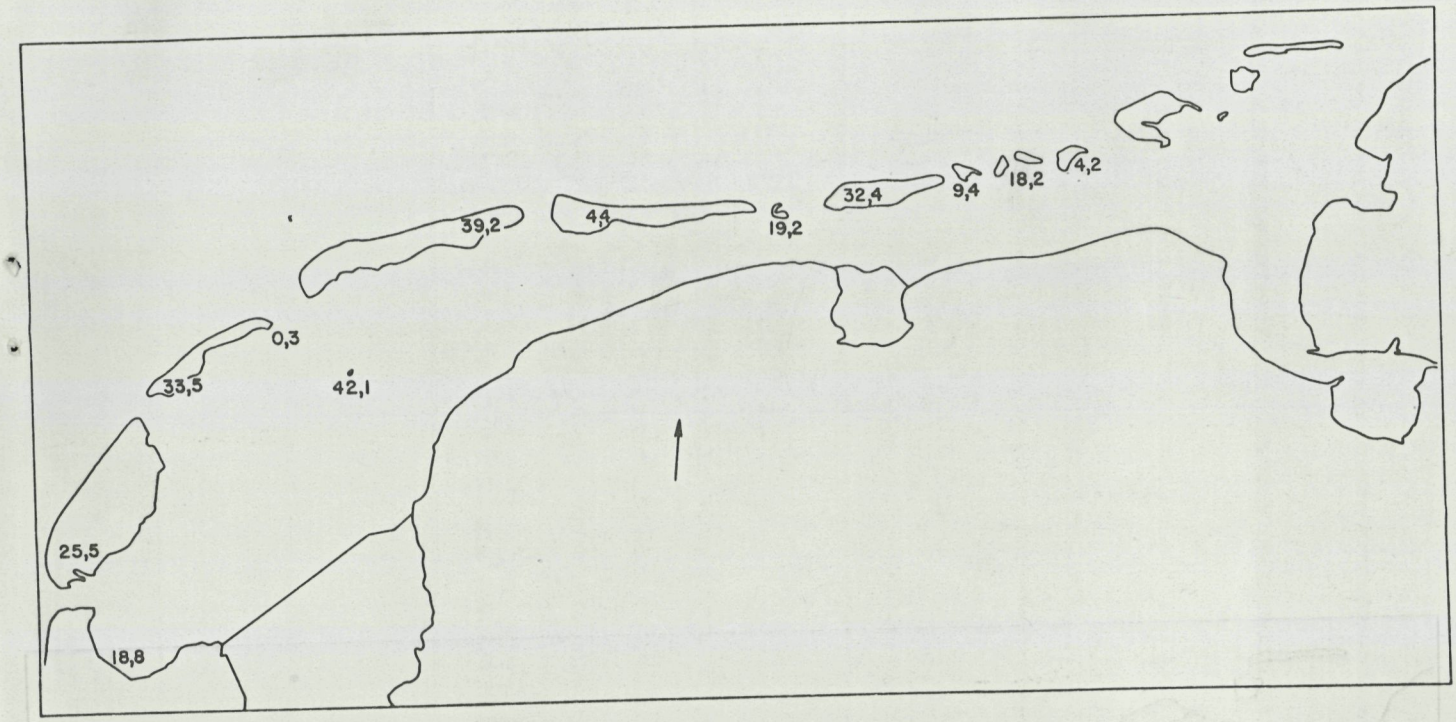

39,2
44
19,2
32,4
9,4
18,2
4,2
0,3
33,5
42,1
25,5
18,8

Fig. 1a

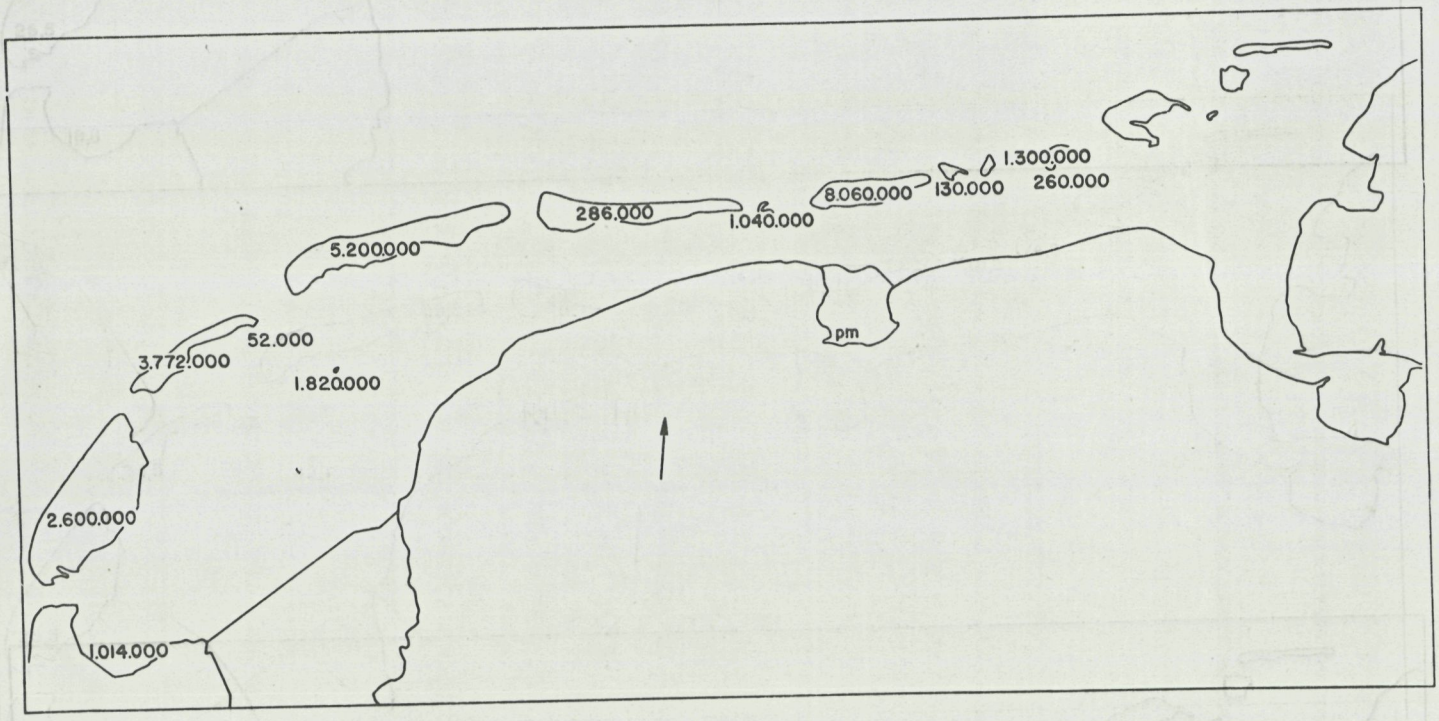

1.300.000
260.000
8.060.000
130.000
286.000
1.040.000
5.200.000
52.000
3.772.000
1.820.000
pm
2.600.000
1.014.000

Fig. 1b

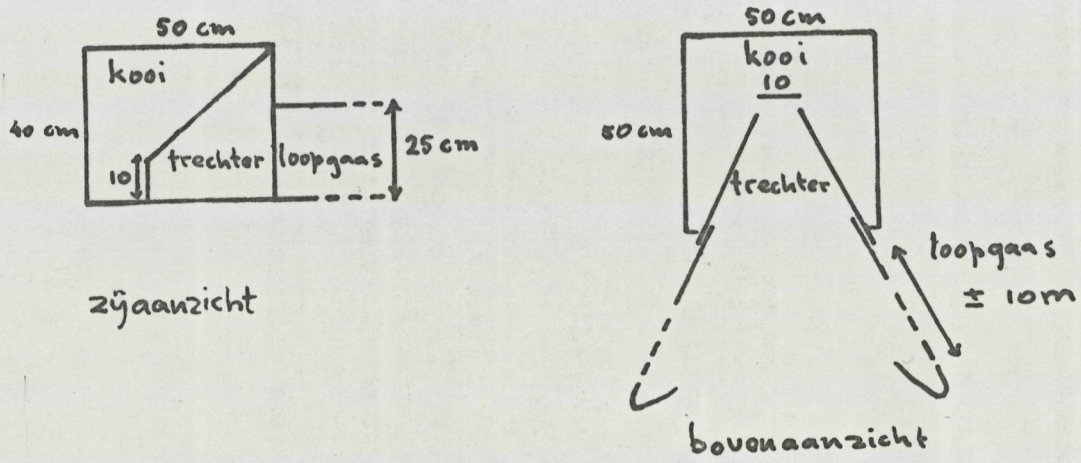

50 cm
kooi
40 cm
10
trechter
loopgaas
25 cm
zijaanzicht
50 cm
kooi
10
50 cm
trechter
loopgaas
± 10m
bovenaanzicht

Fig. 2a

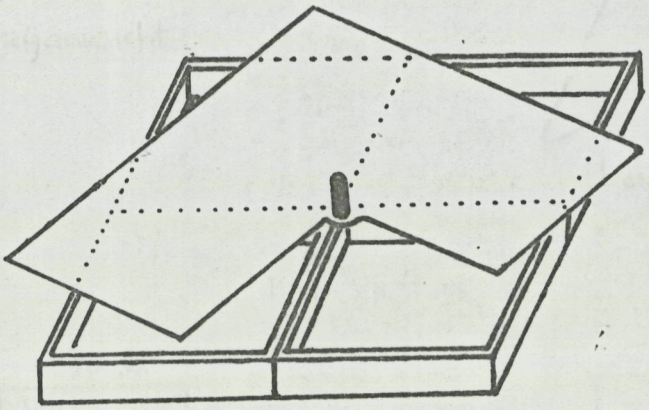
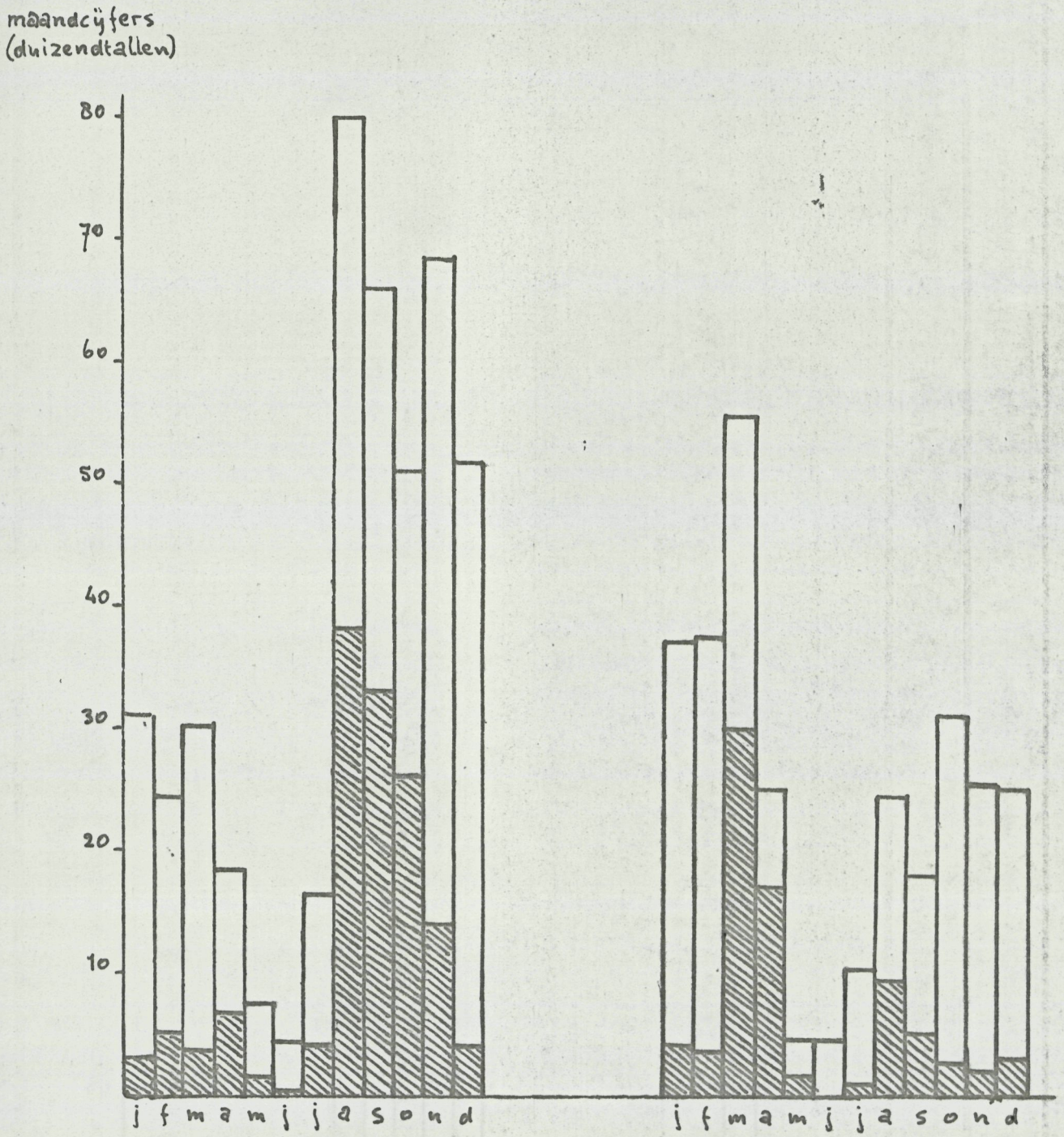
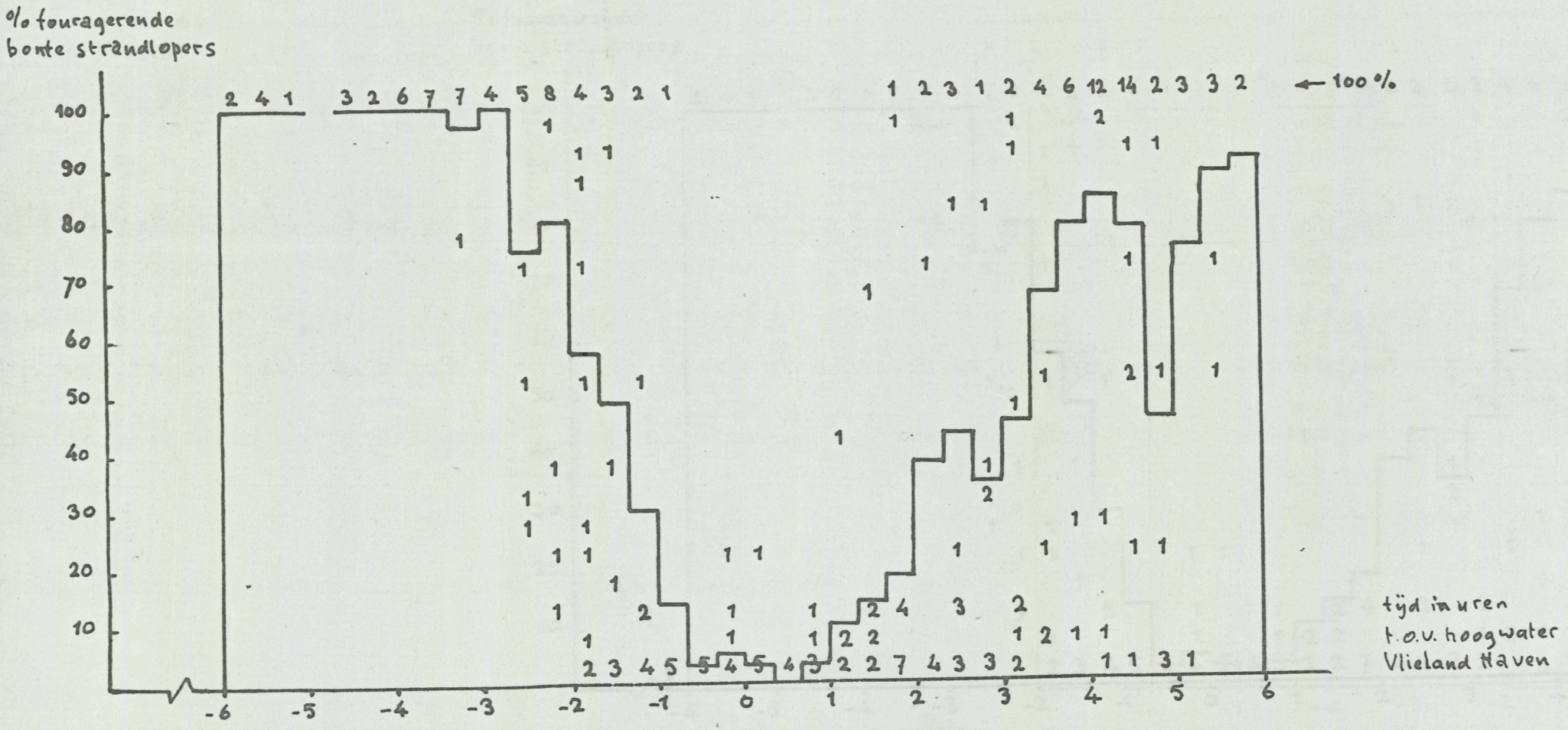


Fig. 2b

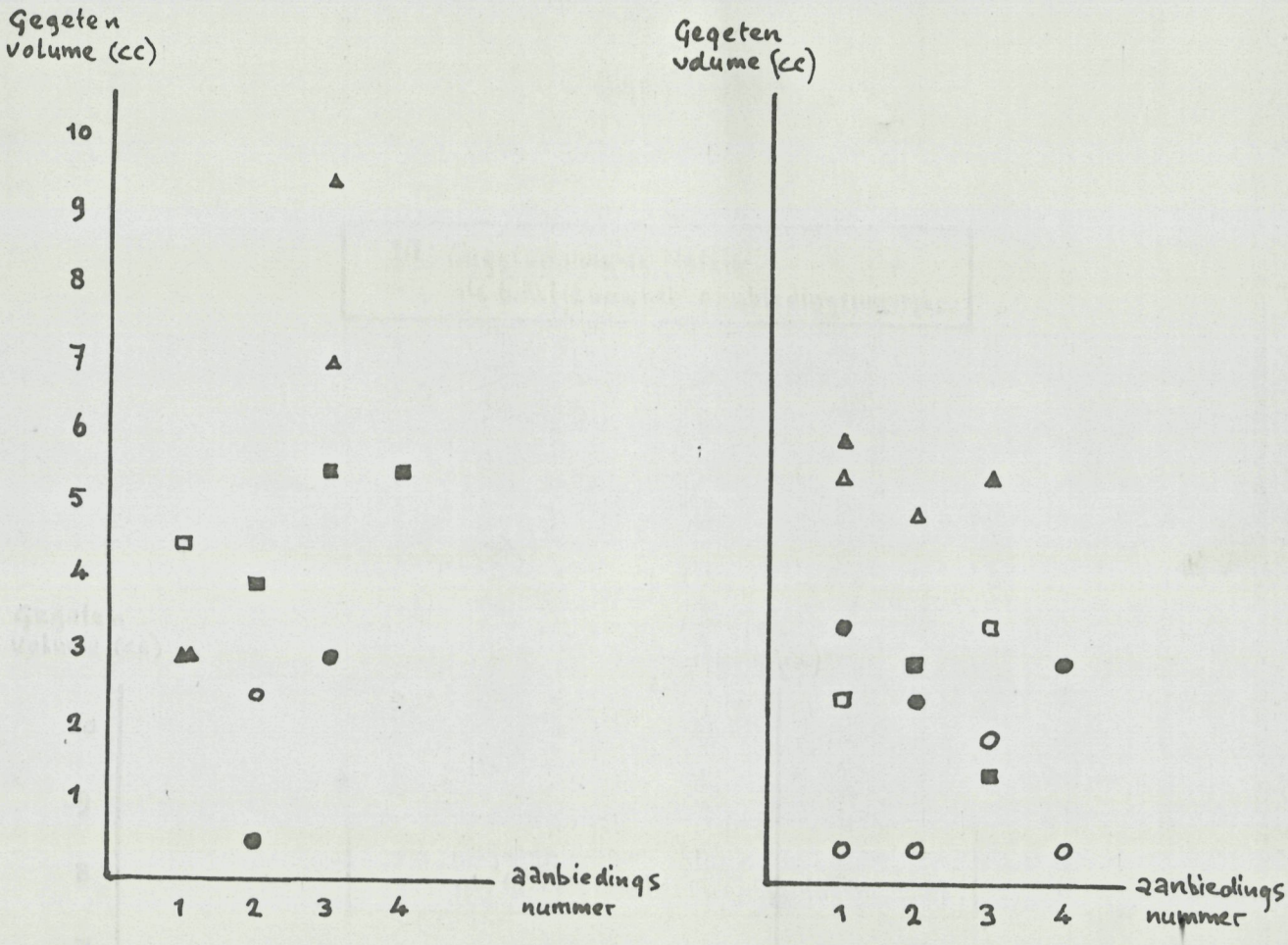
I Bonte strandlopers en totaal steltlopers op West-Vlieland en Terschelling-Bospleat 1953-1956.



II Percentage fouragerende bonte strandlopers als funktie van het tij



III Gegeten volume Nereïs als funktie van het aanbiedingsnummer



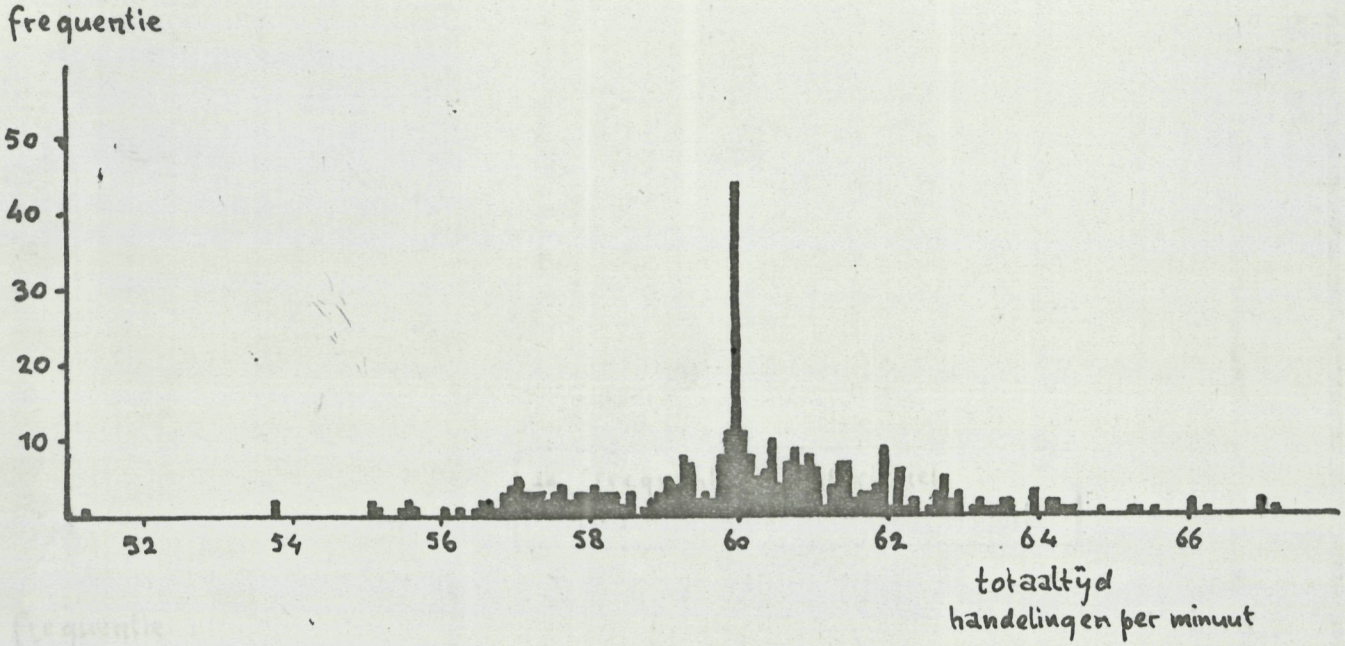
Proeven mei - juni

Proeven augustus - september

Prooidichtheden:

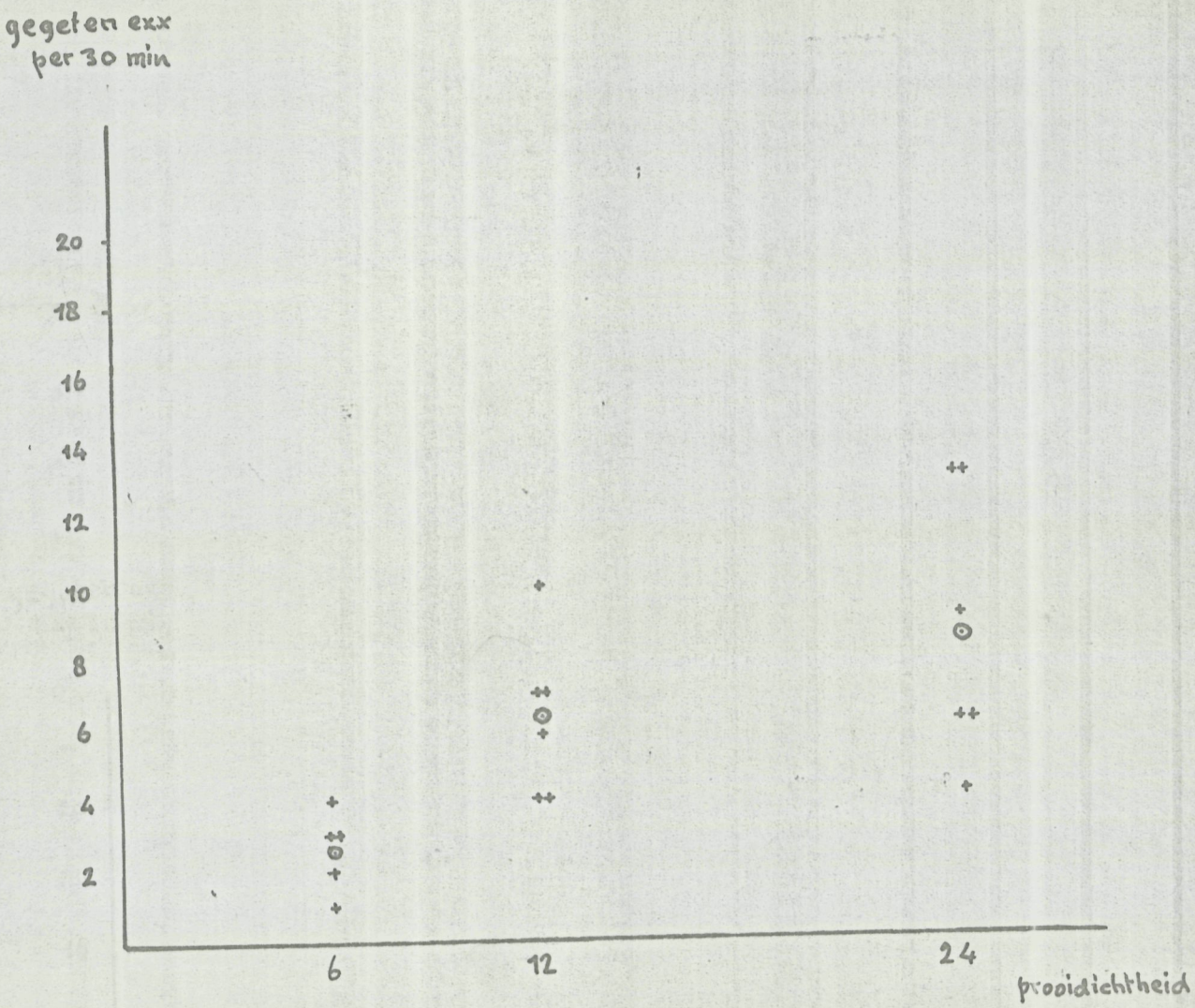
- ● 6 wormen, nat wad
- ■ 12 wormen
- ▲ 24 wormen
- ○ idem, droog wad
- □
- △

IV Frequentiekarakteristiek
totaaltijd handelingen per minuut



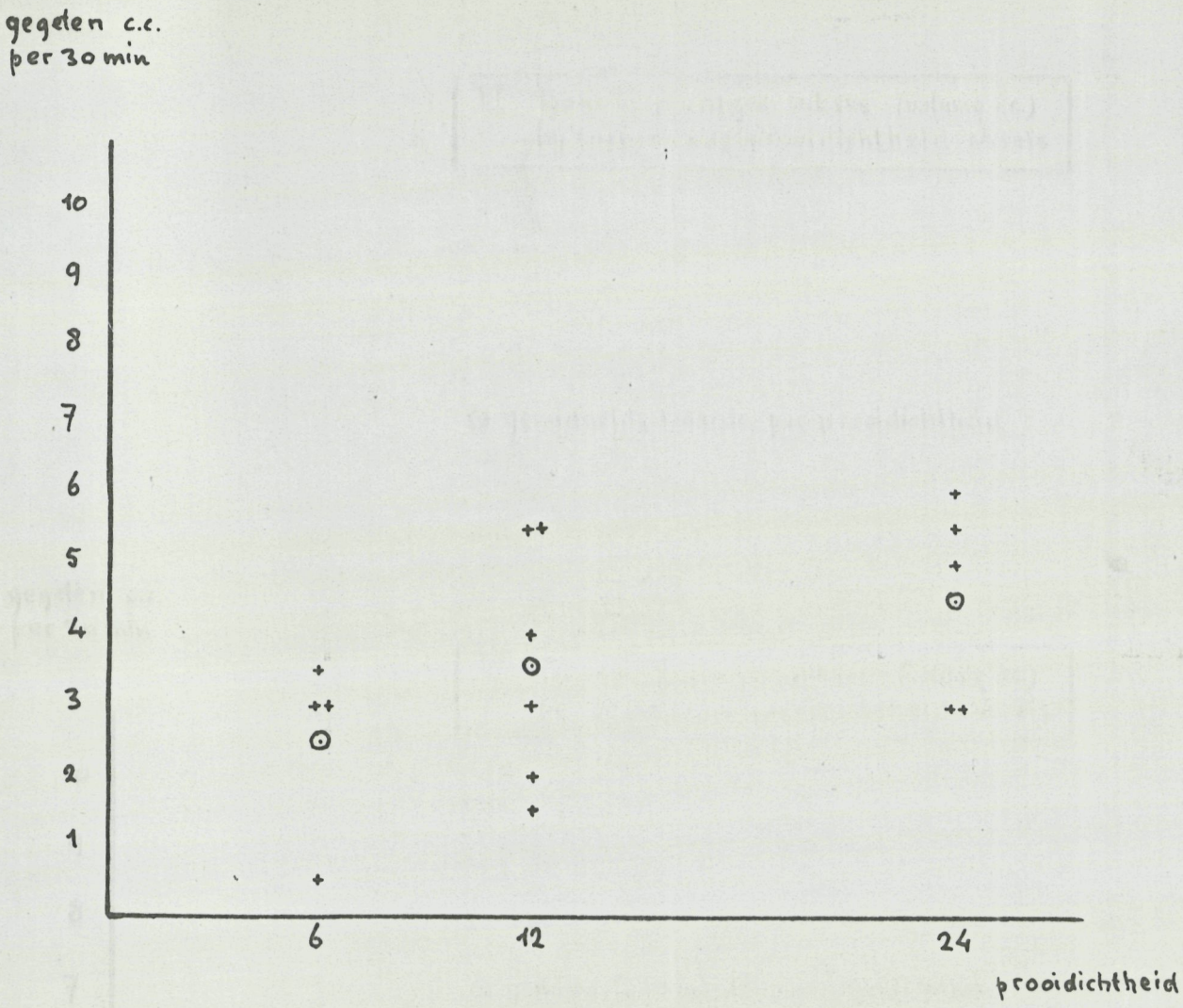
V. Toename foerageersukses (aantal exx) bij toenemende prooidichtheid Nereïs

⊙ gemiddelde waarde per prooidichtheid



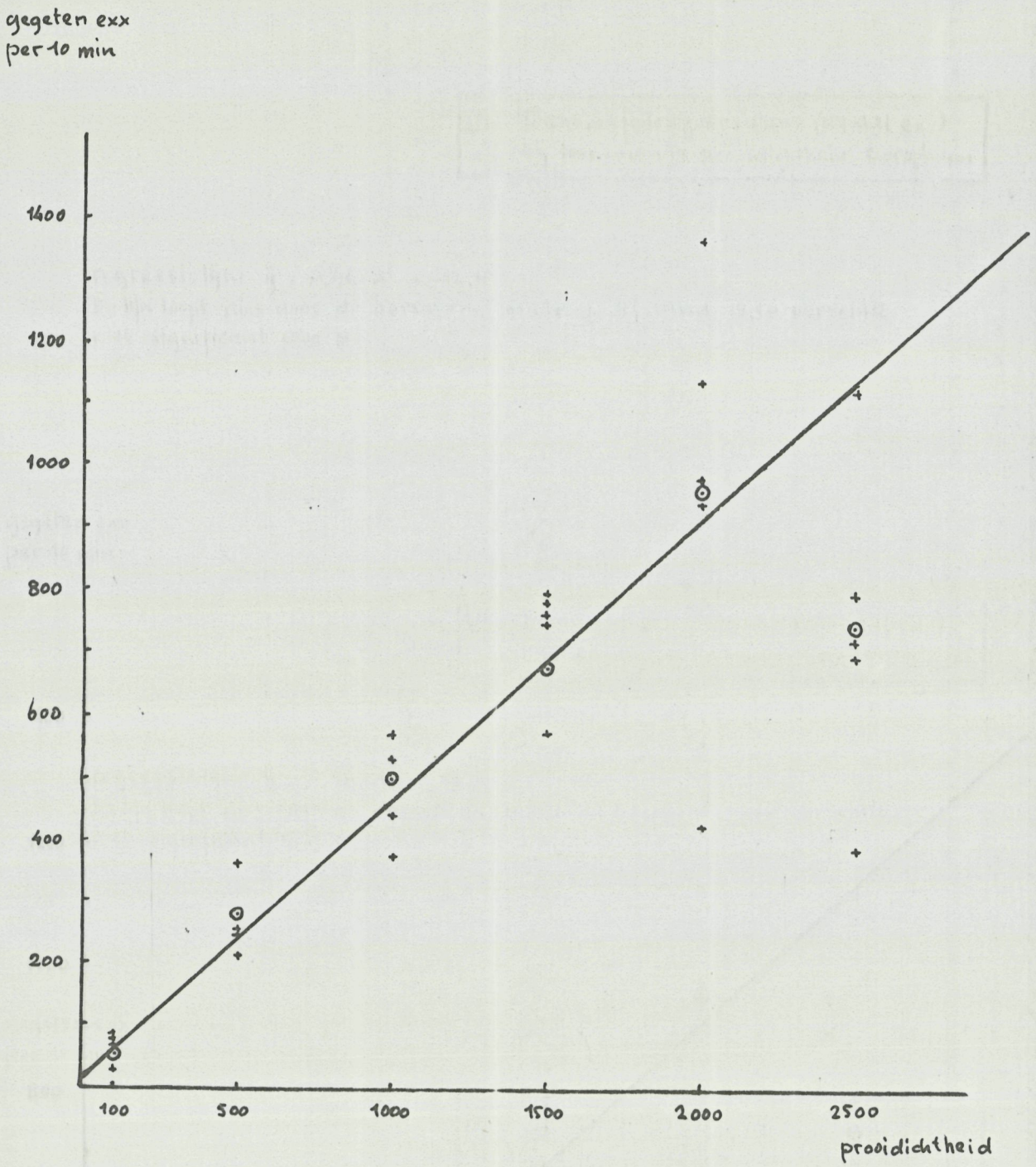
VI. Toename foerageersukses (volume cc.) bij toenemende prooidichtheid Nereïs

⊙ gemiddelde waarde per prooidichtheid

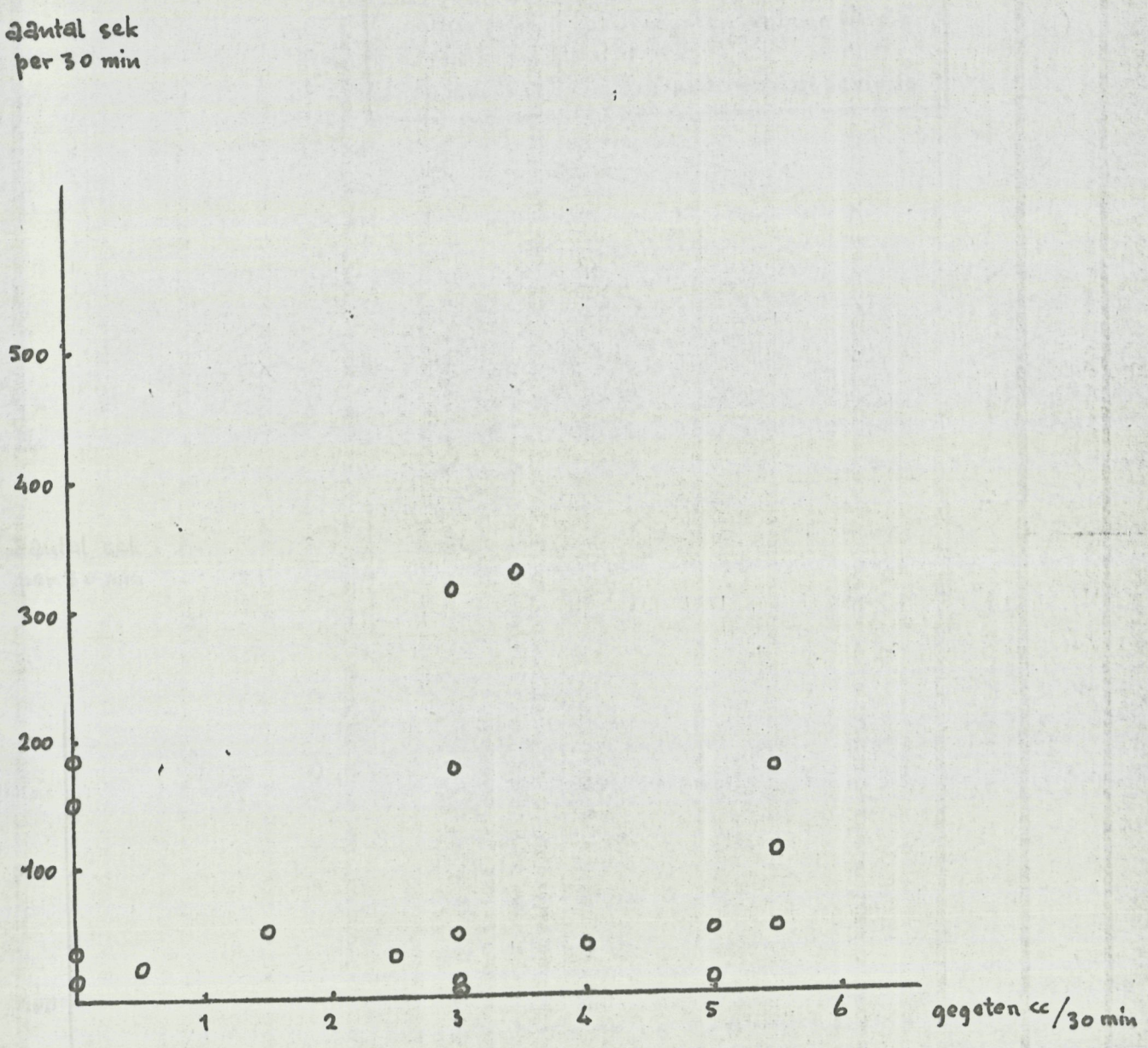


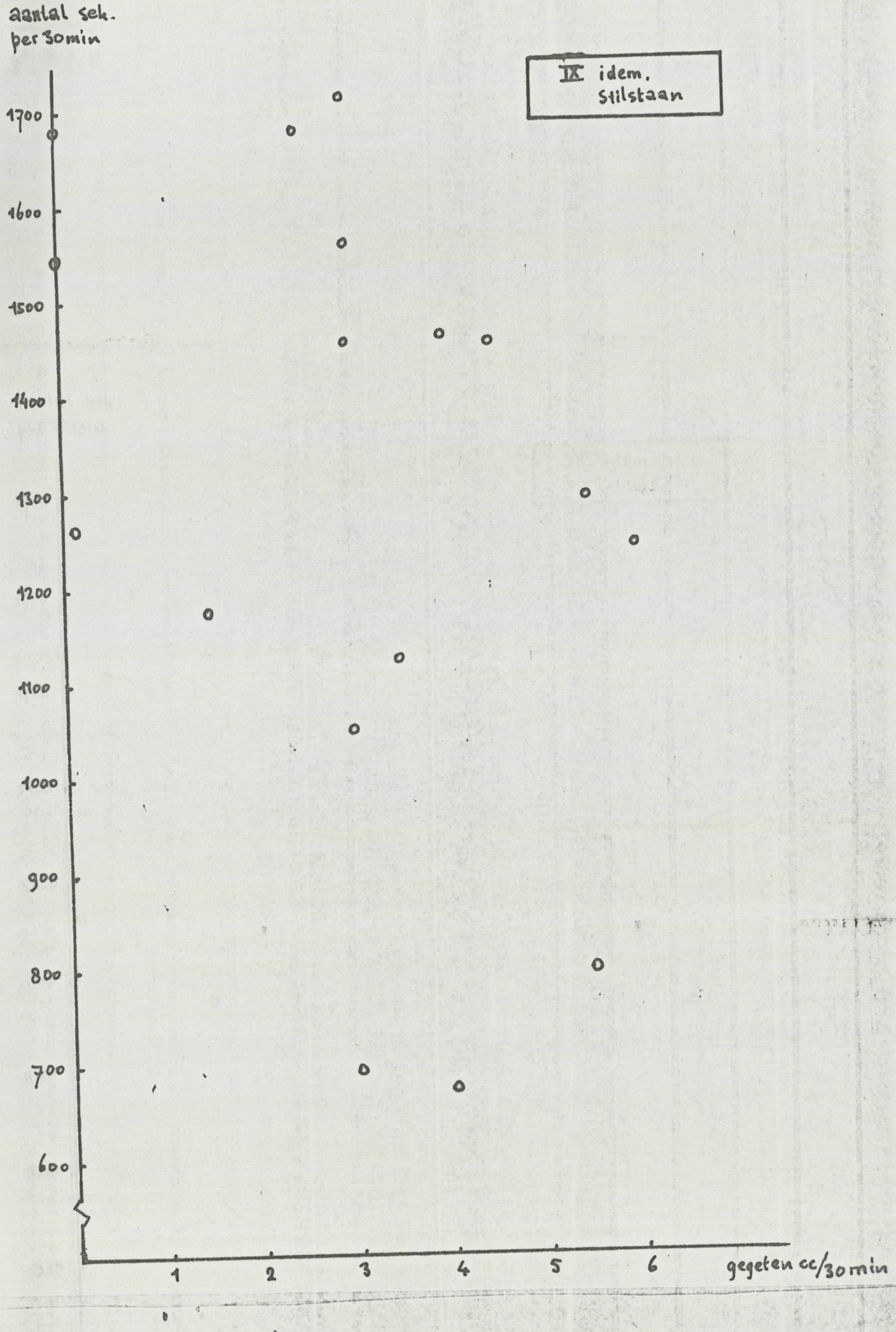
VII Toename foerageersukses (aantal exx) bij toenemende prooidichtheid Corophium

regressielijn: $\hat{y} = 0{,}445x + 12{,}16$
De lijn loopt niet door de oorsprong, maar de afstand 12,16 verschilt niet significant van 0.

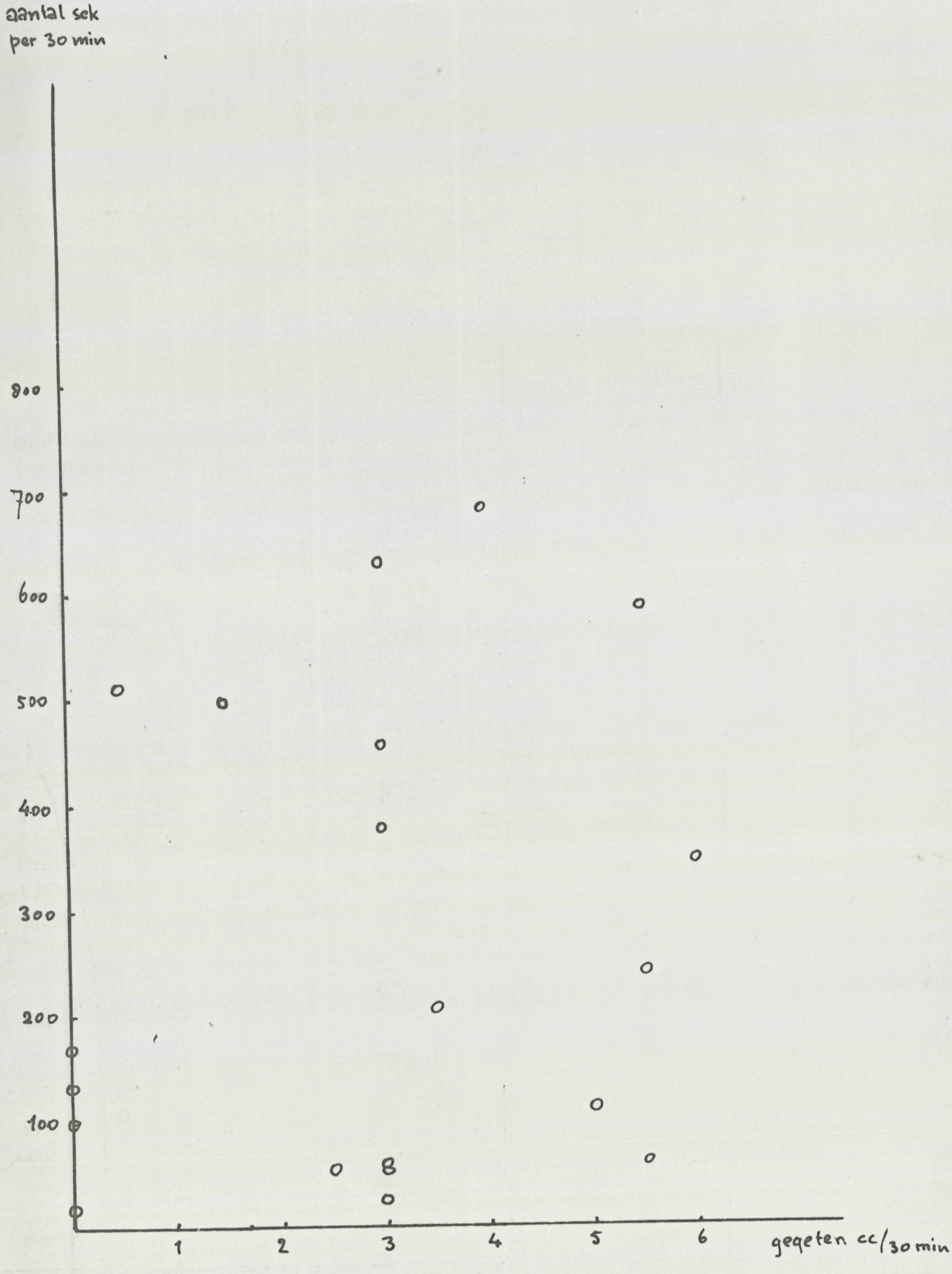


VIII. Aantal sekonden besteed aan lopen als funktie van gegeten volume Wereïs nat wad;
ieder punt uit 1 waarnemingsperiode

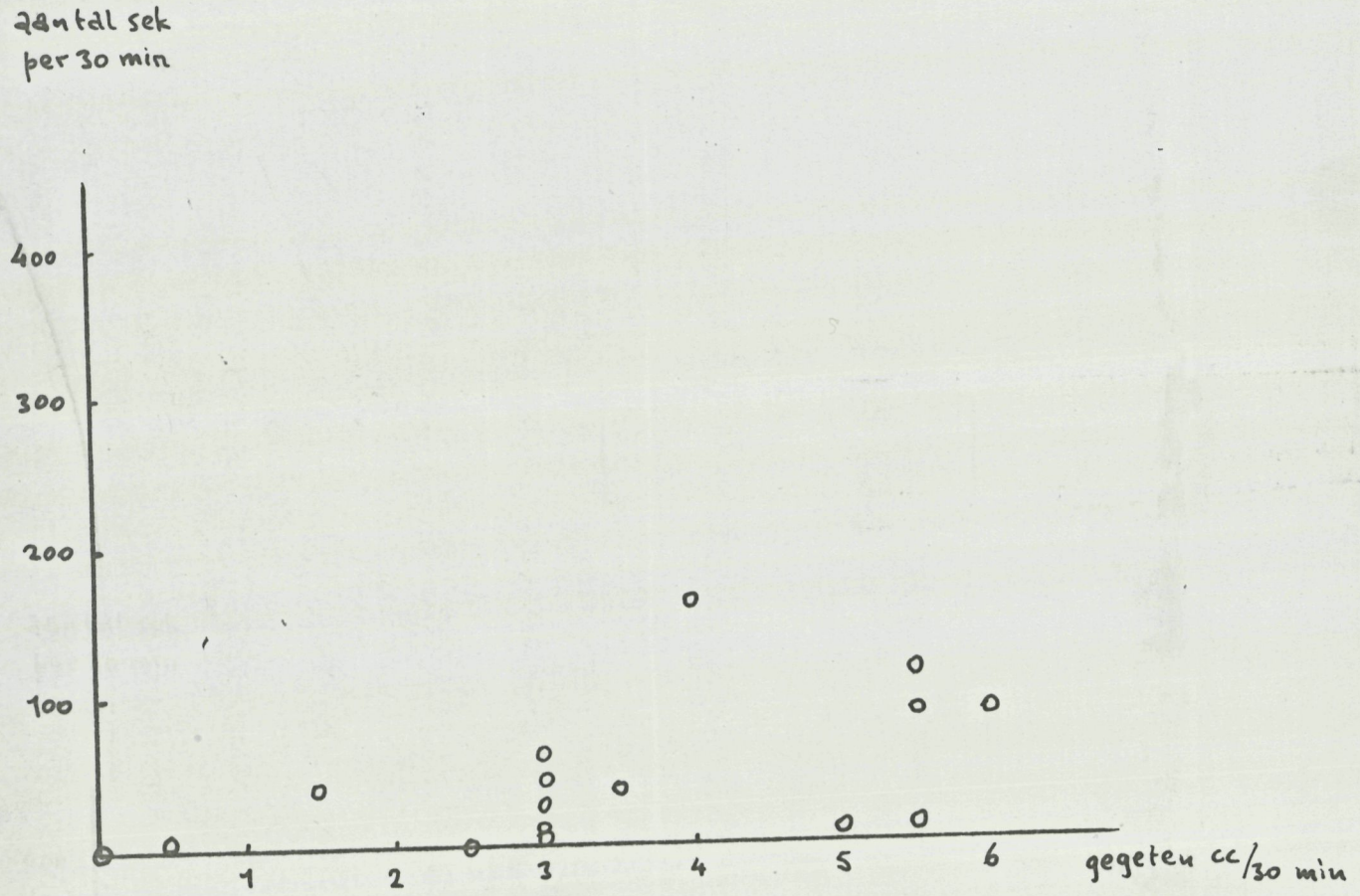


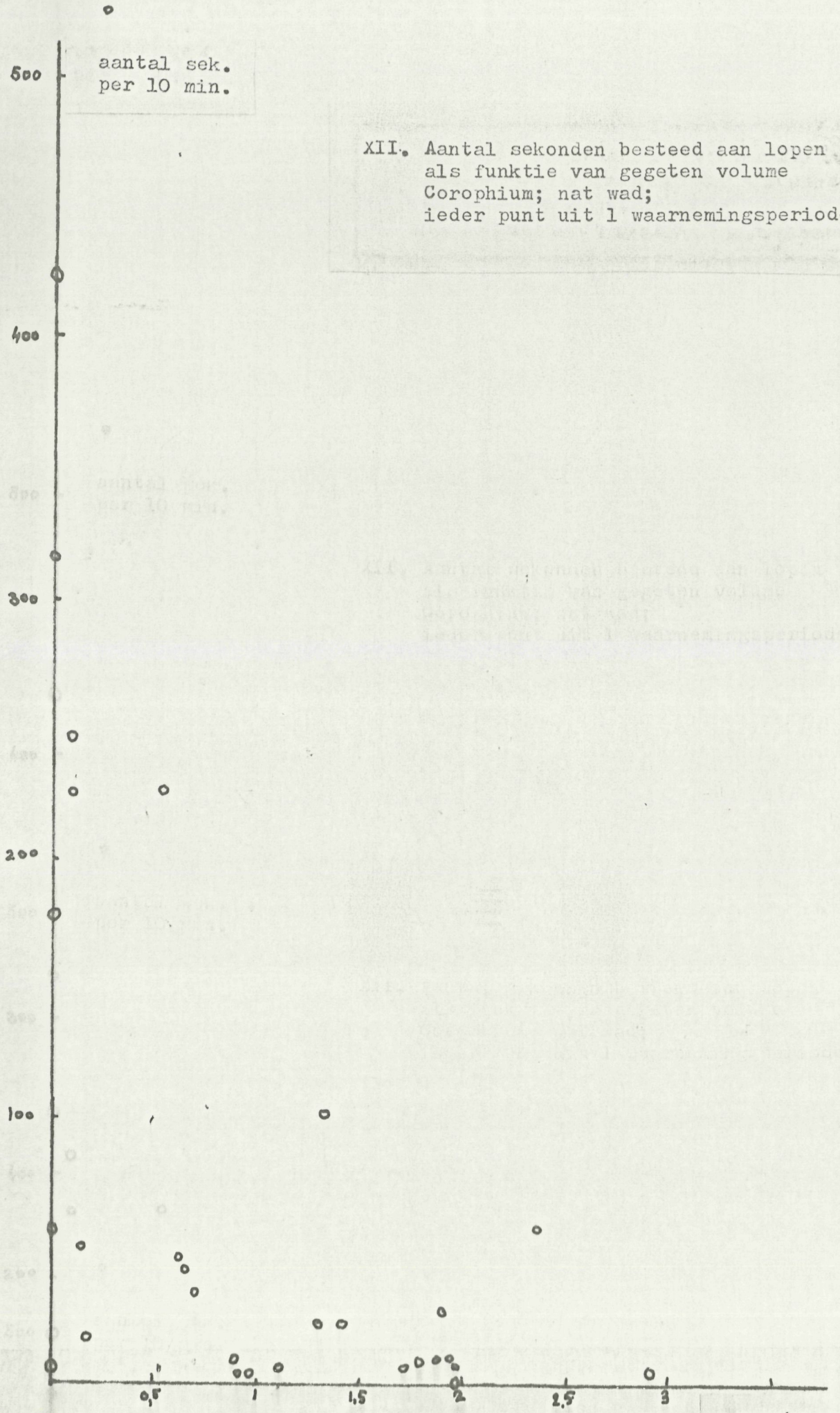

aantal sek. per 30 min
IX idem. Stilstaan
1700
1600
1500
1400
1300
1200
1100
1000
900
800
700
600
1
2
3
4
5
6
gegeten cc/30 min

X idem.
lopend pikken



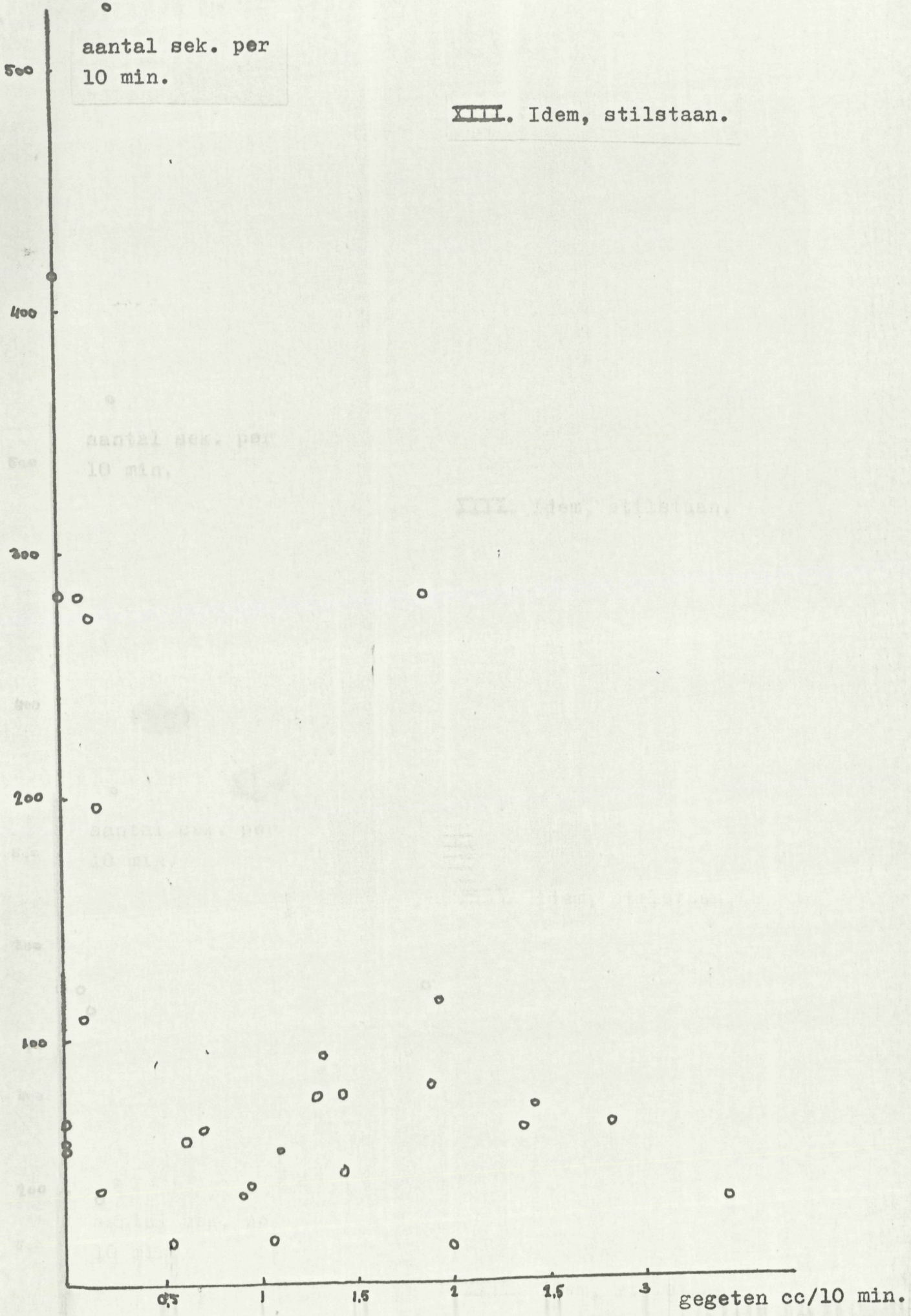
XI idem.
stilstaand pikken

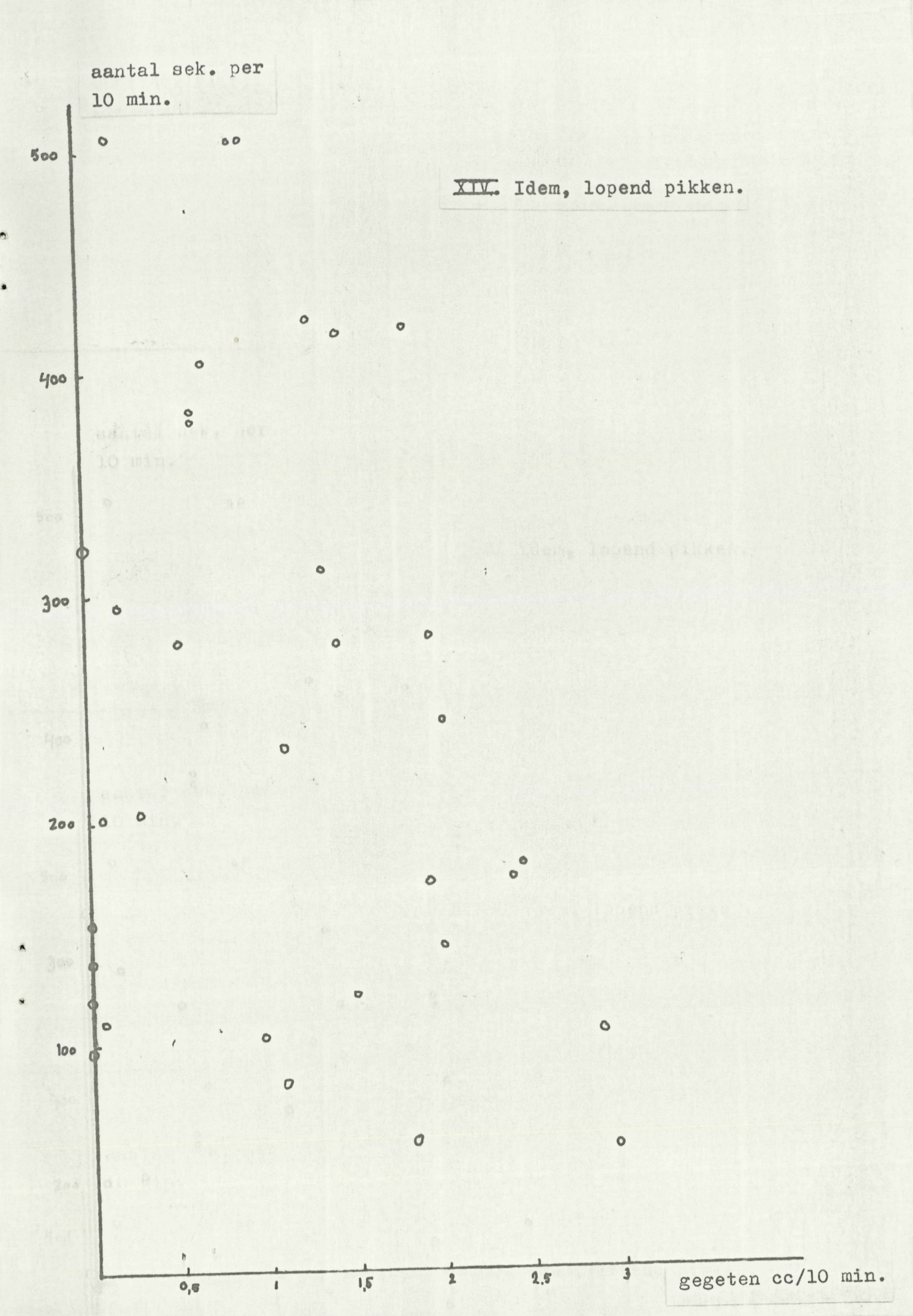




XII. Aantal sekonden besteed aan lopen
als funktie van gegeten volume
Corophium; nat wad;
ieder punt uit 1 waarnemingsperiode.

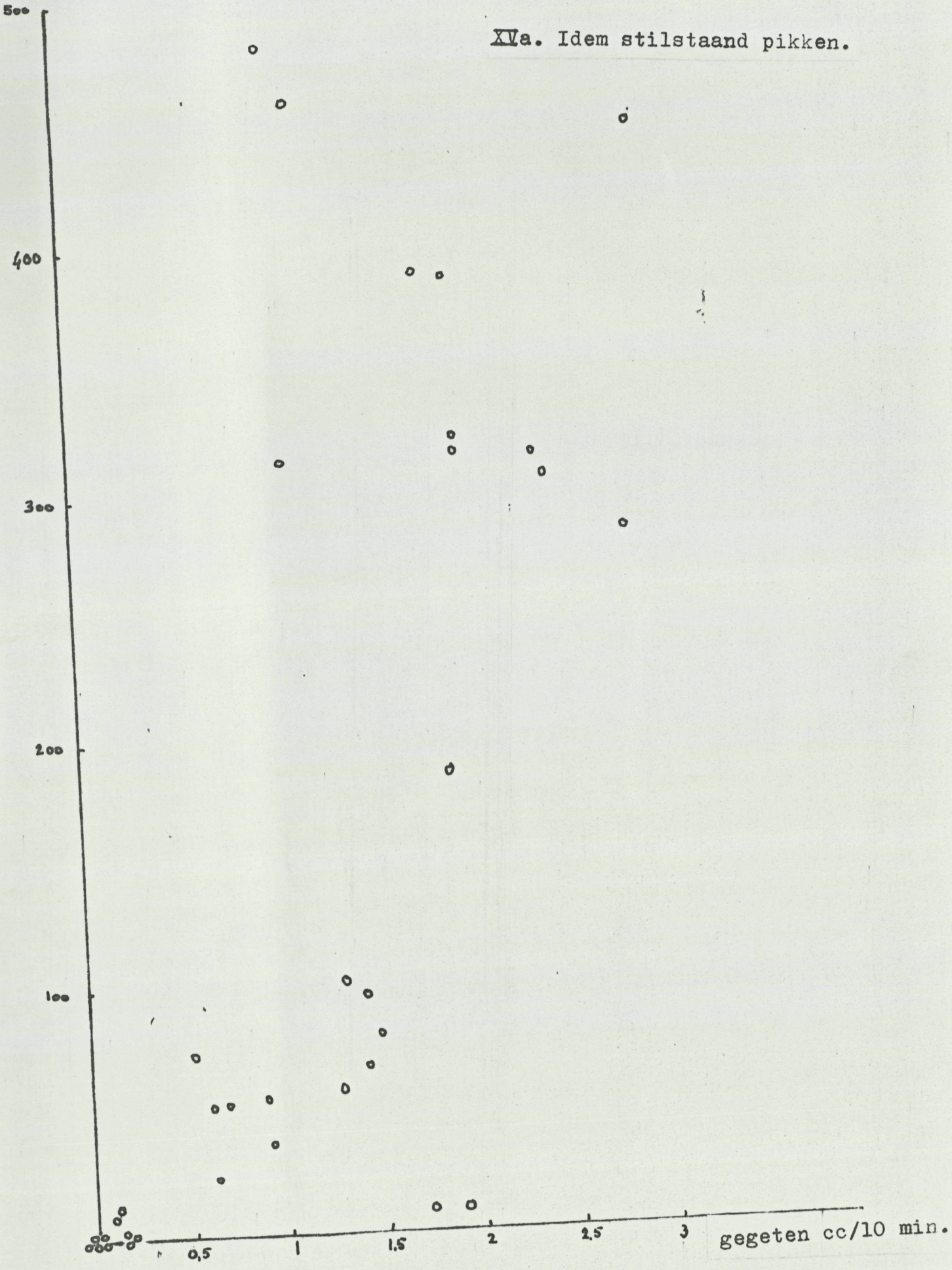
XIII. Idem, stilstaan.





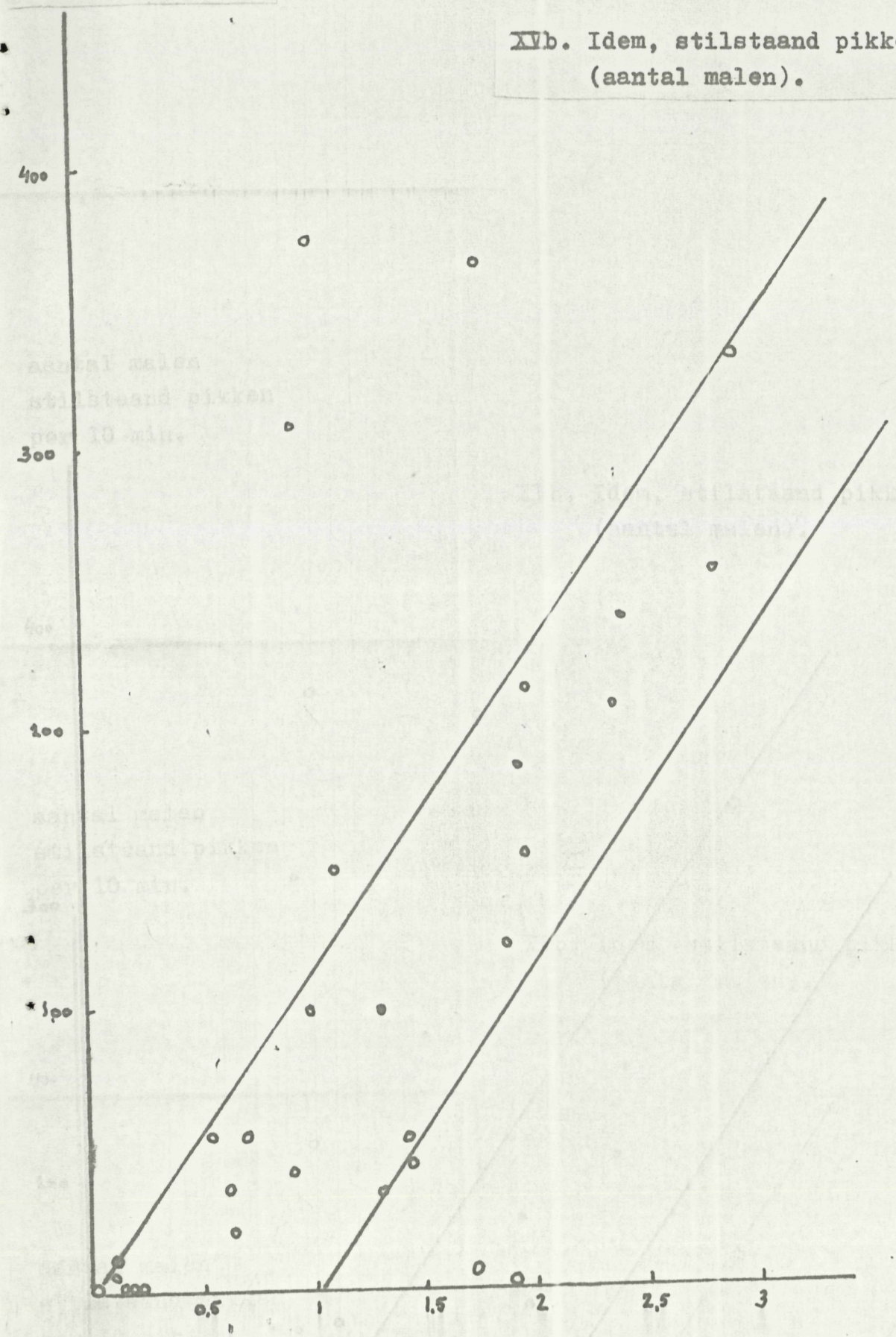
XIV. Idem, lopend pikken.

XVa. Idem stilstaand pikken.

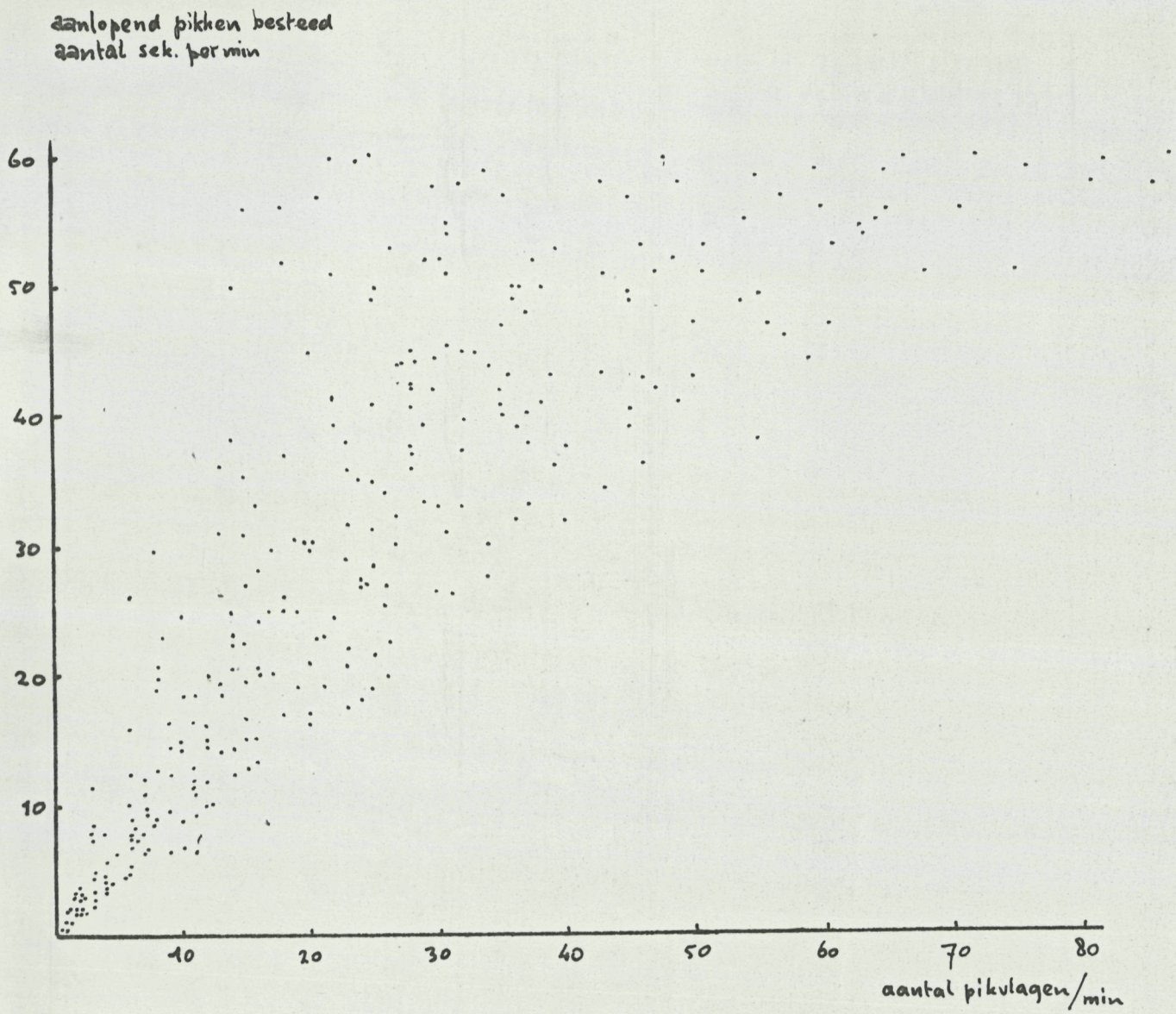


aantal malen
stilstaand pikken
per 10 min.

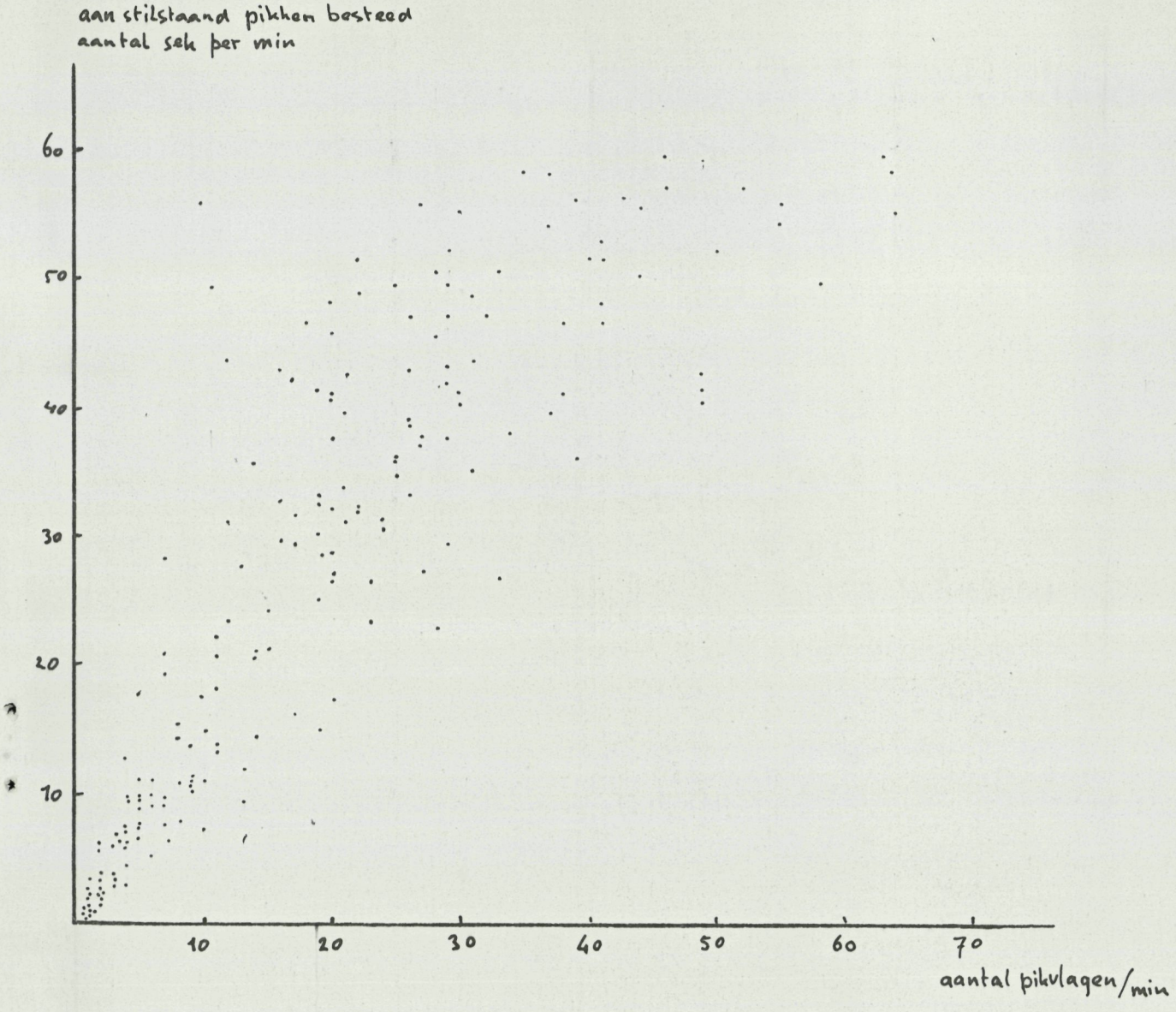
XVb. Idem, stilstaand pikken (aantal malen).



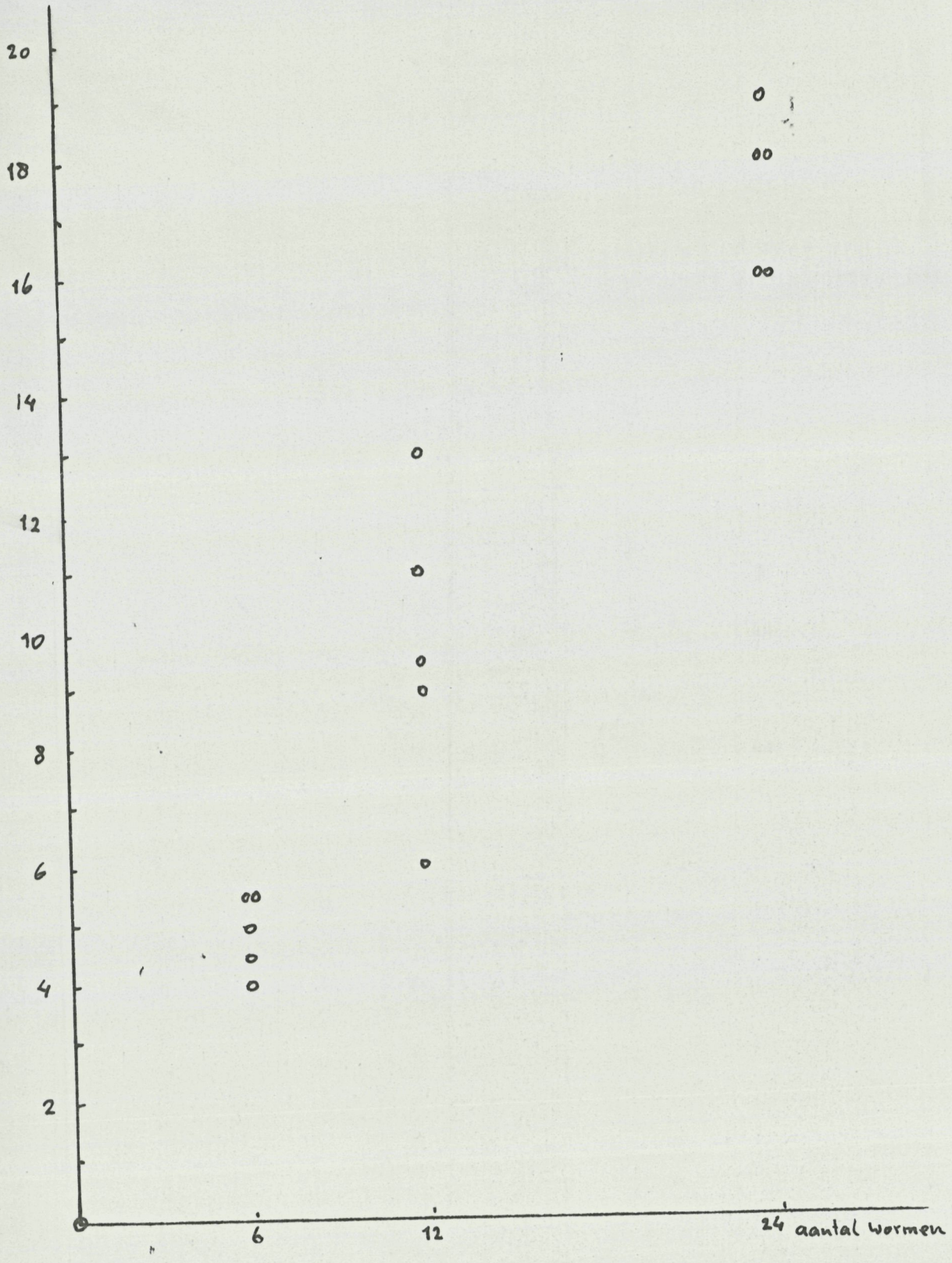
XVI a. Correlatie tussen aantal pikvlagen (lopend) en de hier aan bestede tijd



XVI b. Correlatie tussen aantal pikvlagen (stilstaand) en de hieraan bestede tijd

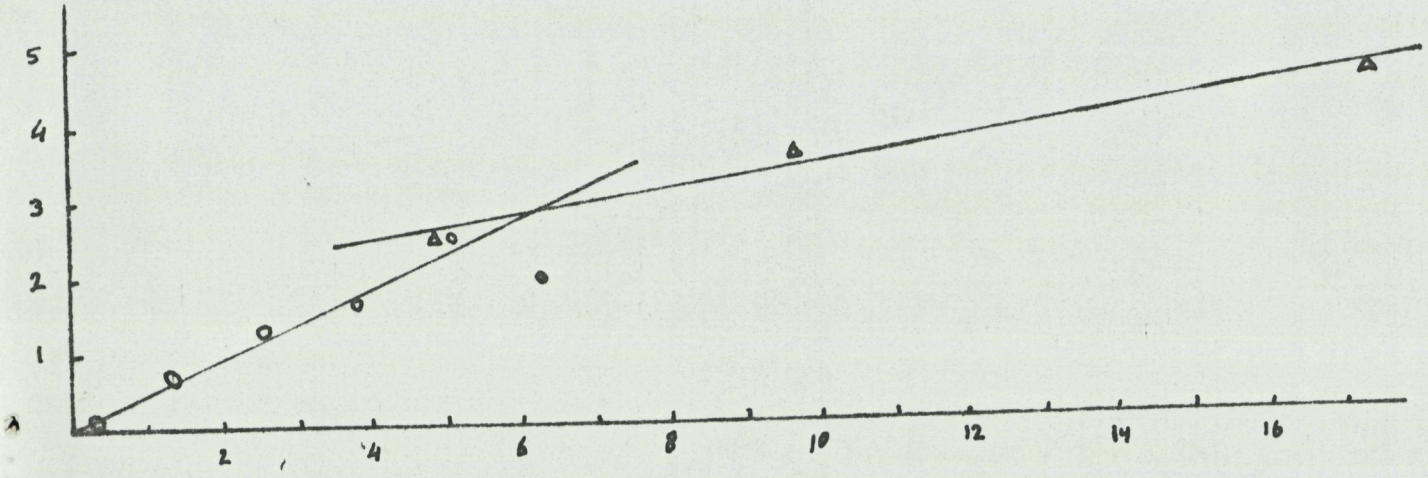


XVII Aangeboden volumina voor verschillende prooidichtheden Nereïs



XVIII. Toename fourageersukses bij toenemende prooidichtheid vergelijking Corophium/Nereïs.

cc gegeten (gemiddelde waarden per prooidichtheid).



cc aangeboden (gemiddelde waarden per prooidichtheid)

o volume Corophium per waarnemingsperiode à 10 min.

Δ volume Nereïs per waarnemingsperiode à 30 min.