

de lijn $y=x$. Als de opnamesnelheden in periodes met en zonder agonistisch gedrag gelijk blijven, dan valt de berekende regressielijn samen met de lijn $y=x$. Als de opnamesnelheid in periodes zonder agonistisch gedrag hoger is dan in periodes zonder agonistisch gedrag, dan ligt de berekende regressielijn onder de $y=x$ -lijn. Als het omgekeerde het geval is, ligt de berekende lijn boven de lijn $y=x$.

Voor de σ^2 , de σ^2 en Loetje werd de gemiddelde fourageerefficientie (opname/fourageertijd, mg/min.) en de gemiddelde hannesefficientie (opname/hannestijd, mg/min.) van nonnen, slijkgapers en mossels in 5 minuten periodes met agonistisch gedrag vergeleken met 5 minuten periodes zonder agonistisch gedrag (figuren 8.3. t/m 8.8.). De volgende definities zijn gebruikt:

- a) mosselperiode: 5 minuten periode, waarin de hoeveelheid gegeten mosselvlees (mg asvrijdrooggewicht) groter dan nul is, de hoeveelheid slijkgapervlees gelijk aan nul, onafhankelijk van de hoeveelheid nonnenvlees;
- b) slijkgaperperiode: 5 minuten periode, waarin de hoeveelheid gegeten slijkgapervlees (mg asvrijdrooggewicht) groter dan nul is, de hoeveelheid mosselvlees gelijk aan nul, onafhankelijk van de hoeveelheid gegeten nonnenvlees;
- c) nonnenperiode: 5 minuten periode, waarin de hoeveelheid gegeten nonnenvlees (mg asvrijdrooggewicht) groter is dan nul, de hoeveelheid gegeten mossel en slijkgapervlees gelijk is aan nul.

Hoewel de fourageerefficientie van 1 bepaalde prooi een moeilijk te hanteren begrip is in een meerkeuze situatie, is het begrip toch in dit hoofdstuk gebruikt, omdat door de spreiding van de prooi-soorten in tijd en ruimte (slijkgapers worden in de loop van het seizoen onbereikbaar, de mosselsituatie en de wadsituatie zijn 2 verschillende habitats) in de praktijk het gebruik van dit begrip wel toegestaan leek.

Voor Loetje is nagegaan of er een verschil in aantal agonistisch ontmoetingen is in de 5 minuten periodes in de wadsituatie (gedefinieerd als 5 minuten periodes waarin de hoeveelheid slijkgapervlees (mg asvrijdrooggewicht) groter dan nul is en de hoeveelheid gegeten mossels (mg asvrijdrooggewicht) gelijk aan nul) en in de 5 minuten periodes van de mosselsituatie (gedefinieerd als 5 minuten periodes, waarin de hoeveelheid gegeten mossels (mg asvrijdrooggewicht) groter dan nul is en de hoeveelheid gegeten slijkgapers (mg asvrijdrooggewicht) kleiner dan nul). Er zijn op grond van het fourageer % uit figuur 7.5. en 7.6.

3 periodes onderscheiden, te weten:

periode 1: 12 t/m 29 juli;

periode 2: 9 augustus t/m 18 oktober;

periode 3: 20 oktober; deze dag is apart genomen omdat dit de dag was, waarop slijkgapers aan Loetje zijn aangeboden.

De resultaten hiervan zijn in tabel 8.2. gezet.

8.3. De resultaten

8.3.1. De voedselopname

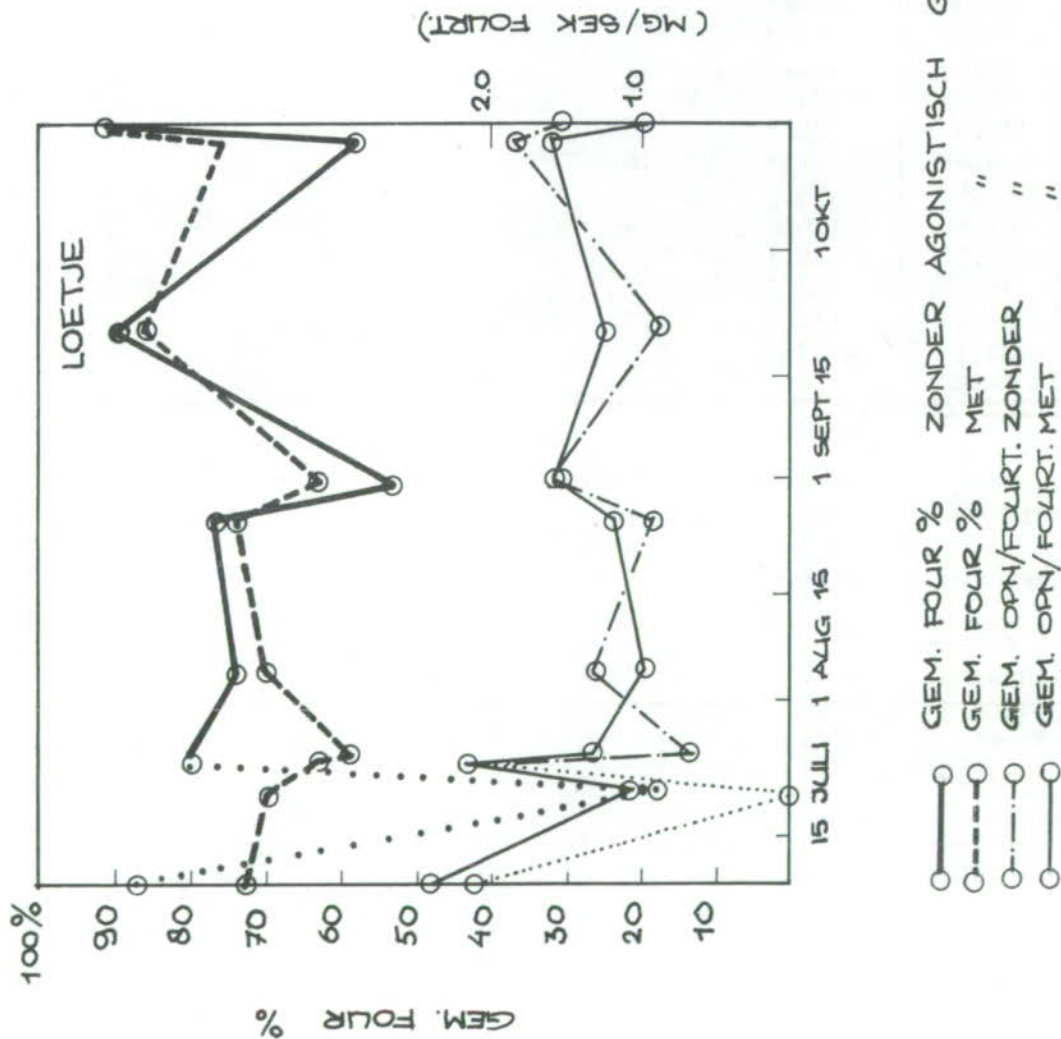
Het blijkt, dat er geen verband bestaat tussen de hoeveelheid tijd, die aan agonistisch gedrag wordt besteed en de opnamesnelheid (mg/min. fourageertijd), tabel 8.1.

Tabel 8.1. Het fourageerpercentage, de opnamesnelheid (mg.vlees/sec. fourageertijd) en het percentage agonistisch gedrag van de waargenomen scholeksters.

| individu ♂ | four% | opname- snelheid | agon% |
|---------------|-------|---------------------|-------|
| Loetje | 80.1 | 95.6 | 8.4 |
| RW 2 2 | 68.6 | 56.9 | 7.8 |
| GB 21 6 | 81.2 | 76.5 | 6.6 |
| YY 2 1 | 85.6 | 64.7 | 4.6 |
| WW 12 1 | 55.1 | 55.0 | 1.1 |
| WW 12 3 | 76.4 | 174.9 | 0.7 |
| WY 2 3 | 75.9 | 46.0 | 0.5 |
| RWY 200 4 | 53.7 | 64.1 | 0.5 |
| YW 1 2 | 52.2 | 79.7 | 0.4 |
| WW 200 2 | 90.8 | 74.3 | 0.2 |
| ♀ | | | |
| RB 111 1 | 63.8 | 127.4 | 4.1 |
| RW 10 3 | 34.0 | 32.1 | 3.0 |
| Doortje | 25.6 | 505.9 | 2.6 |
| YY 212 1 | 73.8 | 151.5 | 1.8 |
| BB 12 3 | 49.1 | 100.2 | 1.7 |
| WW 2 2 | 75.7 | 105.1 | 1.7 |
| GY 101 5 | 80.8 | 55.3 | 1.6 |
| BRY 200 3 | 88.0 | 74.3 | 1.0 |
| WY 220 4 | 71.8 | 68.2 | 0.7 |
| RB 102 1 | 67.9 | 176.0 | 0.4 |
| YW 0 5 | 56.3 | 98.8 | 0.3 |
| WW 11 4 | 76.1 | 62.7 | 0.2 |
| RW 212 2 | 83.4 | 119.9 | 0.0 |
| RY 1 1 | 72.1 | 89.5 | 0.0 |
| BB 110 5 | 73.8 | 52.6 | 0.0 |

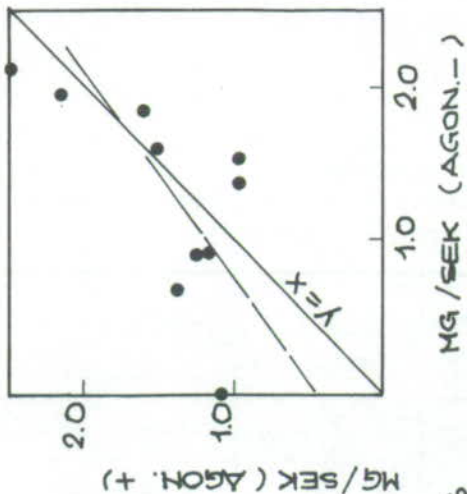
Gemiddeld per dag lijkt het voor Loetje niet uit te maken, of hij nu wel of geen agonistisch gedrag vertoont: zowel de opnamesnelheden als de hoeveelheden tijd, die hij aan fourageren besteedt, vertonen geen systematische afwijkingen voor beide 5 minuten periodes (figuur 8.1.)

De berekende regressielijn ($y = 0.51x + 0.80$, $r = 0.6645$; $r(0.05, 10) = 0.575$) tussen de gemiddelde opnames per fourageertijd in 5 minuten periodes zonder agonistisch gedrag per dag en de gemiddelde opnames in 5 minuten periodes met agonistisch gedrag, blijkt niet echt af te wijken van de lijn $y=x$ (figuur 8.2.).



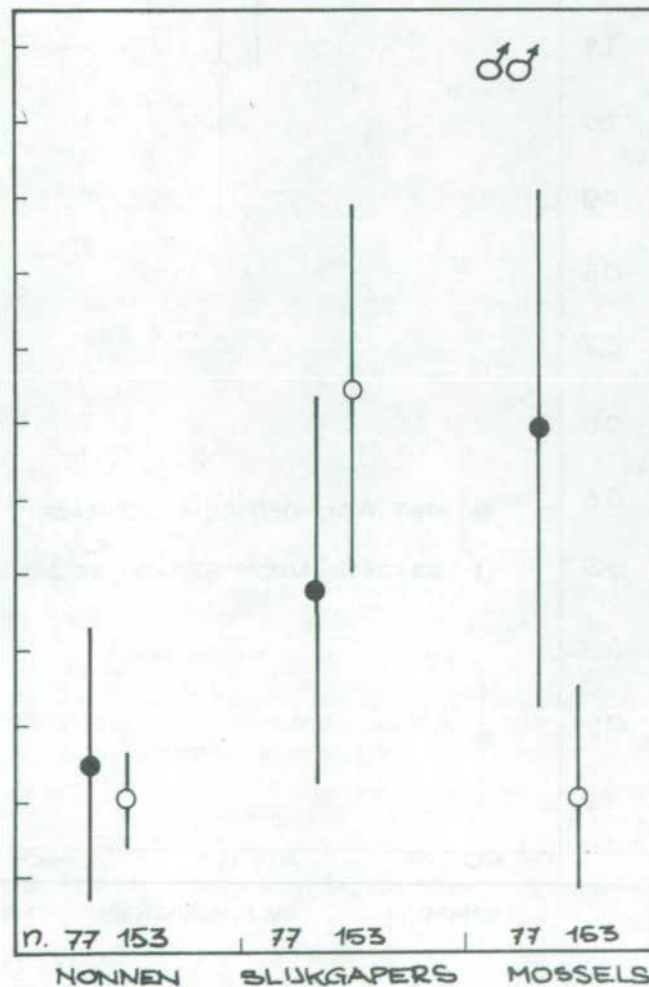
Figuur 8.1. Het gemiddels fouragepercentage (uitgedrukt als % van de waargenomen tijd) en de opnamesnelheid (mg vlees per sec. fourageertijd) van Loetje per dag tijdens het waarneemseizoen.

Figuur 8.2. De gemiddelde opname per fourageertijd in 5 minuten periodes zonder agonistisch gedrag (horizontaal) en de gemiddelde opname per fourageertijd in 5 minuten periodes met agonistisch gedrag (vertikaal). Ingetekend is de lijn $y=x$.

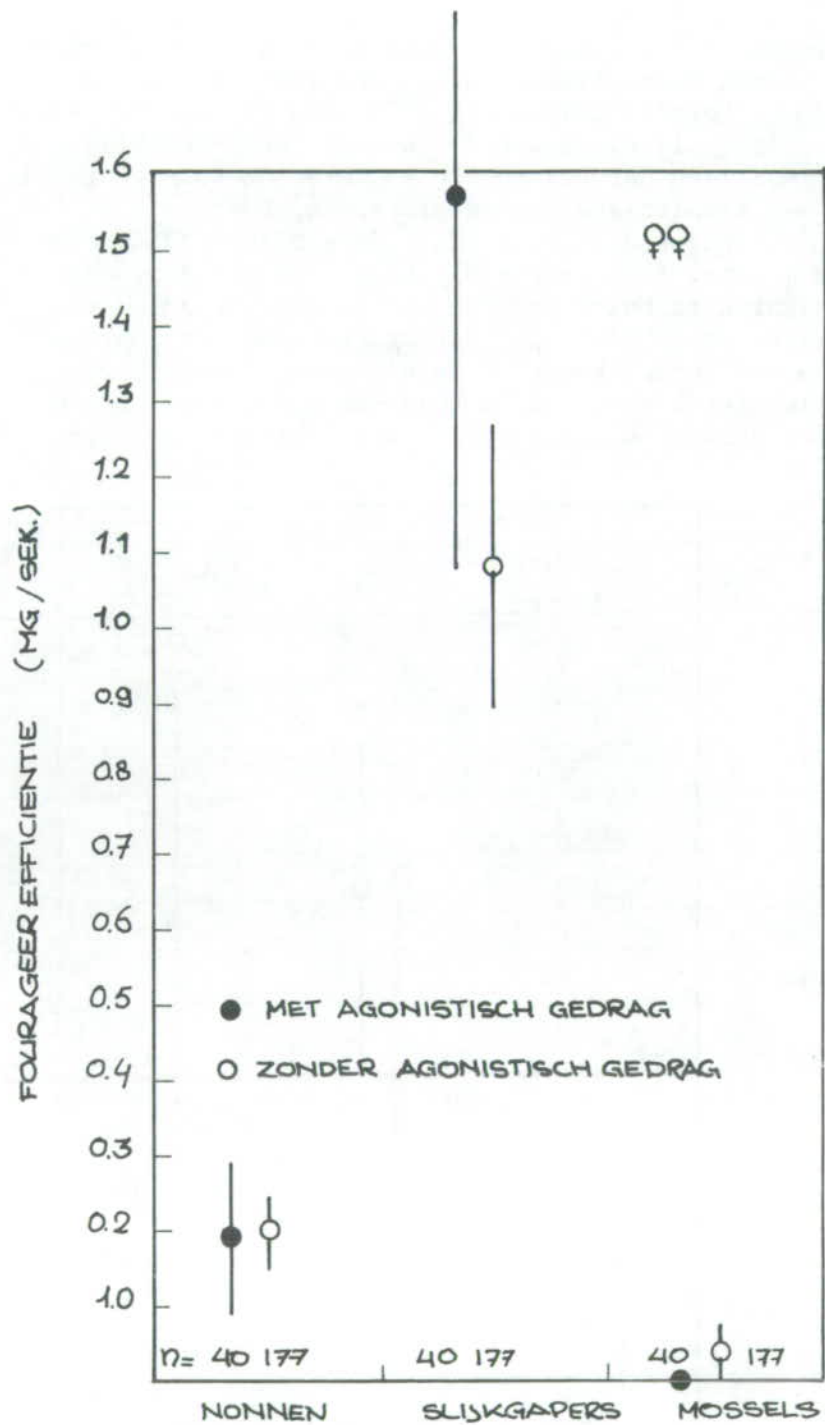


8.3.2. De hannes- en fourageerefficientie per prooi-soort

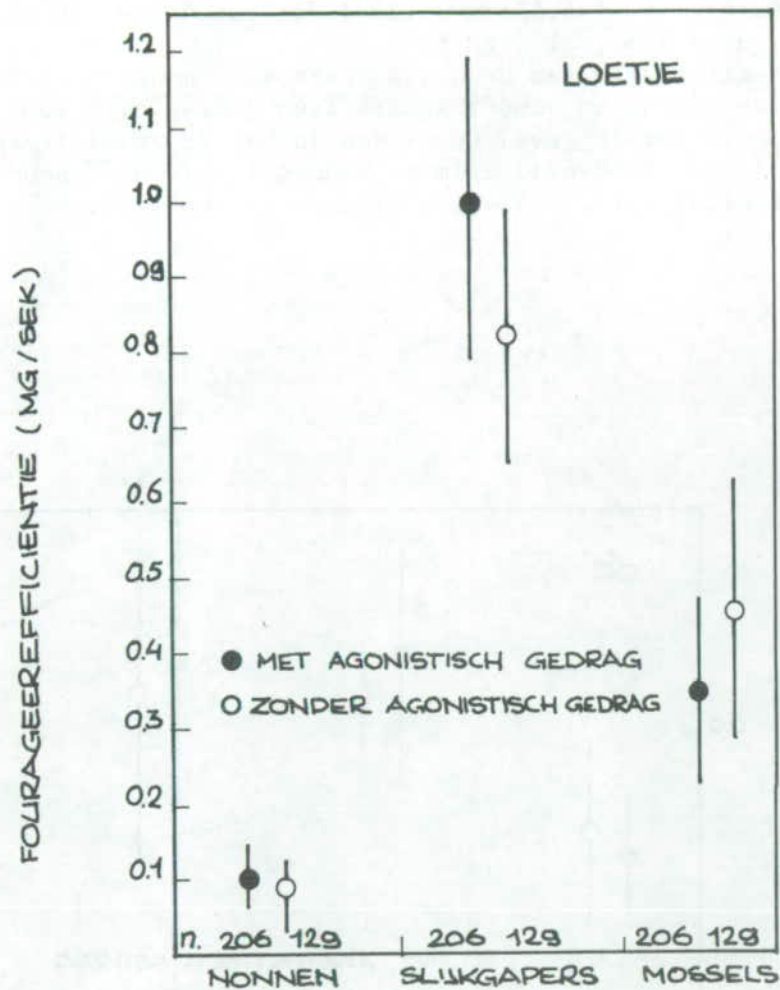
Uit de figuren 8.3., 8.4. en 8.5. is te zien dat tijdens het fourageren op nonnen agonistisch gedrag geen invloed heeft op de fourageerefficientie (Loetje: 0.10-0.08; ♂♂: 0.25-0.21; ♀♀: 0.10-0.20 mg/min. fourageertijd). Bij slijkgapers treden er wel verschillen op: het merkwaardige is alleen dat bij Loetje en de ♀♀ de fourageerefficientie in periodes met agonistisch gedrag groter is, Loetje: 0.99-0.82; ♀♀: 1.57-1.08 mg/min. fourageertijd, terwijl deze bij de ♂♂ afneemt (van 0.74 naar 0.48 mg/min. fourageertijd). Loetje is een dominante ♂ voor hem is het enigzins te begrijpen, dat hij na een verjaging van een dier uit zijn omgeving weer "rustiger" verder kan gaan met fourageren. Berovingen met succes komen zó weinig voor, dat de hogere fourageerefficientie niet hiervan het gevolg kan zijn, zoals wel door Ens (in prep.) voor dominante mosseletende scholeksters gevonden is.



Figuur 8.3. De fourageerefficientie (mg/sec.fourageertijd) ± s.e. van ♂♂ fouragerend op nonnen, slijkgapers en mossels. n geeft het aantal 5 minuten periodes aan.



Figuur 8.4. De fourageerefficientie (mg/sec. fourageertijd) \pm s.e. van Loetje, fouragerend op nonnen, slijkgapers en mossels. n geeft het aantal 5 minuten periodes aan.



Figuur 8.5. De fourageerefficientie (mg/sec. fourageertijd) \pm s.e. van Loetje; fouragerend op nonnen, slijkgapers en mossels. n geeft het aantal 5 minuten periodes aan.

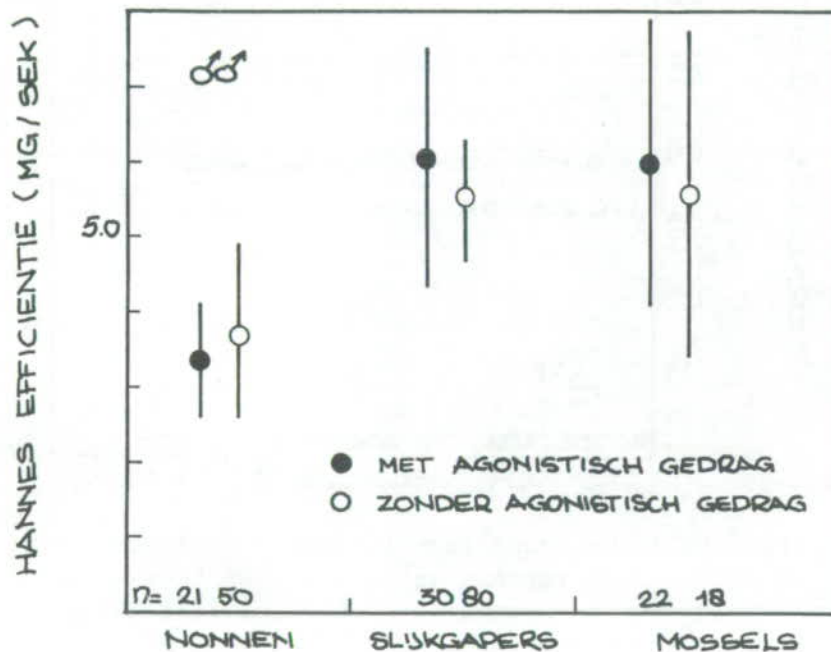
De toename van de fourageerefficientie van de oo lijkt moeilijker te verklaren, vooral omdat de hoeveelheid agonistisch gedrag bij hen een geringere rol speelt.

Ook de fourageerefficienties van mossels van Loetje en de overige oo vertonen niet hetzelfde beeld: de fourageerefficientie van Loetje in periodes met agonistisch gedrag is lager - hoewel het verschil niet groot is - dan in periodes zonder agonistisch gedrag (resp. 0.34-0.45 mg/min. fourageertijd); de andere oo daarentegen hebben een hogere efficiëntie (resp. 0.70-0.21 mg fourageertijd) in 5 minuten periodes met agonistisch gedrag. Ook hier kan de verhoging van fourageerefficientie niet het gevolg zijn van berovingen.

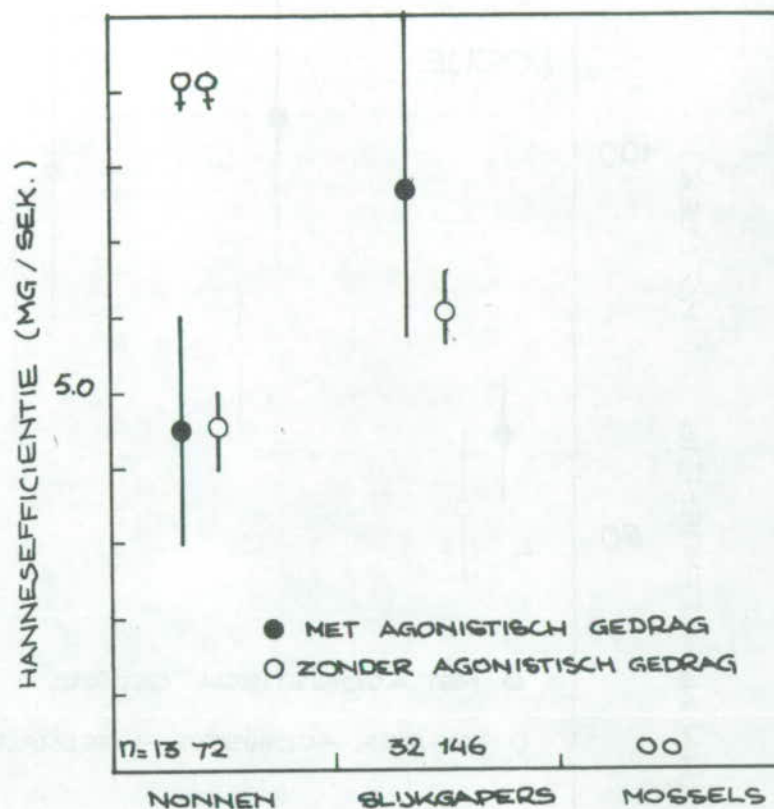
De hannesefficiëntie (opname per hannestijd, mg/min.) van nonnen is in periodes met en zonder agonistisch gedrag voor Loetje, de oo en de oo

gelijk (Loetje: 6.44-5.53; oo: 3.39-3.73; oo: 4.50-4.50 mg/sec. hannes-tijd), figuren 8.6., 8.7. en 8.8.

De hannesefficiëntie van de slijkgapers in 5 minuten periodes met agonistisch gedrag en zonder agonistisch gedrag zijn voor Loetje en voor de oo in het 1e geval hoger dan in het 2e geval (resp. Loetje: 10.70-7.61, oo: 7.68-6.15 mg/min. hannestijd). De ♂♂ houden dezelfde hannesefficiëntie (5.98-5.49 mg/min. fourageertijd).

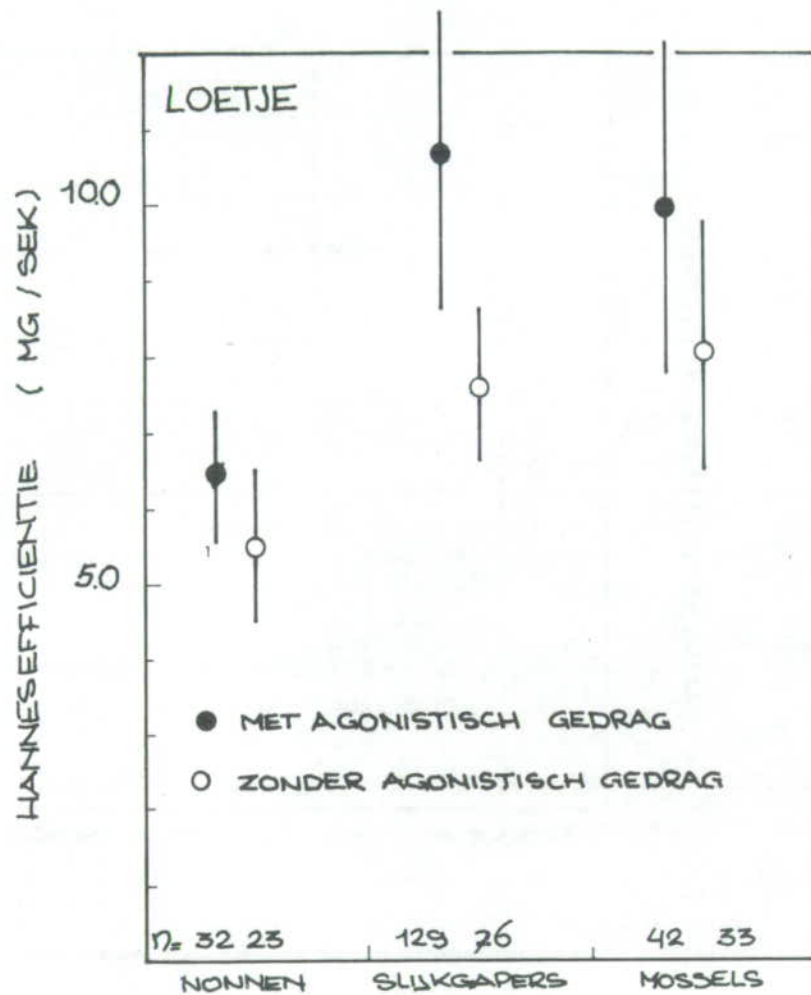


Figuur 8.6. De hannesefficiëntie (mg/sec.hannestijd) \pm s.e. van ♂♂ hannesend met nonnen, slijkgapers en mossels. n geeft het aantal 5 minuten periodes aan, waarin alleen prooien van dezelfde soort zijn gegeten.



Figuur 8.7: De hannesefficientie (mg/sec.hannestijd) \pm s.e. van ♀♀ hannesend met nonnen en slijkgapers. ++ n geeft het aantal 5 minuten periodes aan, waarin alleen prooien van dezelfde soort zijn gegeten.

De hannesefficientie van de mossels is voor periodes met agonistisch gedrag hoger dan in periodes zonder agonistisch gedrag (9.95-8.17 mg/min. hannestijd), bij de ♂♂ lijkt de hannesefficientie onafhankelijk van agonistisch gedrag te zijn (6.02-5.57 mg/hannestijd). Uit de hannesefficienties blijkt, dat Loetje en de ♀♀ meer vlees per tijdseenheid binnen krijgen in 5 minuten periodes met agonistisch gedrag: het lijkt alsof ze het eten naar binnen "schrokken". Ook hier is het niet duidelijk, waarom bij de ♂♂ geen verschil in hannesefficientie optreedt.



Figuur 8.8. De hannesefficientie (mg/sec.hannestijd) \pm s,e, van Loetje, hannesend met nonnen, slijkapers en mossels. n geeft het aantal 5 minuten periodes aan, waarin alleen prooien van dezelfde soort zijn gegeten.

8.3.3. De verschuiving in agonistisch gedrag in de mossel- en wad-situatie

Tabel 8.2. De hoeveelheid agonistische ontmoetingen (uitgedrukt als % van de bezoektijd) van Loetje in 3 verschillende periodes.

| | 12 t/m 29 juli (4 dagen) | 9 aug. t/m 18 okt. (5 dagen) | 20 oktober (1 dag) |
|----------------|-----------------------------|---------------------------------|-----------------------|
| wadsituatie | 53.8 % n= 21 | 33.3 % n= 13 | 12.8 % n= 5 |
| mosselsituatie | 2.9 % n= 1 | 77.1 % n= 27 | 20.0 % n= 7 |

Uit tabel 8.2. blijkt dat er een verschuiving plaats vindt van agonistisch gedrag in de wadsituatie naar agonistisch gedrag in de mosselsituatie; dat de mossels voor Loetje in de periode van 9 augustus t/m 18 oktober erg belangrijk worden, bewijst wel de toename in agonistische ontmoetingen in de mosselsituatie (van 2.9% tot 77.1%); in diezelfde tijd nemen de agonistische ontmoetingen op het wad af (van 53.8% naar 33.3%). Op de dag, waarop slijkgapers worden aangeboden, 20 oktober, vertoont hij relatief weer meer agonistisch gedrag op het wad, dan in de periode van 9 augustus t/m 18 oktober.

8.4. Samenvatting en conclusies

In dit hoofdstuk wordt uitgezocht of er een verband bestaat tussen de opnamesnelheid en agonistisch gedrag; vervolgens is per prooi-soort nagegaan of de voedselopname per prooi-soort afhankelijk is van het voorkomen van agonistisch gedrag. Aan de verwachting, dat het voorkomen van agonistisch gedrag geen invloed heeft op kleine prooien (in dit geval: nonnen) werd voldaan: zowel de hannes- (opname/min. hannestijd) als fourageerefficiëntie (opname/min, fourageertijd) bleek voor Loetje, oo en oo op gelijk nivo te blijven.

Het voorkomen van agonistisch gedrag in dezelfde 5 minuten periodes waarin op mossels of slijkgapers gehannest werden, bleek voor de hannes-efficiënties geen enkele invloed te hebben; voor de oo en Loetje leverde het meer vlees/minuten hannestijd op.

De fourageerefficiënties van mossels en slijkgapers in periodes met agonistisch gedrag bleken minder eenduidig te zijn: soms waren de efficiënties hoger (Loetje en de oo, slijkgapers; de oo, mossels), soms lager (Loetje, mossels; oo, slijkgapers). Blijkbaar bestaat er geen invloed van agonistisch gedrag op de opnamesnelheid (in overeenstemming hiermee is figuur 8.1. van Loetje) of de gebruikte manier van meten is te grof geweest.

In de periode, dat Loetje op mossels gaat fourageren, neemt de hoeveelheid agonistisch gedrag op het wad af (van 53.8% naar 33.3%) en op de mosseldammen sterk toe (van 2.9% naar 77.1%, tabel 8.2.).

9. AGONISTISCH GEDRAG EN DICHTHEID

9.1. Inleiding

Hoewel de invloed van de dichtheid op het fourageer gedrag in dit verslag al uitvoerig behandeld wordt (hoofdstuk 11 t/m 13) zal hier nog aandacht besteed worden aan de dichtheid, voor zover deze van belang is bij agonistisch gedrag.

Over dichtheid en agonistisch gedrag is al veel geschreven: Conder (1949); Hazlett (1975) en Marler (1956), b.v. beschrijvingen voor verschillende diersoorten de invloed van de afstand tussen 2 dieren en de kans op een agonistische ontmoeting.

In dit hoofdstuk zal gekeken worden, of er een positief verband bestaat tussen de dichtheid en het aantal ontmoetingen; uitgesplitst naar de volgende aspecten:

1. dichtheidseffecten binnen 1 tij;
2. dichtheidseffecten gedurende het waarneemseizoen.

9.2. De gebruikte methodes

Er is gebruik gemaakt van de 1/2 uurs tellingen van het Oere gebied op de 7 volgende dagen: 3 augustus, 21 augustus, 1 september, 14 september, 2 oktober, 16 oktober en 2 november. Op deze dagen zijn alle waargenomen agonistische handelingen met tijd en voor zover mogelijk plaats, soort gedrag en aantal betrokken dieren genoteerd. In praktijk komt het erop neer dat meestal een tepiet geluid gehoord werd en vervolgens gezocht werd waar het geluid vandaan kwam en welke situatie ermee verbonden was. Dit geeft meteen de beperkingen van de gebruikte methode:

- 1.) overwegend zijn ontmoetingen met tepietgeluiden geregistreerd, dit kan een aantal onderschattingen van het aantal ontmoetingen geven; aan de andere kant is het wel zo, dat bij de meeste agonistische ontmoetingen van tepietgeluiden vergezeld gaan;
- 2.) de vermoedelijke afhankelijkheid van het waarnemen van tepietgeluiden van afstand en weertype en combinatie van beide factoren; hoewel het tepiet-geluid een hard, doordringend en verdragend geluid is, moet verondersteld worden dat het ontdekken van een ontmoeting op een van de hut verder afgelegen plaats, moeilijker is dan op een dichterbij de hut gelegen plek; ook met harde wind is het geluid van de verder weg gelegen plaatsen minder goed te horen en moeilijker te localiseren dan van de dichtbij gelegen plaatsen.

Bij de berekeningen zijn alleen het aantal "ontmoetingen" gebruikt: bij een ontmoeting kan 1 dier betrokken zijn (1 dier maakt tepiet-geluid), maar ook 2 of meerdere dieren: bij een dichtheid van 10 scholeksters/ha, waar 2 dieren een agonistische ontmoeting hebben is in dit geval het aantal ontmoetingen per dier 0.1 i.p.v. 0.2.

Hoewel hierdoor waarschijnlijk ook weer een onderschatting ontstaat, blijkt dat, door de korte duur van de ontmoetingen, de meeste ontmoetingen toch al genoteerd staan als ontmoeting, waar slechts 1 dier bij betrokken is.

In de aantallen scholeksters zijn óók de pittende en poetsense scholeksters betrokken. Dit is niet zo gebruikelijk omdat uit de veldwaarnemingen de indruk lijkt te bestaan, dat de afstand tussen pittende

en poetsende scholeksters kleiner is, dan tussen fouragerende vogels; bovendien lijkt het dat ze minder ontmoetingen hebben dan fouragerende vogels.

Omdat vanaf 14 september een onderscheid gemaakt is tussen fouragerende en niet-fouragerende vogels is gekozen (vanwege de vergelijkbaarheid) om alle aanwezige scholeksters als dichtheidsmaat te gebruiken. De aantallen waargenomen scholeksters per 1/2 uur zijn omgerekend naar het aantal scholeksters per ha per 1/2 uur; het aantal waargenomen ontmoetingen is omgerekend naar het aantal ontmoetingen per scholekster per 1/2 uur/figuren 9.1. (blz. 80 t/m blz. 82). Tabel 9.1. geeft een overzicht van de dagen, waarop geteld is, met zover mogelijk gegevens over het weer, het aantal verstoringen en de aanwezigheid van Loetje.

| Tabel 9.1. Overzicht van de teldagen, het aantal verstoringen, aanwezigheid van Loetje, weertype. | | | |
|---|-------------------------|------------------------|------------------------|
| datum | weer | verstoringen aantal | aanwezigheid Loetje |
| 3 aug. | regen, onweer, wind | 2 | + |
| 21 aug. | | 1 | + |
| 1 sept. | zonnig, weinig wind | 1 | - |
| 12 sept. | slecht weer | | + |
| 2 okt. | harde wind | 1 | + |
| 16 okt. | bewolkt, weinig wind | | + |
| 2 nov. | | 1 | + |

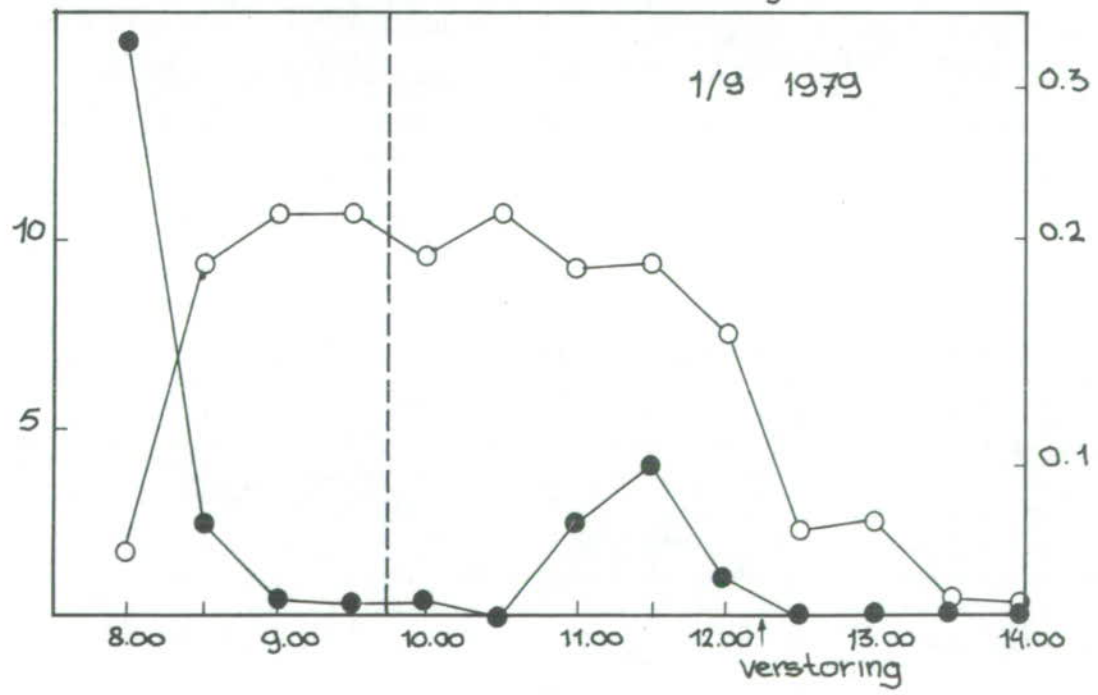
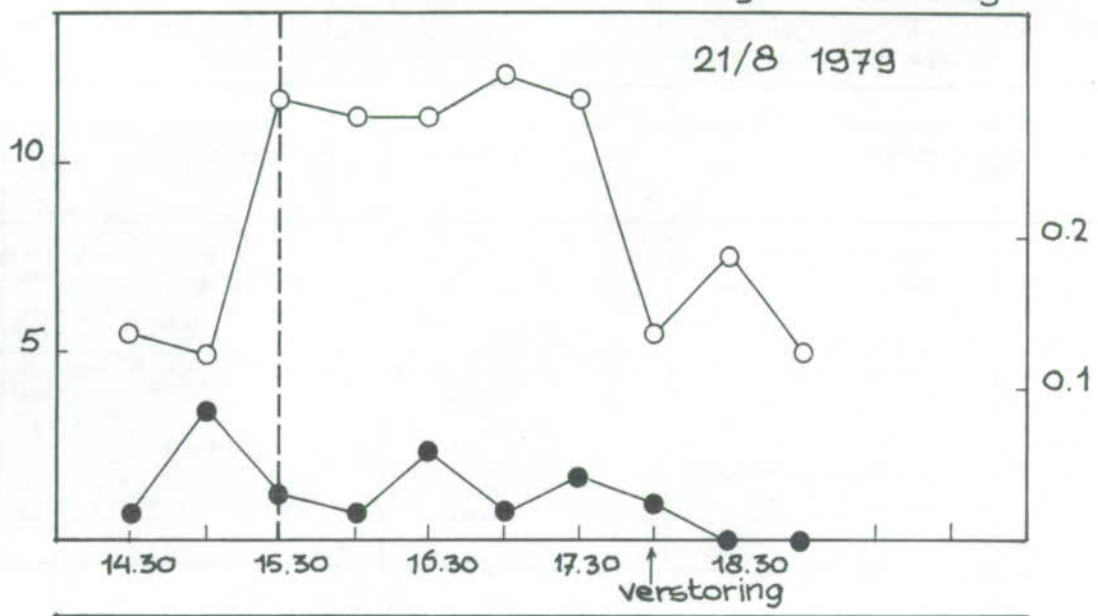
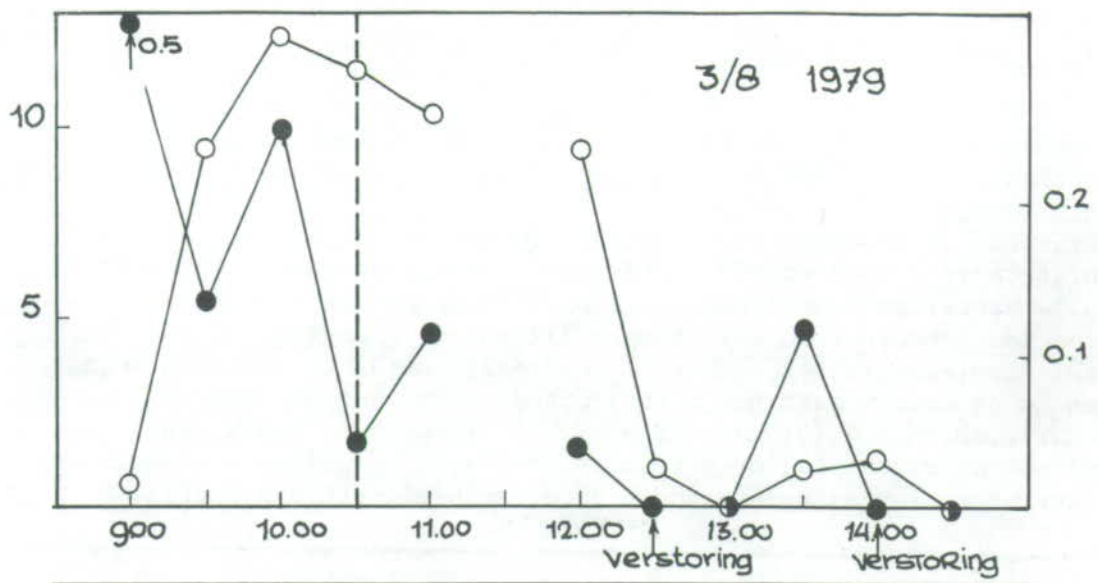
In de figuren 9.2. en 9.3. zijn de gemiddelde dichtheid (= totaal aantal waargenomen scholeksters gedeeld door het aantal 1/2 uren, waarin geteld is per ha) en het gemiddeld aantal ontmoetingen (= totaal aantal ontmoetingen gedeeld door het aantal 1/2 uren, waarin geteld is, gedeeld door het totaal aantal waargenomen scholeksters) per teldag uitgezet.

9.3. De resultaten

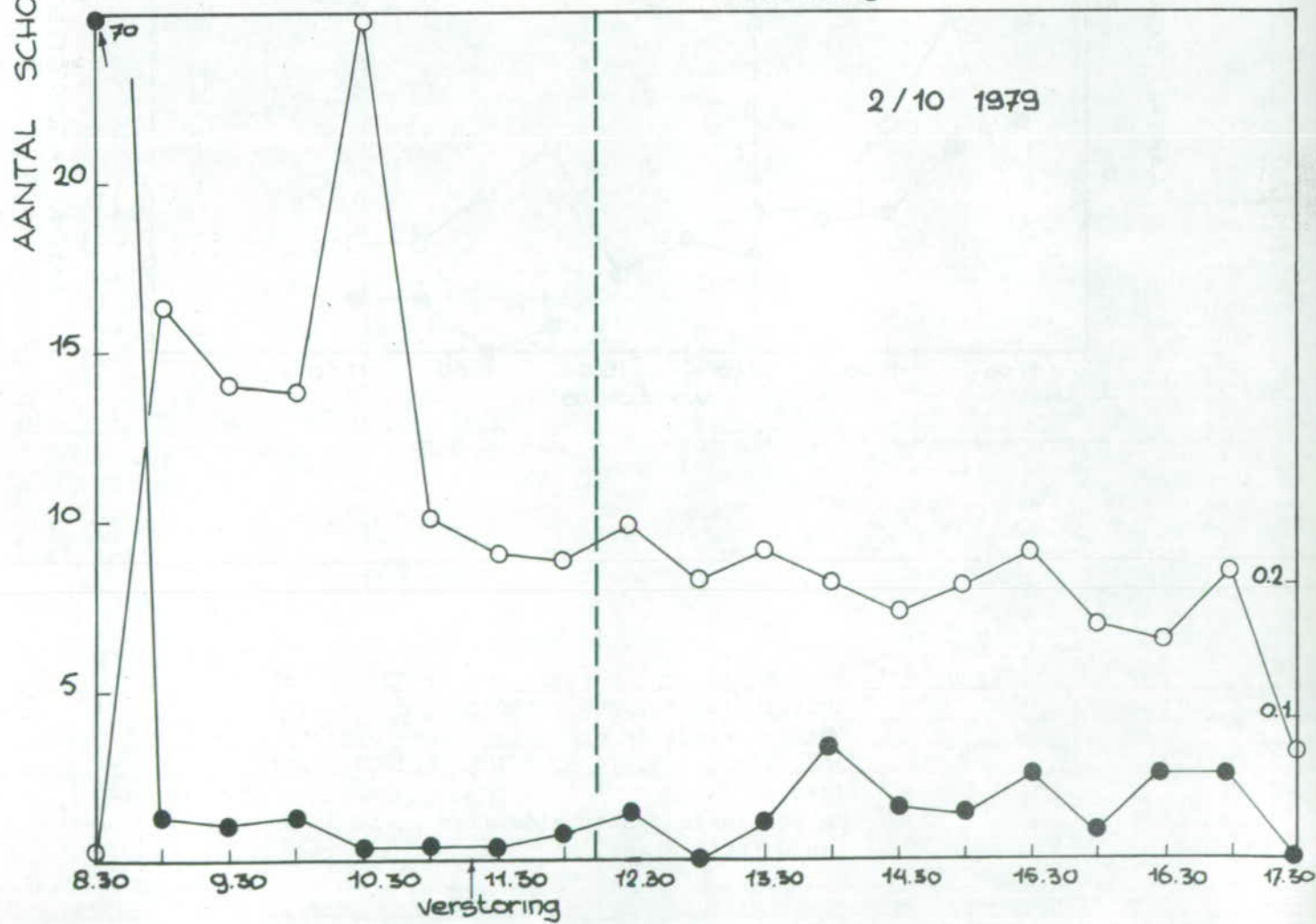
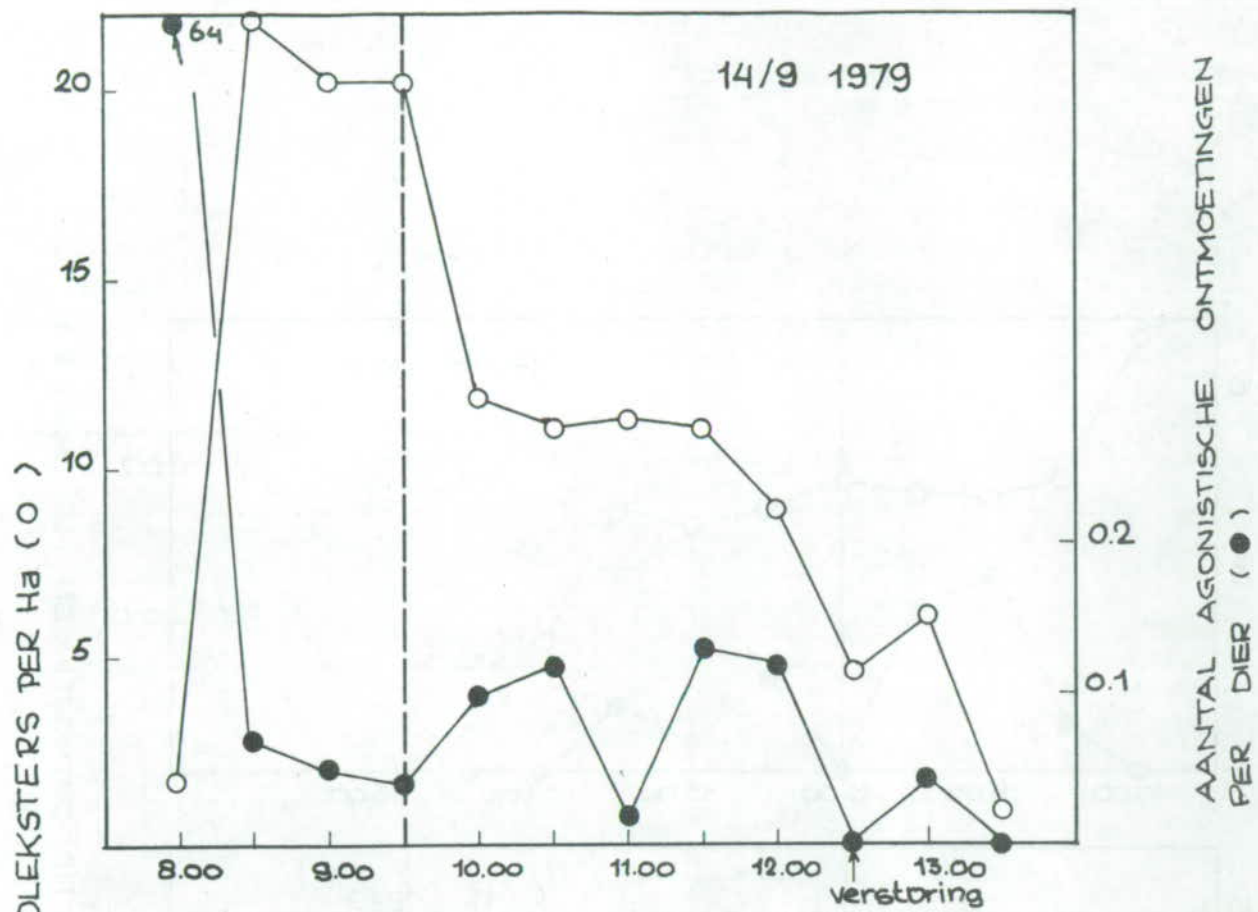
9.3.1. Het verloop van dichtheid en aantal ontmoetingen binnen 1 tij

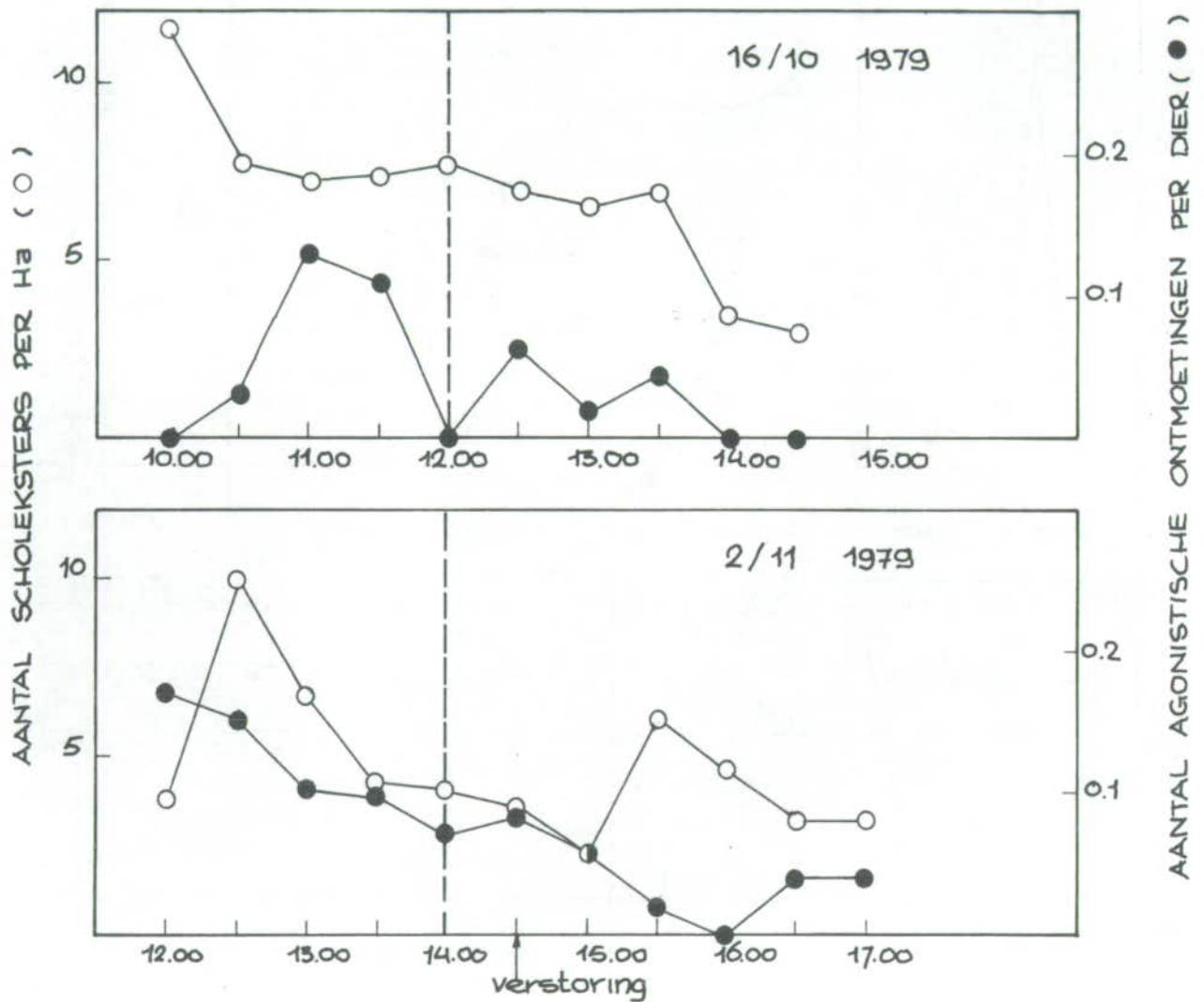
Het blijkt dat, binnen 1 laagwaterperiode, het aantal scholeksters toeneemt tot het moment van laagwater; daarna blijft het aantal min of meer constant en het neemt aan het eind van de droogligperiode af (figuur 9.1., blz. 80 t/m 82). Het aantal agonistische ontmoetingen per dier schommelt meestal rondom 0.1 ontmoetingen per dier; er zit geen tij verloop in. Tijdens de 1e telling zijn er vaak meer agonistische ontmoetingen; dit wordt verklaard, doordat in het begin nog veel vogels overvliegen en een vroeg aanwezige vogel kan verschillende malen hiertegen tepieten.

AANTAL SCHOLEKSTERS PER Ha (○)



AANTAL AGONISTISCHE ONTMOETINGEN PER DIER (●)



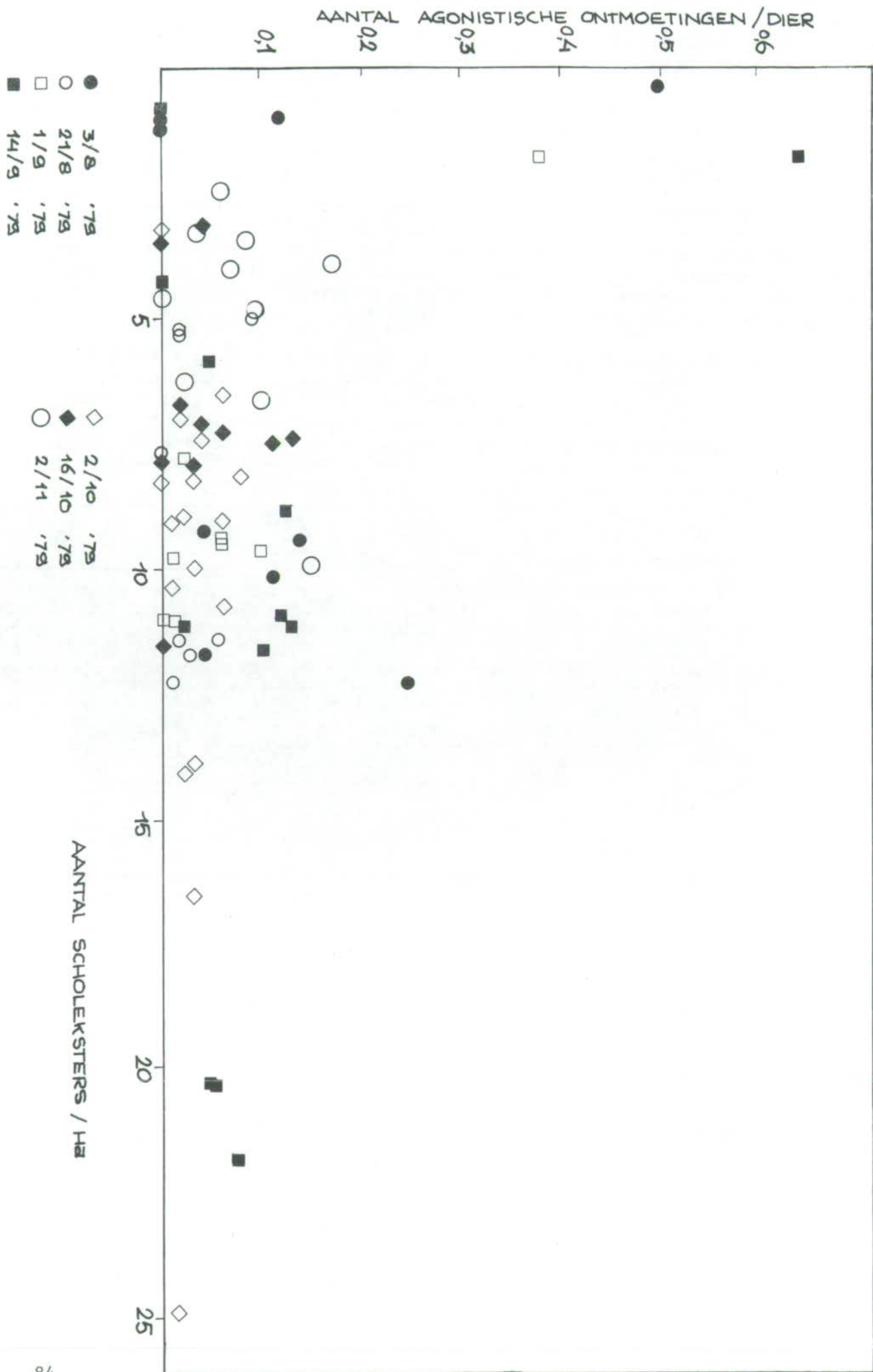


Figuur 9.1. Het aantal scholeksters per ha (O) en het aantal agonistische ontmoetingen per dier (●) gedurende de droogligperiode op resp. 3/8, 21/8, 1/9, 14/9, 2/10, 16/10 en 2/11/1979. De verticale gestippelde lijn geeft de laagwatertijd aan.

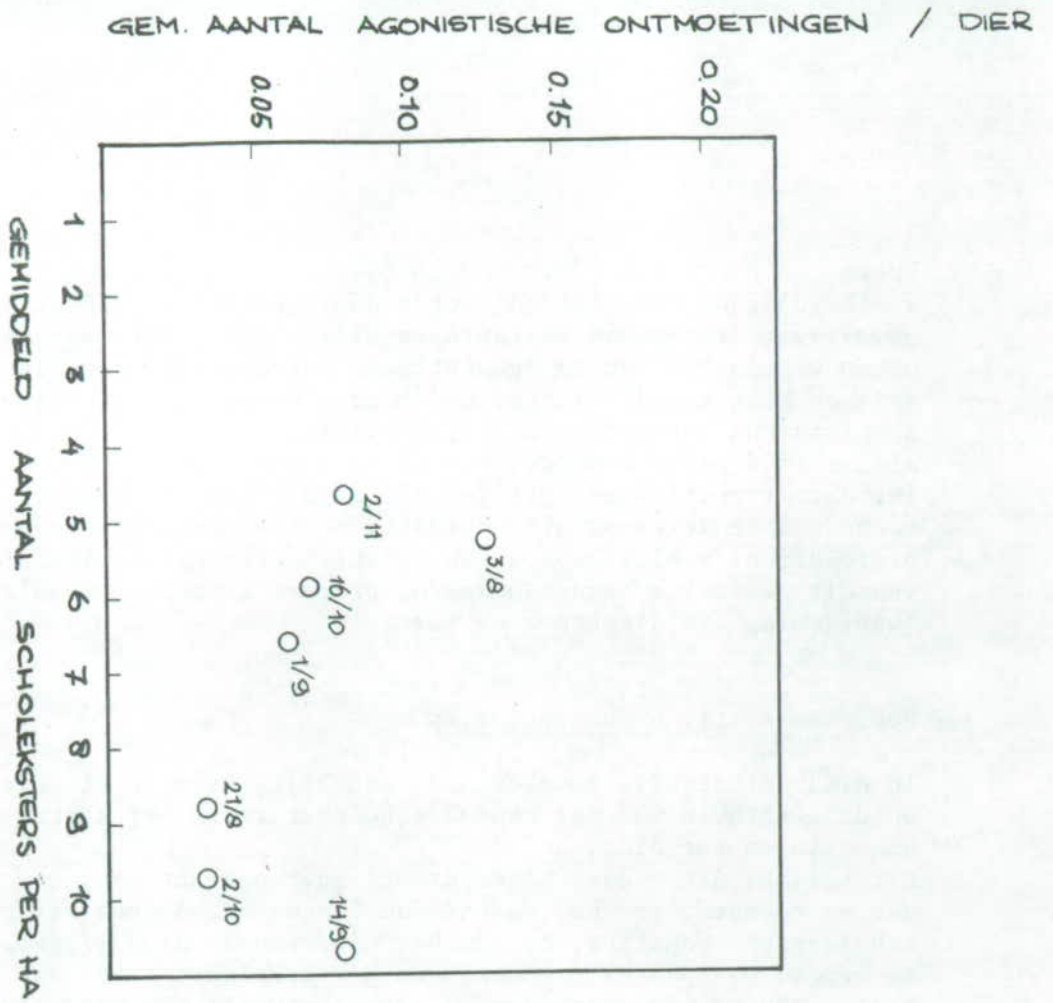
9.3.2. Het verloop van dichtheid en aantal ontmoetingen tijdens het waarneemseizoen

Uit figuur 9.4. is een negatief verband tussen de dichtheid en het aantal ontmoetingen per dier af te leiden; doordat elke waarneemdag met een apart teken is aangegeven, is te zien, dat de dichtheid en het aantal ontmoetingen per dier niet beïnvloed worden door het seizoen. De meest waargenomen dichtheid ($\pm 50\%$ van alle waarnemingen) ligt tussen de 6-12 scholeksters per ha.

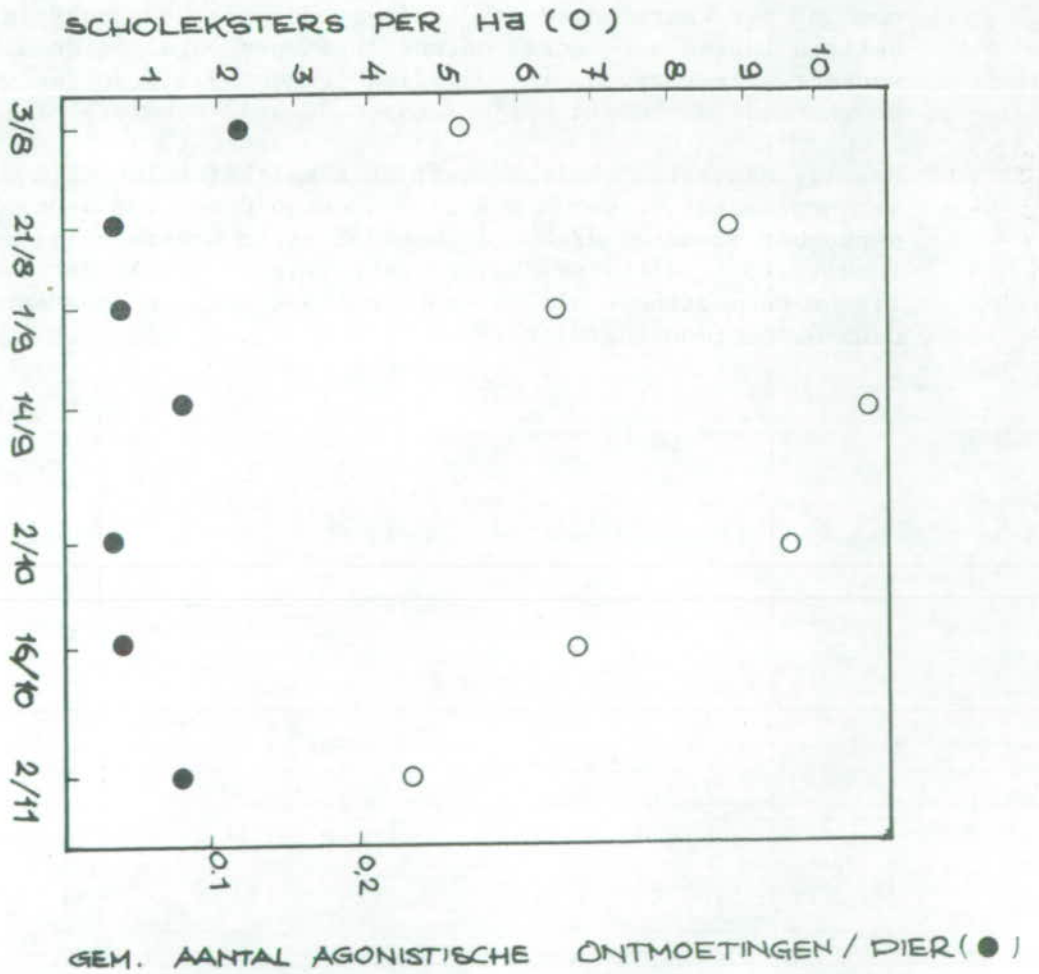
Figuur 9.2. laat zien, dat binnen de waargenomen gemiddelde dichtheden (4,5-11 scholeksters/ha) de gemiddelde agonistische ontmoeting per dier 0,05-0,10 is; waarbij geen invloed van het seizoen waar te nemen is. De scholekster dichtheid neemt vanaf augustus tot september toe en vanaf september tot november af, waarbij de augustus en november dichtheden vrijwel gelijk zijn: ± 5 scholeksters per ha; het gemiddeld aantal ontmoetingen per dier volgt deze seizoenstrend niet (figuur 9.3).



Figuur 9.4. Het aantal agonistische ontmoetingen per dier per half uur als functie van het aantal school-
eksters per ha per half uur op de verschillende teldagen.



Figuur 9.2. Het gemiddelde aantal agonistische ontmoetingen per duur per droogligperiode als functie van het gemiddeld aantal scholeksters per ha.



Figuur 9.3. Het aantal scholeksters per ha (O) en het gemiddeld aantal agonistische ontmoetingen per dier (●) tijdens de verschillende teldagen.

Hoewel in hoofdstuk 7.3. voor Loetje en de oo⁺ gevonden is, dat de hoeveelheid tijd, die besteed wordt aan agonistisch gedrag afneemt als gevolg van de toename in fourageertijd blijkt, dat over alle waargenomen vogels het aantal agonistische ontmoetingen per dier door het seizoen heen gelijk blijft. Een mogelijkheid is, dat het aantal agonistische ontmoetingen gelijk blijft, maar dat er per ontmoeting minder tijd besteed wordt, m.a.w. ze worden korter. Een 2e mogelijkheid is, dat er meetfouten optreden als gevolg van de verschillende waarneemmethodes: de gegevens uit hoofdstuk 7 zijn verkregen m.b.v. de basisprotokollen: veel gegevens van relatief weinig individuen; de gegevens van dit hoofdstuk berusten wel op grotere aantallen vogels, maar de "waarneming" is slechts zeer kort.

9.4. Samenvatting en conclusies

In dit hoofdstuk is gekeken naar mogelijke tij- en of seizoensinvloed op de dichtheid van het aantal scholeksters en het aantal agonistische ontmoetingen per dier.

Het blijkt, dat gedurende de droogligperiode het aantal scholeksters per ha toeneemt tot het moment van laagwater, daarna blijft het aantal scholeksters constant, om aan het eind van de droogligperiode weer af te nemen. Het aantal ontmoetingen per scholekster is vaak bij de 1e telling hoger dan over de rest van de droogligperiode: dan is het aantal ontmoetingen vrij constant en schommelt rond de 0.05 en 0.1 ontmoeting per waargenomen scholekster. Er lijkt een negatief verband te bestaan tussen het aantal ontmoetingen per vogel en de dichtheid, wanneer alle gegevens in 1 grafiek (figuur 9.4.) worden gezet; de meest voorkomende dichtheid blijkt tussen de 6-12 scholeksters/ha te zijn.

Behalve een getij verloop heeft de scholeksterdichtheid ook een seizoensverloop: vanaf augustus neemt de dichtheid toe tot september; vanaf september neemt de dichtheid weer af en in november is weer het augustusnivo (5 scholeksters/ha) bereikt (figuur 9.3.). Het aantal agonistische ontmoetingen blijft gedurende het seizoen constant (tussen 0.05-0.1 ontmoeting/dier).

10. SYNTHESE (HOOFDSTUKKEN 4 T/M 9).

In dit deel van het verslag wordt als hoofdvraag gesteld, in hoeverre de verspreiding van scholeksters te verklaren is met het voorkomen van agonistische gedrag. Uitgangspunt hierbij is dat het voedselaanbod op het wad niet homogeen verspreid is, zodat er per definitie optimale en suboptimale fourageergebieden zijn.

In: "De numerieke respons en de concurrentie bij het voedselzoeken" beschrijft Zwarts (1978) de verschillen tussen een marginale en optimale voedselzoeker: een marginale predator heeft bij een zelfde voedselaanbod een lagere opname dan een optimale predator, staat lager in de pikorde, heeft relatief een lager gewicht, is jong en/of heeft uiteindelijk een hogere sterfte kans.

Fretwell (1972) beschrijft de habitat keuze gezien vanuit het oogpunt van de zich vestigende vogel: een suboptimale vogel zal er beter aan doen zich te vestigen in een suboptimaal gebied met lagere predator dichtheid, waar hij uiteindelijk een hogere opname kan krijgen dan in een optimaal gebied met hogere predatordichtheid.

Het bestaan van een dominantie hiërarchie kan effect hebben op de verspreiding van dieren. Dit blijkt o.a. bij Hazlett (1975), die bij heremietkreeften een positief verband vond tussen de grootte van de individuele afstand en de sociale dominantie en uit het onderzoek van Knapton en Krebs (1976), waaruit blijkt, dat dominante vogels een territorium bezitten. Patterson (1977) echter, vond, dat bij bergeenden de hoeveelheid agonistisch gedrag toenam aan het eind van de winter, zonder dat de dichtheid veranderde.

Goss-Custard (1979) noemt twee verspreidingstypes voor stelopers: tot type 1 behoren de kanoet, bonte strandloper en rosse grutto: compacte groepen, waar in de gemiddelde afstand tussen de vogels onderling slechts een paar centimeter tot enkele meters bedraagt; tot type 2 behoren de wulp, scholekster, tureluur en kluut; groepen zonder scherpe grenzen. Het verspreidingspatroon over het wad van de type 2 vogels is stabielier dan die van de type 1 vogels. Deze laatste soorten zouden zich al fouragerend verspreiden en de ruimtelijke verspreiding is geen gevolg van agonistisch gedrag; agonistische ontmoetingen zijn meer gekoppeld aan voedselplekken en voedselbrokken. Volgens hem worden lage dichtheden van type 2 predatoren veroorzaakt door het zich afzijdighouden of ontlopen van andere vogels.

In dit onderzoek is geprobeerd een dominantie hiërarchie op te stellen voor scholeksters, omdat uit veldwaarnemingen bleek, dat er scholeksters waren die meer agonistisch gedrag leken te vertonen dan anderen. Hoewel enkele vogels vrij plaatsgetrouw waren, werd meer in termen van home-range dan in termen van territorium gedacht, omdat aan de voorwaarde van territorium (exclusief gebruik), zoals door Schoener (gecit. in Brown & Orians, 1979) gedefinieerd is, niet werd voldaan. Er bleek een mate van overlap van de home-ranges te zijn (hoofdstuk 6).

Door het bekend zijn met en het verdedigen van een bepaalde vaste fourageerplaats kan de voedselopname verbeterd worden (Charnov & all, 1976), kan een afname van de voedselvoorraad voorkomen worden (Goss-Custard, 1981), kan langer op eenzelfde plaats gefourageerd worden (Patterson, 1975). In dit onderzoek bleken twee broedparen (Loetje en Doortje, ww 12 1 en bb 12 3) in een vast gebied te fourageren; de veronderstelling is, dat het voor de jongen mogelijk is om rustiger te kunnen

fourageren. Helaas brachten beide broedparen geen jongen mee naar het wad. Opvallend is, dat de ♂♂ met het meest vertoonde agonistische gedrag (Loetje, rw 2 2 en gb 21 6) een groot % mossels in hun schelpmenu hebben en bovendien tot de zeer plaatsgetrouwe dieren behoren.

Bij scholeksters blijken ♂♂ hoger in de dominantie hiërarchie te staan dan ♀♀; verder blijkt, dat de hoeveelheid agonistische ontmoetingen waar ♂♂ bij betrokken zijn, bijna 3x zo groot is als voor ♀♀ (tabel 5.4). Deze waarde werd ongeveer door Veldkamp (1978) gevonden bij één enkel aspect van de ontmoetingen, nl. het maken van tepiet geluid: ♂♂ maakten $2\frac{1}{2}$ keer zoveel tepiet-geluiden als ♀♀. De andere onderzochte kenmerken (leeftijd, gewicht en keelvlak) bleken geen verband te hebben met de plaats in de dominantie hiërarchie (hoofdstuk 5).

Bij vergelijking van de opnamesnelheid in periodes met agonistisch gedrag en zonder agonistisch gedrag vonden Goss-Custard (1977) voor steltlopers en Patterson (1975) voor roek een lagere opnamesnelheid in periodes met agonistisch gedrag. In dit onderzoek is onderscheid gemaakt in fourageerefficiëntie (mg opname per minuut fourageertijd) en hannes-efficiëntie (mg opname per minuut hannestijd) en in prooigrootte, waar bij nonnen kleine prooien voorstelden en mossels en slijkgapers grote prooien. Ens en de Vries (1982) vonden, dat roverijen bij wulpen vaker voorkwamen bij grote prooien dan bij kleine. Zoals de verwachting was, heeft agonistisch gedrag geen invloed op de hannes- en fourageersnelheid van nonnen; op de hannes- en fourageertijd van slijkgapers en mossels heeft agonistisch gedrag wél invloed; dit is soms positief (bijv. hogere hannes en fourageerefficiëntie in periodes met agonistisch gedrag voor ♀♀ en Loetje) en soms negatief (een lagere fourageerefficiëntie in periodes met agonistisch gedrag voor ♂♂, hoofdstuk 8.3.2.). Onderzocht zou kunnen worden of er verschillen in fourageer- en hannesefficiënties voor "aanvallende" en "verdreven" dieren bestaan.

Dichtheidsafhankelijke effecten op agonistisch gedrag konden niet aangetoond worden (hoofdstuk 9). De gemiddelde dichtheid was 4.5-11.0 scholekster/ha en hoewel er zowel dichtheidsschommelingen per tij als door het waarneemseizoen waren, bleef het aantal ontmoetingen per dier laag (tussen 0.05 en 0.1 ontmoeting per dier) en constant. Waarschijnlijk zijn de waargenomen dichtheden te laag om van invloed te zijn op de hoeveelheid agonistisch gedrag.

11. GEDRAG ONDER INVLOED VAN VERANDERENDE DICHTHEDEN VAN SOORTGENOTEN

11.1. Inleiding

Uit eerder werk van Koene (1978) en Zwarts (1980) op mosselbanken onder Texel, resp. Schiermonnikoog is gebleken dat hoge concentraties van voedselzoekende scholeksters onder die omstandigheden kunnen leiden tot een verlaagde voedselopname en ander dichtheidsafhankelijk gedrag.

Dichtheidsafhankelijke gedragsveranderingen zijn ook bekend van tureluur (Goss-Custard, 1978) en scholekster (Ens en Goss-Custard, in voorbereiding).

Het hiernavolgende deel van ons onderzoek is bedoeld geweest om deze dichtheidsafhankelijkheid in het gedrag nader te onderzoeken.

De meest in het oog lopende verschillen met bovengenoemde onderzoeken zijn:

- een méér-prooien-situatie in ons onderzoek, waar de onderzoeken van Koene en Zwarts uitsluitend op mosselbanken (*Mytilus edulis* L.) betrekking hadden. Zoals eerder gesteld waren de belangrijkste twee prooi-soorten van de door ons waargenomen dieren: Nonnetje (*Macoma Balthica* L.) en slijkgaper (*Scrobicularia plana* Da Costa). Mossels en zeeduizendpoten (*Nereis diversicolor* O.F. Müller) vormden daarop een - soms aanzienlijke - aanvulling.
- onze gekleurringde, dus individueel herkenbare scholeksters. In totaal was ongeveer elf procent van de aanwezige dieren op deze manier geringd.

Een onbedoeld, maar niet onbelangrijk verschil was ook:

- de zeer lage scholekster-dichtheden in de landaanwinningsvakken.

De hoofdvraag waarmee wij dit deel van ons onderzoek begonnen zijn was deze:

"In hoeverre wordt het gedrag van een scholekster beïnvloed door veranderende dichtheden van soortgenoten?"

Verondersteld werd dat veranderingen in het gedrag (waaronder afgeleiden als 'opname.snelheid' e.d.) kunnen leiden tot een andere plaatskeuze. Scholeksters zouden bijvoorbeeld hun zoekgedrag optimaliseren door uit te wijken naar een gunstiger (lees: minder druk, voedselrijker wad) fourageergebied, als dichtheden inderdaad als een belemmerende factor zouden werken.

Hiervan afgeleid komen we tot de volgende vragen:

- * is de dichtheid van scholeksters van invloed op de prooi-keuze?
- * verandert de tijdsbesteding tijdens het fourageren?
- * verloop de detectie en het hanteren van prooidieren door scholeksters onder hoge dichtheden van soortgenoten moeizamer dan onder lagere?
- * hoe verandert de opnamesnelheid bij veranderende scholeksterdichtheden?

11.2. Methodische kwesties

11.2.1. Welke parameter is geschikt voor het meten van dichtheden?

Een eerste probleem bij het meten van dichtheden is het vinden van een voor scholeksters relevante parameter. Dichtheid gedefiniëerd als het aantal fouragerende scholeksters per 0.1 ha vakje heeft als nadeel dat het mogelijk is dat de dichtsbijzijnde scholekster op ca. 40 meter van de geprotokolleerde vogel zit, terwijl bijvoorbeeld ook een afstand van ca. 5 meter mogelijk is. Omgerekend naar hectaren zou de dichtheid in beide gevallen (10 x 2 vogels =) 20 scholeksters per hectare bedragen.

Als bruikbare dichtheidsmaat hebben we gekozen voor: de afstand tot de dichtsbijzijnde scholekster (afgekort: NN1, de 'nearest neighbour-distance').

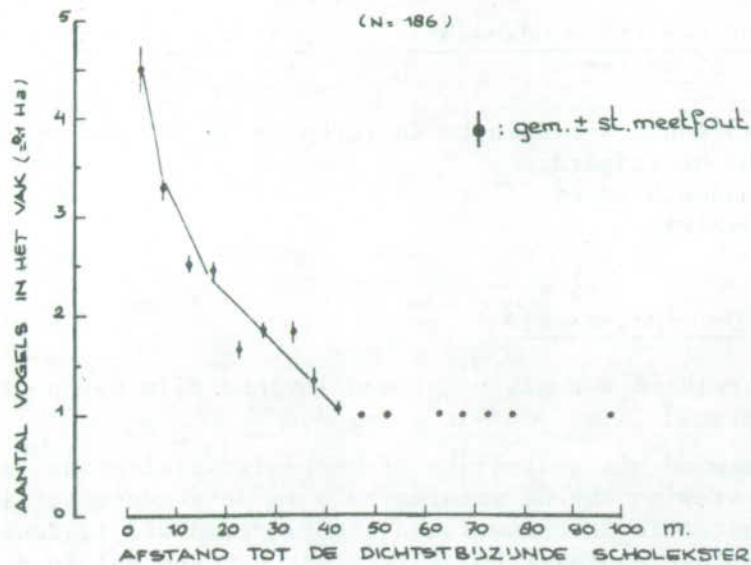
| | (S/0.1 ha) | | |
|-----|------------|------|-----|
| | r | p | n |
| NN1 | -.522 | .001 | 101 |
| NN2 | -.422 | .001 | 60 |
| NN3 | -.487 | .001 | 59 |

In tabel 11.1. staat de correlatie en de kans (p) op een onbetrouwbare interpretatie van NN1 als verklaring voor de dichtheid per hectare vermeld. Ook vermeld zijn de correlatie en de onbetrouwbaarheidskansen voor NN2: de afstand tot de tweede buur, en NN3: de afstand tot de derde buur. De maten NN2 en NN3 zijn tijdens het waarnemen echter minder consequent genoteerd. NN1 blijkt niet alleen het vaakst genoteerd te zijn, maar ook de hoogste betrouwbaarheid op te leveren.

Van diverse geconstrueerde lijnen blijkt de rechte:

$$y = 3.1146079 - 0.44051934 / \text{NN1}$$

in het traject van 10 tot 40 meter de beste beschrijving van de relatie tussen NN1 en de dichtheid te geven. Correcties zijn echter nodig bij $\text{NN1} < 10$ meter, en bij $\text{NN1} \geq 40$ meter als de dichtsbijzijnde scholekster per definitie niet meer in hetzelfde 0.1 ha vakje zit.



Figuur 11.1. Het verband tussen het aantal vogels in het vak en de afstand tot de dichtstbijzijnde buur.

De dichtheid van scholeksters is dus in ons onderzoek gedefiniëerd als:

| | | |
|--|-----|-----------------------|
| < 5 scholeksters per ha | als | $NN1 \geq 40$ m; |
| $y = 3.1146079 \cdot 0.44051934 (NN1)$ | als | $10 \leq NN1 < 40$ m; |
| ≥ 35 scholeksters per ha | als | $NN1 < 10$ m. |

Waar het de duidelijkheid ten goede komt zijn de grafieken voorzien van twee ordinaten: één as geeft de afstand tot de dichtstbijzijnde scholekster weer (aangegeven als NN1), de andere as geeft de dichtheid in de vorm van het aantal scholeksters per hectare aan (aangegeven als S/ha).

11.2.2. Dichtheid tijdens fourageren

De scholekster dichtheid tijdens het protokolleren was gemiddeld 21.07 vogels per ha (\pm st.dev: 6.61). Dit is aanmerkelijk hoger dan de gemiddelde dichtheid tijdens teldagen. Deze is 6.76 vogels per ha (\pm st.dev: 3.13). Dit verschil moet als volgt opgevat worden: Gaan we er vanuit dat dat het geprotocolleerde dier voor één vogel bijdraagt aan de dichtheid per 0.1 ha vakje (dus 10 bijdraagt aan de dichtheid per ha), dan wordt maximaal 16.76 als dichtheid per ha verklaard door de gemiddelde dichtheid op teldagen. De gemiddelde dichtheid tijdens het protokolleren was echter 1.26 x hoger. Hieruit blijkt dat onze waarnemingen voornamelijk gedaan zijn in de iets dichter bevolkte delen van ons 146-vakjes systeem.

11.3. Invloed van windsnelheid en substraat op de afstand tussen scholeksters

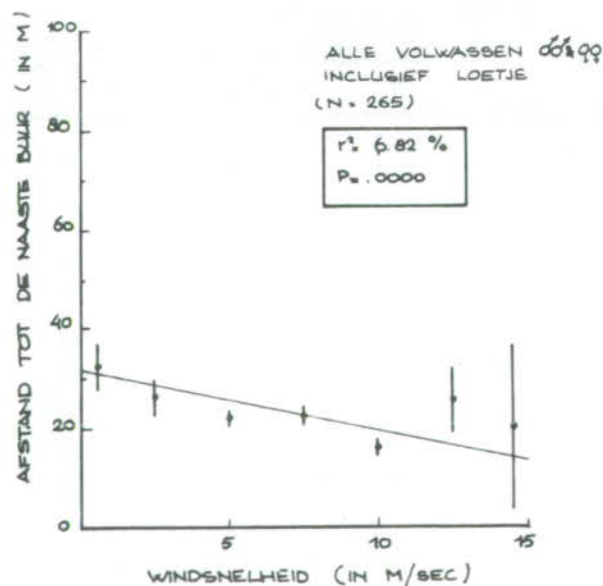
Van de volgende a-biotische factoren is de invloed op de gekozen parameter NN1 bestudeerd:

- de windsnelheid en
- het substraat.

11.3.1. De windsnelheid

De windsnelheid kan als volgt van invloed zijn op de afstand tussen scholeksters:

- Sterke wind uit westelijke of noordelijke richting leidt doorgaans tot opstuwing van de watermassa's in de Waddenzee. Hierdoor is in zo'n situatie de hoeveelheid blootliggend wad tijdens laag water geringer. Het aantal scholeksters per hectare zal in de overige hoger gelegen delen van de Waddenzee hoger zijn; zo ook in de landaanwinning. Omgekeerd heeft sterke wind uit oostelijke of zuidelijke richting tot gevolg dat laag gelegen delen van de Waddenzee langer dan gebruikelijk voor scholeksters beschikbaar zijn.
- Sterke wind verhoogt de energiebehoefte van wadvogels aanzienlijk (Evans, 1976). Fouragerende vogels zullen ter compensatie meer moeten eten en minder tijd besteden aan overige activiteiten waaronder mogelijk ook agressief of ander agonistisch gedrag.



Figuur 11.2. Het verband tussen de scholeksterdichtheid en de windsnelheid.

Tussen de NN1 en de windsnelheid blijkt inderdaad een significant negatief verband te bestaan. Daarom is er voor gekozen alleen de waarnemingen bij lage of middelmatige windsnelheden (V wind ≤ 10 meter per seconde) in het onderzoek te betrekken.

11.3.2. Het substraat

In ons onderzoeksgebied hebben de scholeksters met twee soorten substraat te maken. In de eerste en belangrijkste plaats is daar het substraat van de eigenlijke landaanwinning, bestaande uit al dan niet slibrijk zand. Daarnaast hielden enkele scholeksters zich tijdens het voedselzoeken voor kortere of langere tijd op op de mosselrijke dammetjes van de verwaarloosde landaanwinning.

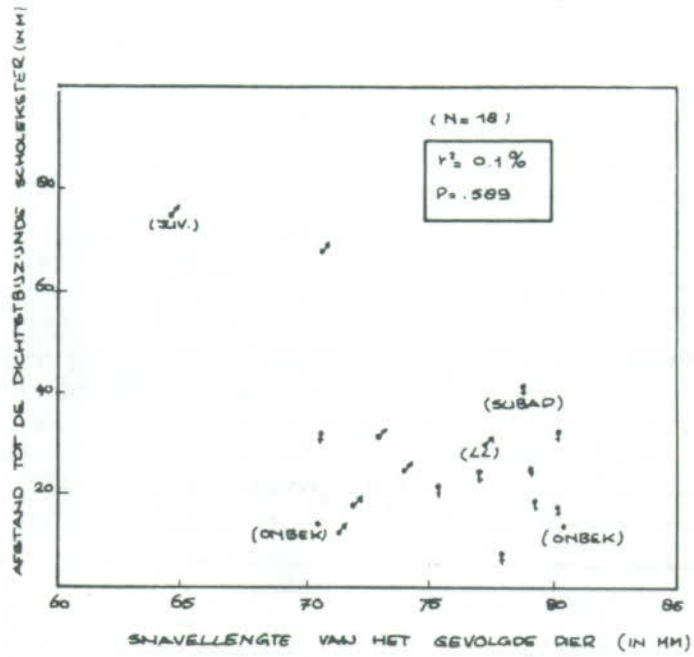
Tabel 11.2. De gemiddelde afstand tot de dichtsbijzijnde vogel.
P= kans op onbetrouwbare interpretatie bij een tweezijdige toetsing.

| | gemiddelde afstand | standaard meetfout | P | n |
|-----------------------|--------------------|--------------------|------|-----|
| oo dammen | 20.85 | 4.138 | .967 | 13 |
| ++ landaanwinning | 20.67 | 1.386 | | 109 |
| ♂♂ dammen | 63.75 | 7.566 | .000 | 12 |
| ♂♂ landaanwinning | 21.72 | 1.809 | | 93 |
| Loetje dammen | 29.41 | 4.650 | .004 | 32 |
| Loetje landaanwinning | 27.68 | 2.193 | | 60 |

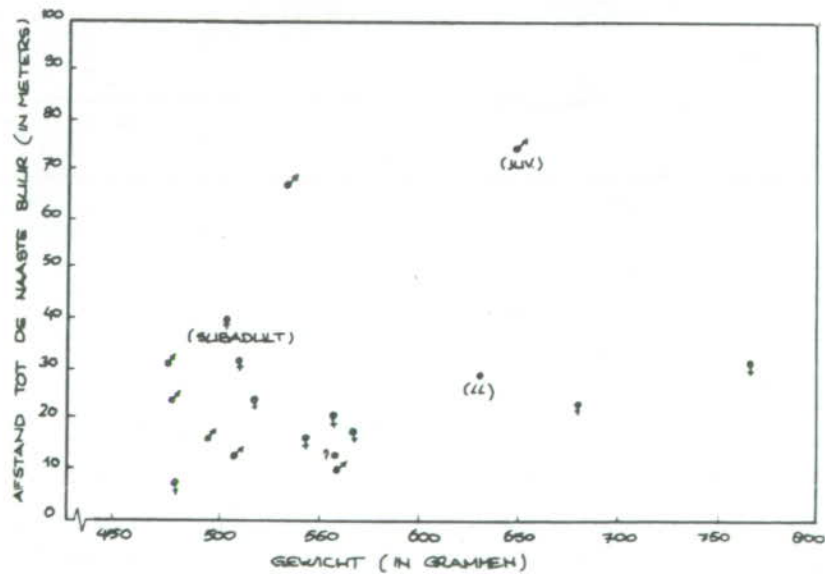
Dat de genoemde keuzemogelijkheid tussen de twee substraten aanleiding geeft tot verschillende afstanden tussen scholeksters blijkt duidelijk uit tabel 11.2. Zij blijkt voor manlijke scholeksters wel op te treden, voor vrouwelijke niet. Desalniettemin hebben we voor beide categorieën onderscheid gemaakt tussen het voedselzoeken op de dammetjes buiten.

11.3.3. Invloed van biotische factoren op de afstand tussen scholeksters

Onderzocht is welke met het gevolgde dier verbonden factoren van invloed zijn op de afstand ten opzichte van de naaste buur. Snavellengte en gewicht van het gevolgde dier blijken geen meetbare invloed op de afstand ten opzichte van de naaste buur te hebben. Leeftijd is een factor die mogelijk van invloed is. Echter: in ons geval zijn bijna uitsluitend volwassen dieren waargenomen. In dit onderzoek is bij voorbaat onderscheid gemaakt naar sexe. Alhoewel een verschil in NN1 tussen oo en ♂♂ niet significant is moeten we toch rekening houden met verschillen in de afstand tussen scholeksters als gevolg van sexe-gebonden eigenschappen.

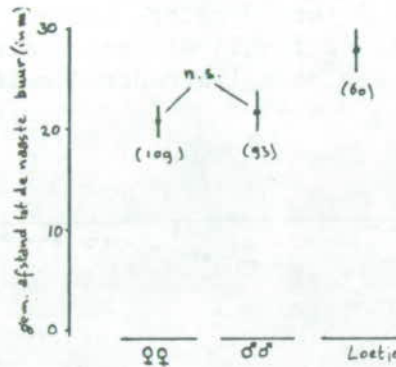


Figuur 11.3. Verband tussen de scholeksterdichtheid en de snavellengte van de geprotocolleerde vogel (niet significant).

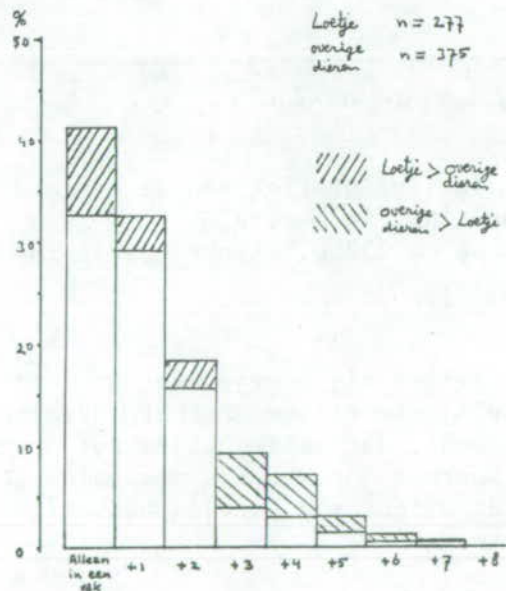


Figuur 11.4. Het verband tussen het gewicht van het geprotocolleerde dier en de afstand tot de naaste buur (niet significant).

Zoals elders in dit verslag aangetoond wordt, besteden manlijke schol-
 eksters aanzienlijk meer tijd aan agressieve handelingen dan vrouwe-
 lijke. Beter ware geweest onderscheid naar sexe aan te vullen met een
 onderscheid naar dominantie. Helaas waren we daar ten tijde van het
 uitwerken van deze gegevens nog niet in staat.



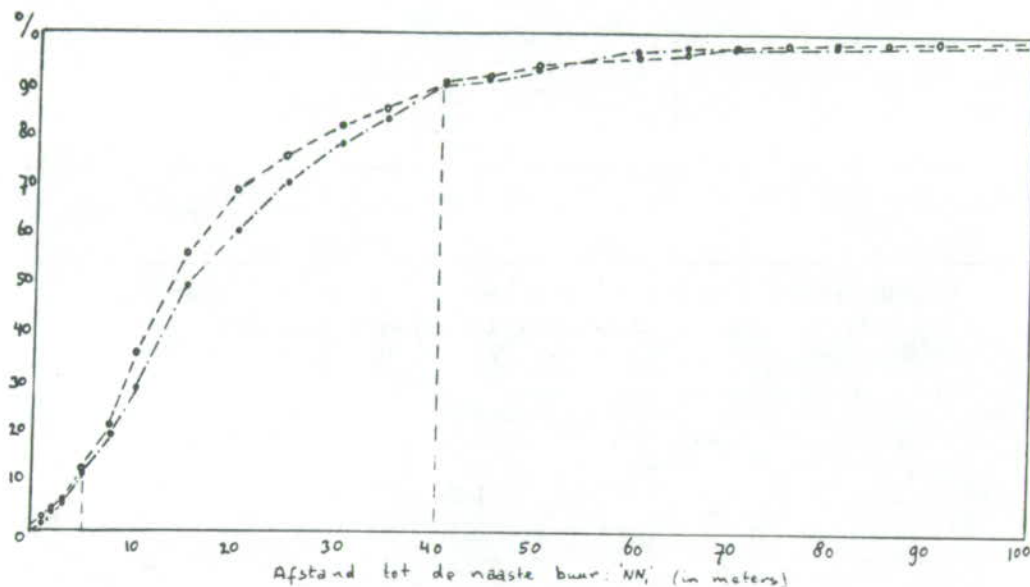
Figuur 11.5. Gemiddelde afstand tot de naaste buur voor beide sexen apart, en voor Loetje.



Figuur 11.6. Aantal vogels in hetzelfde vak.

Een uitzonderlijk dominant dier is gedurende het onderzoek apart bestudeerd: de vogel GW 212 6 (Linke Loetje). Figuur 11.6. laat zien dat de dominantie van Loetje gepaard ging met een grotere NN1, hier uitgedrukt als het aantal vogels in hetzelfde vak.

Uit figuur 11.7. blijkt dat deze vergrootte afstand vooral betrekking heeft op het traject van 5 tot 40 meter, Dat een positief effect op de NN1 niet geconstateerd is bij afstanden minder dan 5 meter kan niet geweten worden aan een hoge 'intruder density' (Myers, Connors, Pitelka, 19).



Figuur 11.7. Cumulatieve grafiek van de afstand tot de naaste buur: 'NN' in meters.
 ●—● GW 212 6, Linke Loetje ; ○—○ overige vogels.

Zeer hoge dichtheden leiden bij Loetje niet tot een afnemende agressie-duur. Zij is vermoedelijk te wijten aan het gezelschap van een ongeringd ♂ (Doortje genoemd), dat meestentijds tot op minder dan 1 meter getolereerd werd en waarmee door Loetje meermalen gecopuleerd werd. Een ondergrens van het effect van Loetjes aanwezigheid kan derhalve niet zonder meer gesteld worden.

11.3.4. (overige) clausules

In dit hoofdstuk is aldus met de volgende factoren rekening gehouden:

- * stormdagen zijn niet meegeteld;
- * de dammen en de landaanwinningsvakken zijn waar nodig gescheiden behandeld;
- * er is onderscheid gemaakt tussen:
 - ** volwassen vrouwelijke dieren
 - ** volwassen manlijke dieren

Bij het uitwerken van de gegevens is - waar dit noodzakelijk geacht werd - verder rekening gehouden met de volgende clausules:

(per vijf minuten periode)

- * de bezoektijd in het vak ≥ 60 sec.;
- * geen langdurige poets- en/of slaappauzes
(% tijd besteed aan poetsen en/of slapen ≤ 50 sec.);
- * geen agressie handelingen;
- * geen verstoring;
- * geen onderbroken waarneming; en
- * tijd besteed aan vliegen = 0 seconden.

11.4. Prooikeuze en dichtheid

Voor de verspreiding van scholeksters over het waddengebied is ondermeer van belang de prooikeuze die de vogels maken. Is deze wellicht mede afhankelijk van de dichtheid van fouragerende scholeksters?

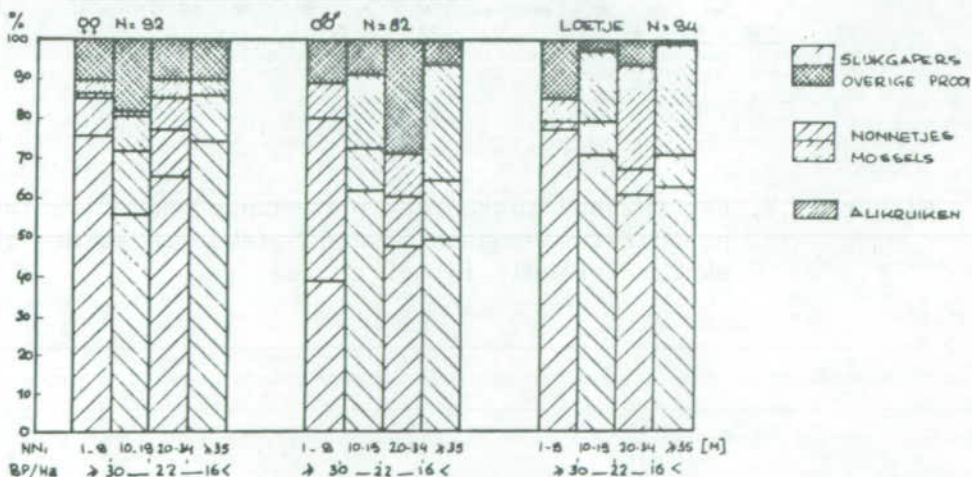
Goss-Custard (1981) geeft enkel dichtheidsinvloeden die op het fourageren mogelijk van invloed zouden zijn:

- uitputting van het prooiaanbod;
- verminderde bereikbaarheid door wegkruipen van de prooien;
- betere bereikbaarheid door agitatie van de prooi soort;
- toename van agonistische handelingen, ten koste van het fourageren;
- toename van kleptoparasitisme;
- verandering van de zoekstrategie c.q. van het zoekpad van de vogel;
- "overloop" naar ongunstiger gebieden.

Onder "prooikeuze" hebben wij hier het volgende verstaan:

- 1° het overschakelen op een andere prooi soort;
- 2° het overschakelen op een ander formaat van dezelfde prooi soort; en
- 3° het ter aanvulling of om andere redenen oppikken van zeer kleine prooien van het wadoppervlak.

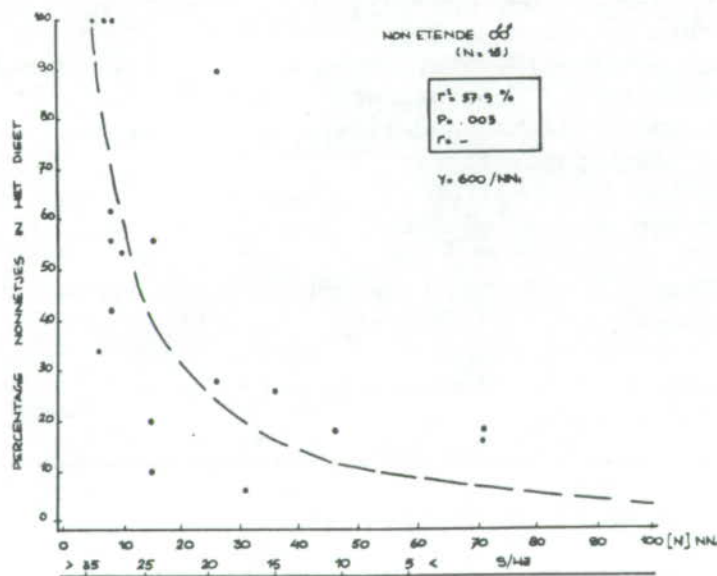
11.4.1. Verandering van prooi soort



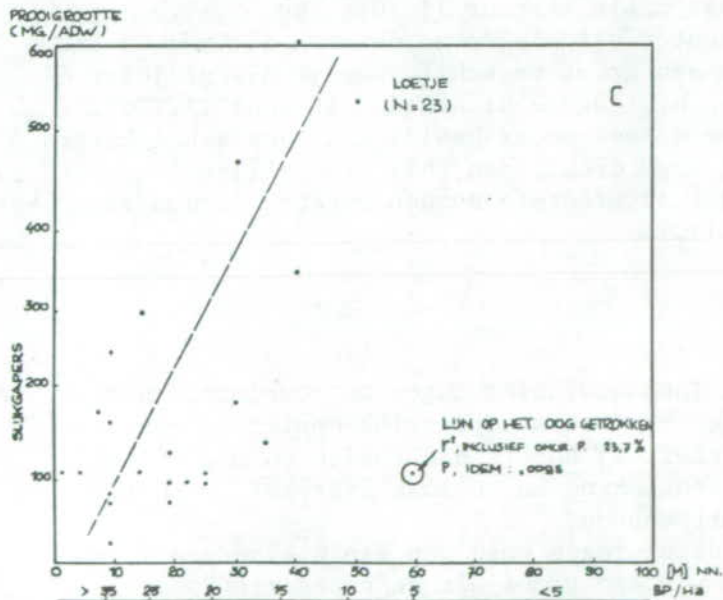
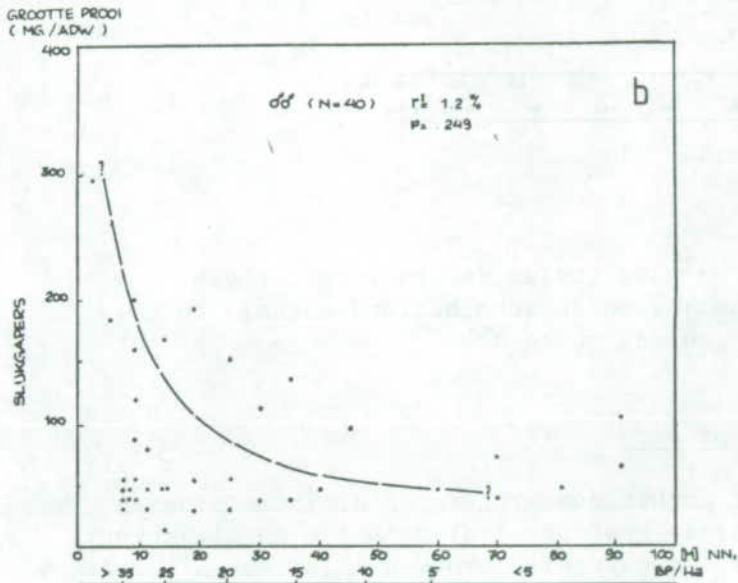
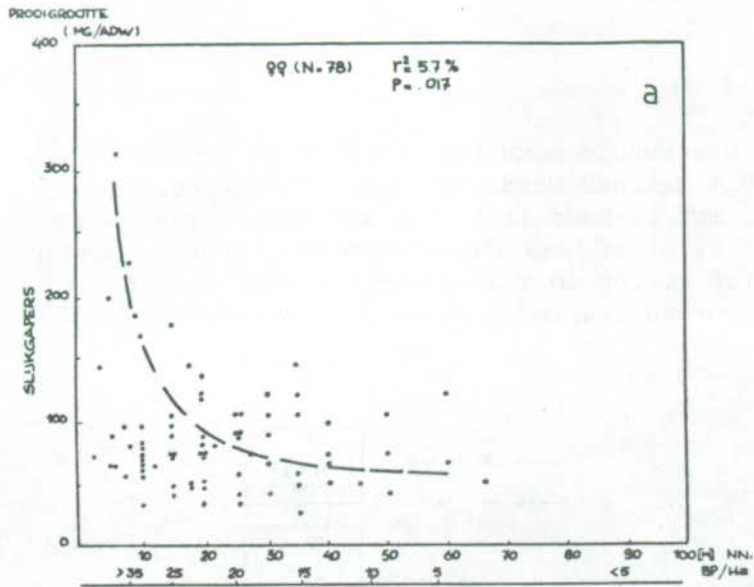
Figuur 11.8. Prooisamenstelling bij vier verschillende dichtheden; ♀♀; ♂♂; Loetje

In figuur 11.8. is in percentages het prooiaandeel voor de drie categorieën scholeksters weergegeven. In bijlage 11.4.1. zijn de correlaties, de verklaarde variantie en de kans op onbetrouwbare interpretatie samengevoegd. Duidelijk is dat in de meeste gevallen geen verband is met de dichtheid van de soortgenoten.

In het geval van Loetje lijkt een dergelijk verband te bestaan voor de prooien slijkgapers en mossels (significant op nivo $\leq 5\%$; redelijk verklaarde variantie). In beide gevallen moet echter een dichtheidsafhankelijke relatie vooralsnog afgewezen worden, vanwege de aanzienlijke spreiding der punten van vijf minuten periodes waarin ook met-terdaad slijkgapers en mossels werden geconsumeerd.



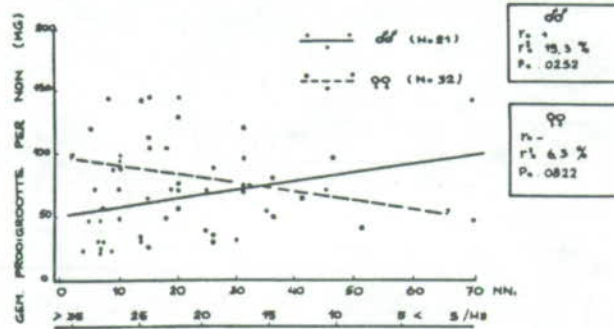
Figuur 11.9. Het verband tussen het percentage nonnetjes in het dieet van mannelijke scholeksters en de scholeksterdichtheid in het gebied



Figuur 11.10. Het verband tussen de prooigrootte van slijkgapers en de scholeksterdichtheid in het gebied

- a) 99
- b) 00, niet significant
- c) GW 212 5: Loetje

Anders ligt het voor het percentage nonnetjes dat door de overige mannetjes gegeten werd. Dit verband wordt het beste weergegeven door de kromme $y = 600 / (NN1)$. Het verband laat zien dat nonnetjesetende scholeksters doorgaans in relatief hoge dichtheden aangetroffen werden. Dat het ook hier niet persé om een door de dichtheid zelf veroorzaakt effect hoeft te gaan zal worden besproken in de discussie van deze paragraaf.



Figuur 11.11. Het verband tussen de prooigrootte van nonnetjes en de scholeksterdichtheid in het gebied; ♀♀ en ♂♂.

11.4.2. Grotere of kleine prooien

Of scholeksters bij hogere dichtheden grotere of kleinere prooien benutten is bekeken voor beide hoofdprooien: nonnetje en slijkgaper. Voor de categorie mannen en de categorie vrouwen lijkt het alsof de grootste slijkgapers gegeten worden onder de hoogst waargenomen dichtheden. Voor mannen is dit niet significant; voor vrouwen wel, echter met een lage verklaarde variantie (figuur 11.10.a. en 11.10.b.). Wanneer deze resultaten echter vergeleken worden met die van GW 212 6 ('Linke Loetje'), zien we een groot verschil. Loetje pleegt juist de grootste prooien te vinden bij lagere dichtheden (figuur 11.10.c.). Bij het nonnetje zien we een heel ander beeld. Manlijke scholeksters vinden grotere nonnen bij lage dichtheden; bij vrouwelijke scholeksters is er juist een tendens dat de grootste nonnen gegeten worden onder hoge dichtheden (figuur 11.11.).

11.4.3. Kleinste prooien

Tijdens ons verblijf in de landaanwinning zagen we regelmatig hoe scholeksters zeer kleine prooien van het wadoppervlak oppikten. Manifesteert deze gewoonte zich meer bij hogere dichtheden en mag zij wellicht opgevat worden als een teken van ongemak (stress), veroorzaakt door de nabijheid van soortgenoten?

Bij het beantwoorden van deze vragen werd van een kleine prooi gesproken als er sprake was van een prooi uit de categorie "overige

prooi-soorten", met een hantestijd van minder dan zes seconden.

Uit het onderzoek bleek nu, dat er geen reden is om aan te nemen dat scholeksters in situaties met hogere dichtheden vaker zeer kleine prooien van het oppervlak oppikken dan elders.

Tabel 11.3. Het verband tussen het oppikken van zee kleine prooien en de scholeksterdichtheid in het gebied. LL=Linke Loetje.

| | r | r ² | P | n |
|----------|---|----------------|-------|----|
| oo | - | 0.1% | .4370 | 25 |
| ++ ♂♂ | - | 0.4% | .2125 | 17 |
| LL | + | 0.1% | .4670 | 13 |

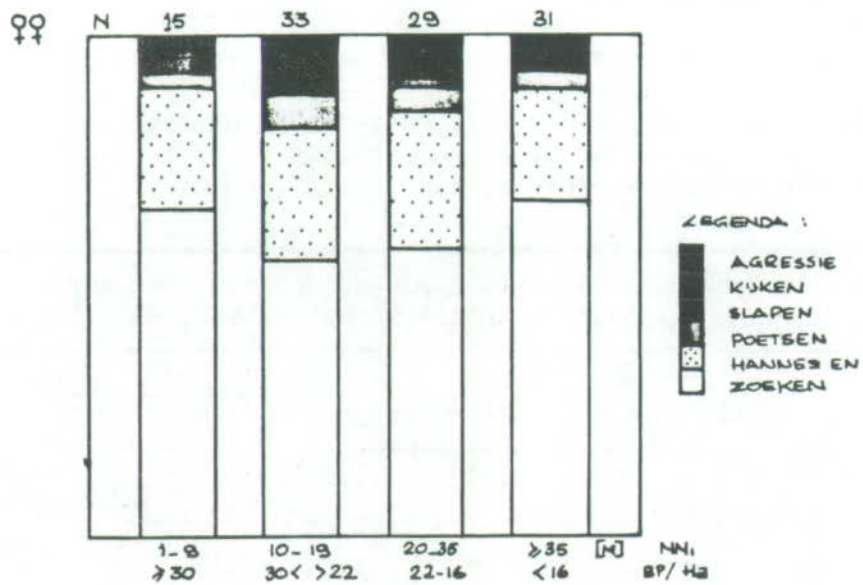
11.5. Discussie

Het hogere percentage nonnetjes in het dieet van non-etende mannetjes en het vinden van grotere prooien (nonnetjes door vrouwelijke, slijkgapers door vrouwelijke én manlijke dieren) kan ook, en wellicht beter verklaard worden door aan te nemen dat er een concentratie van weinig agressieve dieren is waargenomen op rijkere delen van de landaanwinning. Een aanwijzing dat dit verschijnsel inderdaad iets met dominantie te maken heeft krijgen we ook uit figuur 11.10.c. , waaruit blijkt dat een sterk dominant dier als Loetje juist gebaat is bij lager dichtheden van scholeksters.

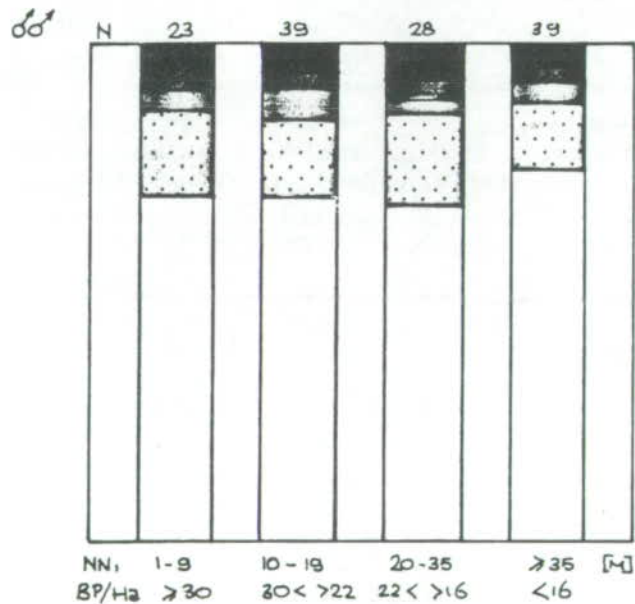
Bij alle overige prooi-soorten is verder geen verband met dichtheid aan te tonen. We moeten dus concluderen dat een veranderde prooi-keuze onder invloed van veranderende scholeksterdichtheden niet aan de orde was.

11.6. Tijdsbesteding tijdens fourageren

In deze paragraaf zal de tijdsbesteding tijdens het fourageren worden besproken. Perioden van poetsen en slapen langer dan de helft van de betreffende 5-minutenperiode zijn daarbij niet als fourageertijd meegeteld.



Figuur 11.12.a. Tijdsbesteding tijdens het fourageren (landaanwinning)



Figuur 11.12.b. Tijdsbesteding tijdens het fourageren in de landaanwinning; ♂♂ m.u.v. Loetje.

Voor de landaanwinning geldt dat er noch voor manlijke, noch voor vrouwelijke scholeksters, noch voor Loetje sprake is van dramatische verschillen in de tijdsbesteding met betrekking tot lage of hoge dichtheden van scholeksters. Alleen voor de vogel Loetje kan er een negatieve tendens geconstateerd worden: bij hogere dichtheden wordt minder tijd besteed aan fourageren.

Bezien we de gegevens meer in detail, dan zien we dat de tijd besteed aan "zuiver zoeken" (dat is zoeken zonder de hannestijd en zonder de poets- en kijktijd mee te rekenen) voor mannen én vrouwen terug loopt als de scholekster dichtheid toeneemt. Bij vrouwen neemt bovendien de tijd besteed aan het hanteren van de prooi (hannespercentage) toe. Hier staat echter tegenover dat vrouwelijke scholeksters een lichte tendens vertonen (niet significant: $P = 0.0604$, $n=79$) om meer prooien te vinden bij hoger dichtheden. Het lijkt er dus op dat met name het hanteren van de prooi bij hogere dichtheden méér tijd kost. Maar ook hier is het niet uit te sluiten dat het om een concentratie een weinig agressieve dieren gaat op een rijker deel van de landaanwinning. De langere hannestijd moet dan geweten worden aan het verorberen van grotere prooien.

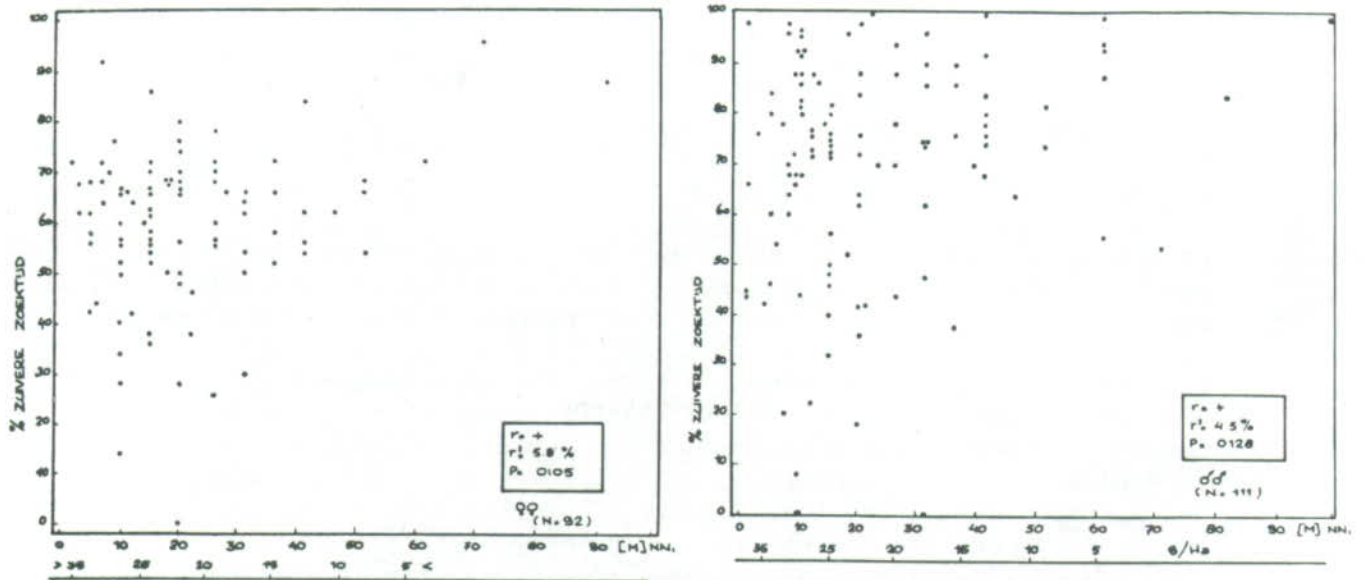
Een heel ander beeld vinden we bij de vogel Loetje: in de landaanwinning neemt het percentage tijd besteed aan het hanteren van de prooi juist af als de dichtheid toeneemt (significant: $P = .029$, $r^2 = .023$, maar met een geringe verklaarde variantie). Een afname van het aantal gevonden prooien kan echter niet als verklaring hiervoor dienen, zoals tabel 11.4. laat zien:

Tabel 11.4. Het verband tussen het totaal aantal gevonden prooien en de scholekster dichtheid; GW 212 6 (Loetje).

| | |
|-----------------|---------------|
| $r^2 = 0.00079$ | $P = 0.39775$ |
|-----------------|---------------|

Wel is het zinvol om hier in herinnering te brengen dat de vogel Loetje bij hogere dichtheden gemiddeld iets kleinere prooien verorbert. Op de dammetje, waar voornamelijk naar mossels gezocht wordt geldt hetzelfde in extremere vorm. Loetje pleegt hier minder te fourageren, voornamelijk als gevolg van minder tijd besteed aan het hanteren van de prooien. De tijd besteed aan agressieve handelingen neemt juist toe bij hogere dichtheden.

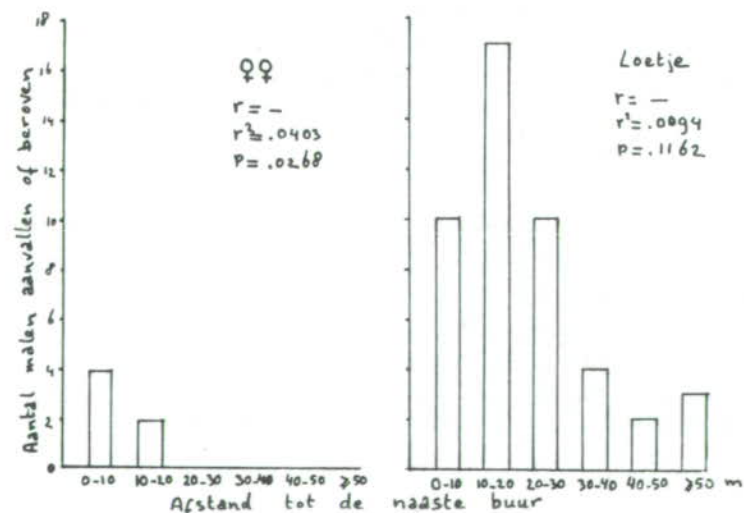
Bij geen van de drie categorieën scholeksters is er tijdens het fourageren sprake van veranderingen in het percentage tijd besteed aan poetsen, slapen dan wel kijken. Het is overigens niet goed uit te maken op basis van het beschikbare materiaal of deze kleinere prooien "onderaards gegeten prooien" zijn en/of de situatie zich voorgedaan heeft dat Loetje genoeg genomen heeft met het minder uit prooien van dezelfde grootte. Ook op deze wijze is te verklaren dat prooien "kleiner" gedeclareerd zijn en de tijd van het hanteren "korter".



Figuur 11.13. Het verband tussen het percentage "zuivere zoektijd", d.w.z. het percentage fourageertijd zonder de hannestijd en zonder de poets- en kijktijd, en de dichtheid van scholeksters in het gebied.

Ook lijkt er weinig verband te bestaan tussen de scholekster dichtheid en de agressieduur. Voor manlijke vogels is dat statistisch gezien vrijwel uitgesloten, voor vrouwelijke vogels lijkt zo'n verband tussen "nijd2" (toelopen of beroven) door een zeer gering aantal waarnemingen nogal aan twijfel onderhevig.

Wel is duidelijk dat vrouwelijke scholeksters (binnen onze waarnemingen) hun aanvallen beperken tot maximaal 20 meter, terwijl bijvoorbeeld een dominant dier als Loetje over alle afstanden toeloopt.

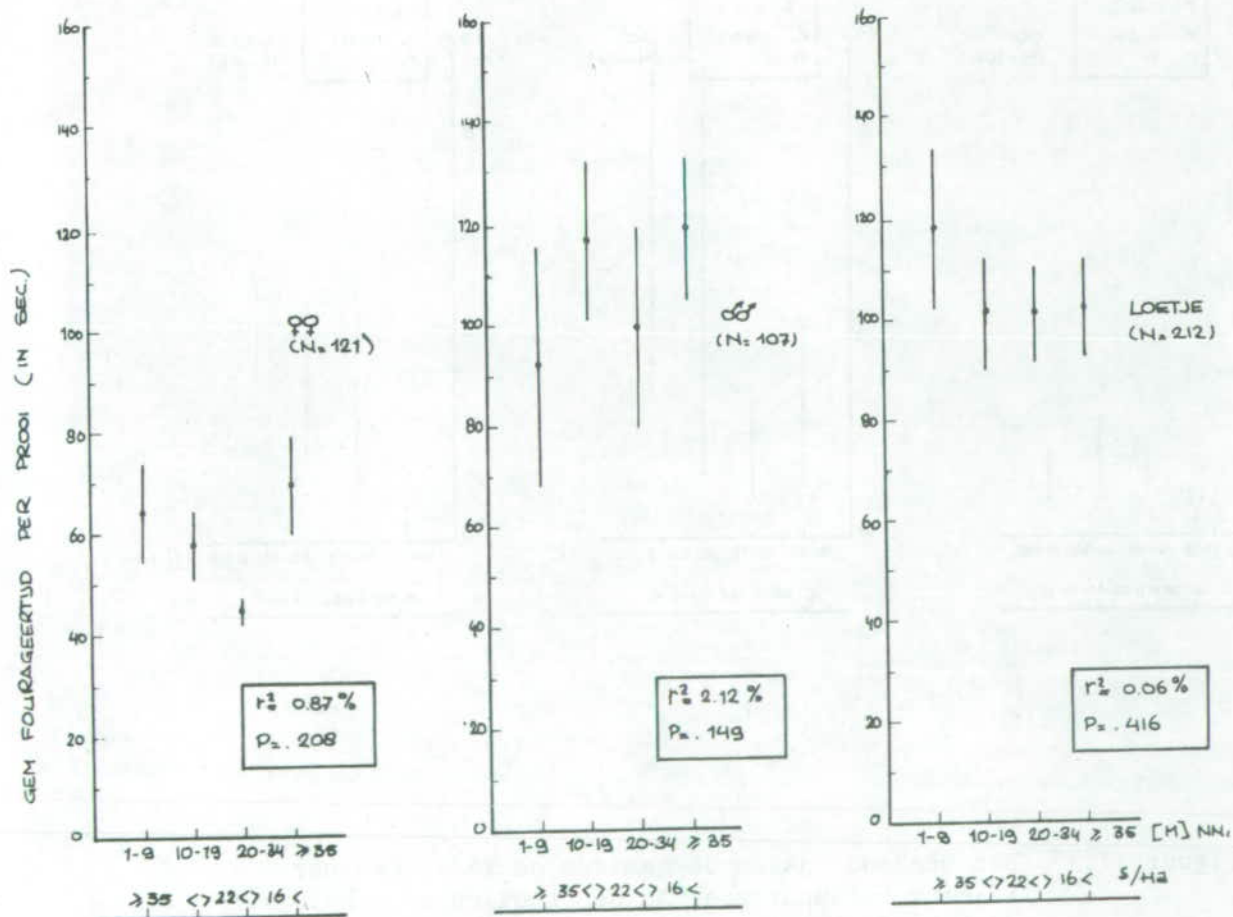


Figuur 11.14. Het verband tussen agressie en scholekster dichtheid: aanvallen en beroven. ♀♀ en Loetje.

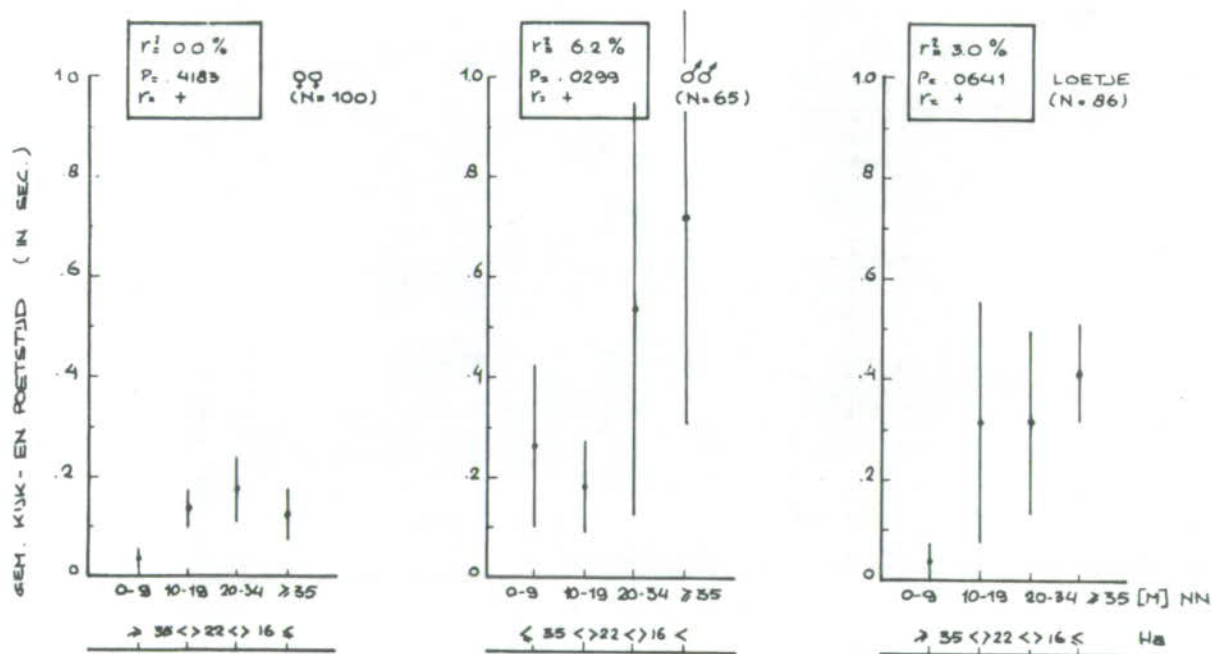
11.7. Detectoren en hanteren van de prooi

Er zijn diverse storende factoren te bedenken die van invloed zouden kunnen zijn op het vinden en hanteren van de prooi en die het gevolg zijn van hogere dichtheden.

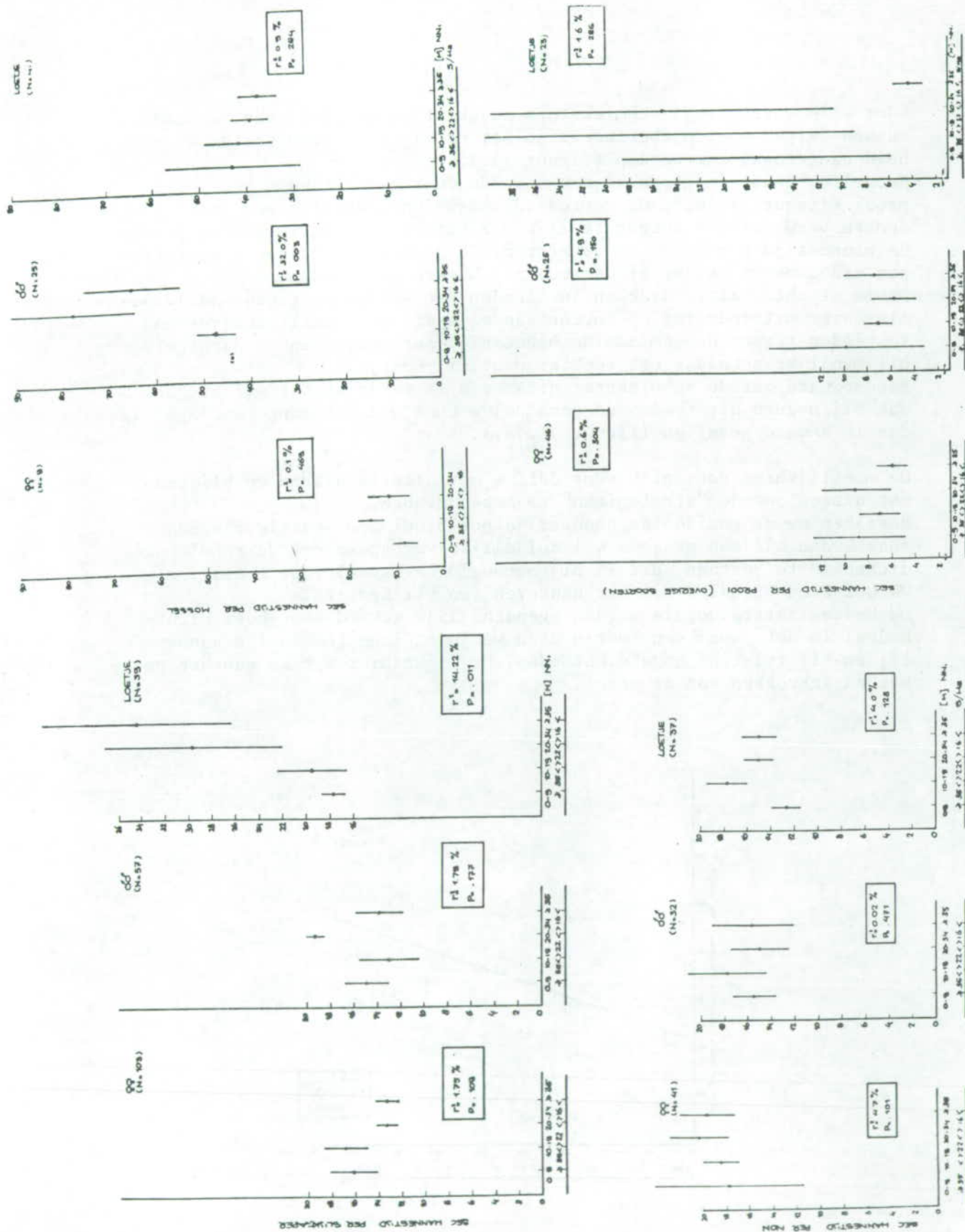
Zo zouden problemen bij het vinden van de prooi kunnen leiden tot een langere gemiddelde fourageertijd per prooi (tijd nodig voor het zoeken en hanteren). Anderzijds kan storing bij het hanteren van de prooi bijvoorbeeld leiden tot een verlenging van de hannestijd (tijd besteed aan het openmaken en leegeten van de prooi) tot gevolg hebben. Dit zou op haar beurt weer het gevolg kunnen zijn van méér anders gemotiveerde handelingen als kijken en poetsen tijdens het hannesen.



Figuur 11.15. Het verband tussen de gemiddelde fourageertijd per prooi (alle soorten) en de scholekster dichtheid in het gebied.



Figuur 11.17. Het verband tussen de gemiddelde kijk- en poetstijd tijdens het hanteren van de prooi en de scholekster dichtheid in het gebied.



Figuur 10.16. Het verband tussen de hannestijd en de scholieksterdichtheid in het gebied voor diverse prooien

Voor alle categorieën scholeksters nu geldt echter dat geen verband tussen de gemiddelde fourageertijd per prooi en de scholekster dichtheid aangetoond kan worden (figuur 11.15.).

Hetzelfde geldt in grote lijnen voor de duur van het hannesen per prooi (figuur 11.16.). De gemiddelde kijk- en poetstijd per prooi blijkt een te verwaarlozen factor te zijn als het er om gaat veranderingen in de hannestijd per prooi te verklaren. De gemiddelde kijk- en poetstijd per prooi neemt eerder af dan toe bij hogere dichtheden.

Ze is slechts uit te drukken in tienden van seconden (figuur 11.17.).

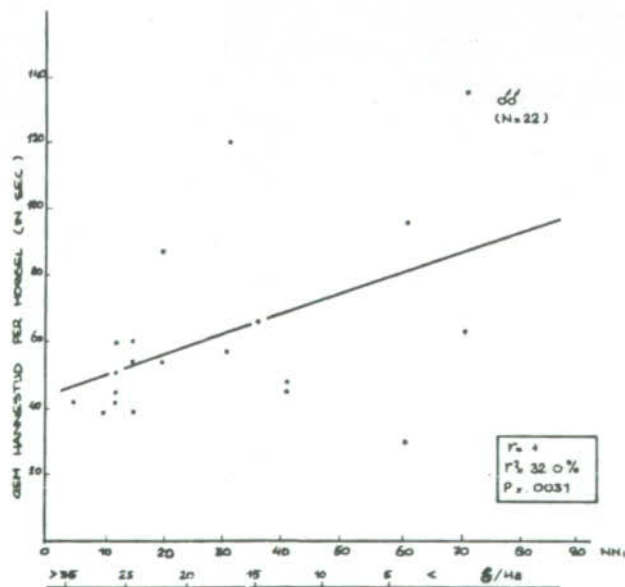
Als enige uitzondering op bovenstaande is er een significant verband te vinden tussen de gemiddelde hannestijd per mossel en de dichtheid bij manlijke scholeksters (echter niet bij Loetje).

Het verband met de scholekster dichtheid is negatief, dat wil zeggen dat bij hogere dichtheden de gemiddelde duur van het hanteren lager is dan in andere gevallen (figuur 11.18.).

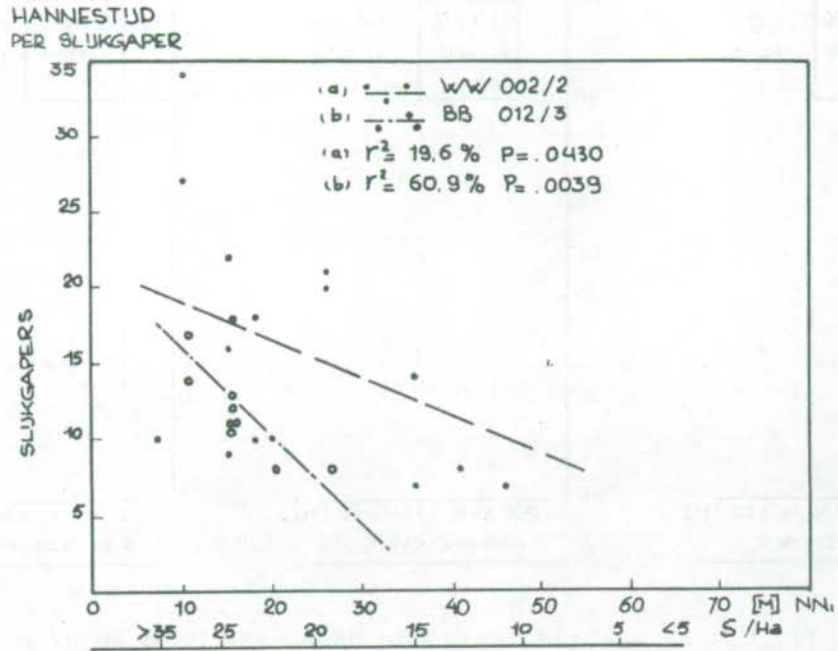
De moeilijkheid doet zich voor dat we met diverse dieren en blijkbaar met uiteenlopende "strategieën" te maken hebben.

Bekijken we de gemiddelde hannestijd per prooi voor enkele dieren apart, dan blijken er soms wel duidelijke verbanden met de scholekster dichtheid te bestaan. Dit is bijvoorbeeld het geval voor Loetje, WW 002 2 en BB 012 3 bij het hanteren van slijkgapers.

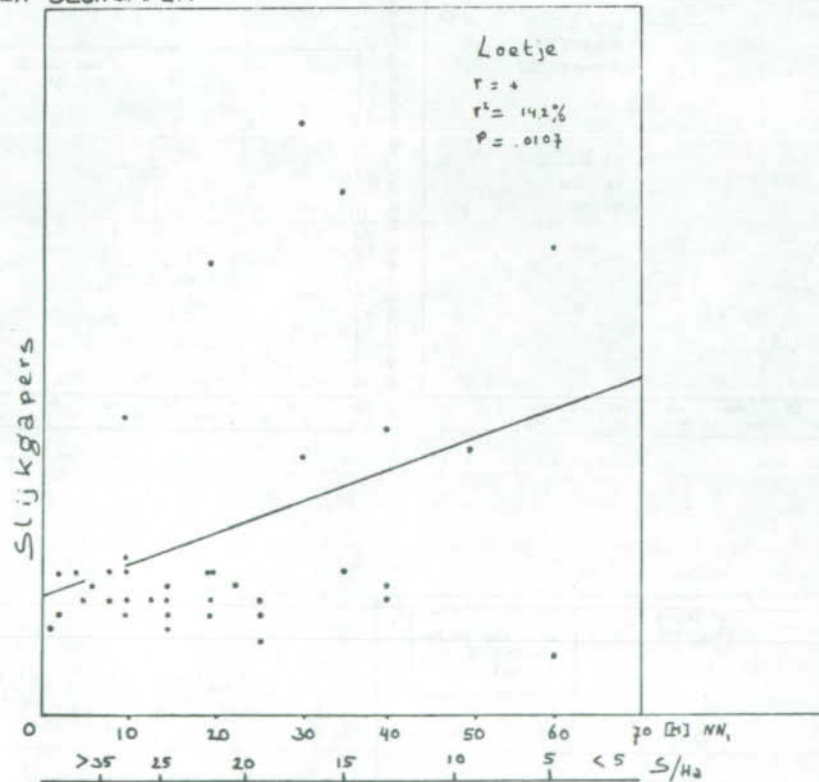
De beide laatste vogels worden ogenschijnlijk geremd door hoge dichtheden; In het geval van Loetje zien we juist lage gemiddelde hannes-tijden bij relatief hoge dichtheden. Er lijkt hier sprake van het naar binnen schrokken van de prooi.



Figuur 11.18. Het verband tussen de gemiddelde hannestijd per mossel en de scholekster dichtheid; ♂♂.

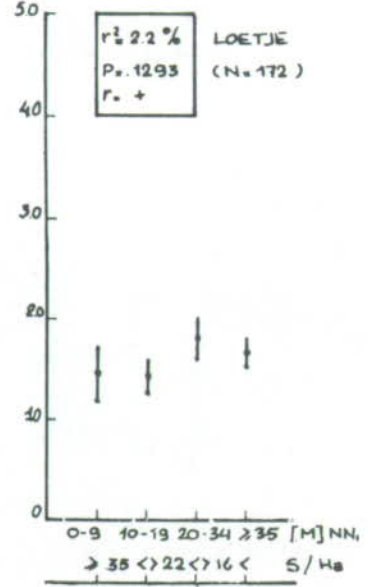
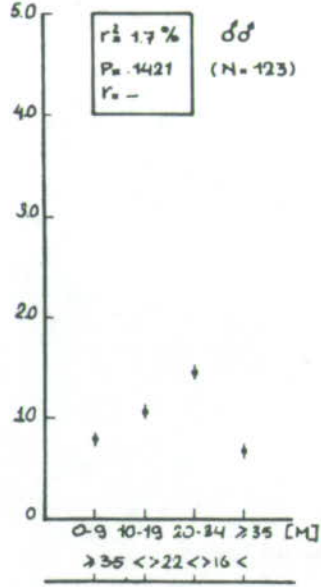
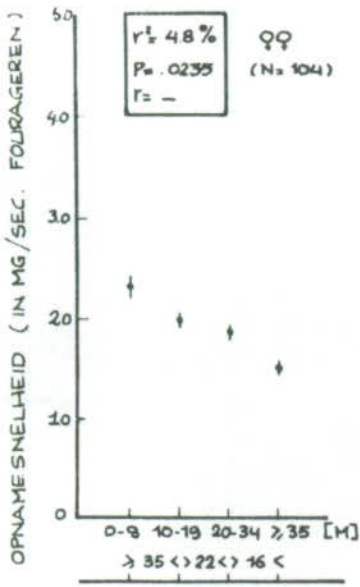


Figuur 11.19. Verband tussen de hannestijd per slijk-
 HANNESTIJ gaper en de scholekster dichtheid voor
 PER SLIJKGAPER twee individuele scholeksters.

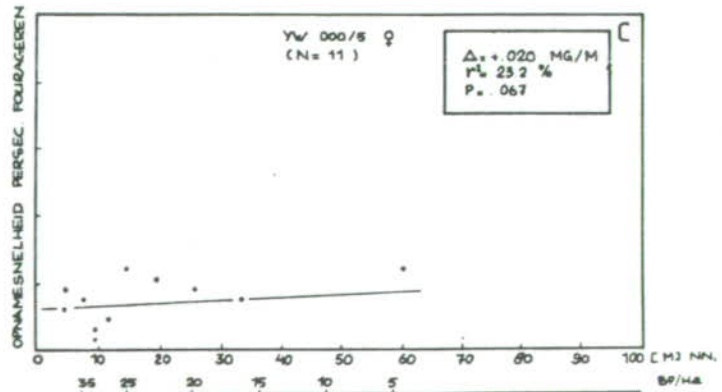
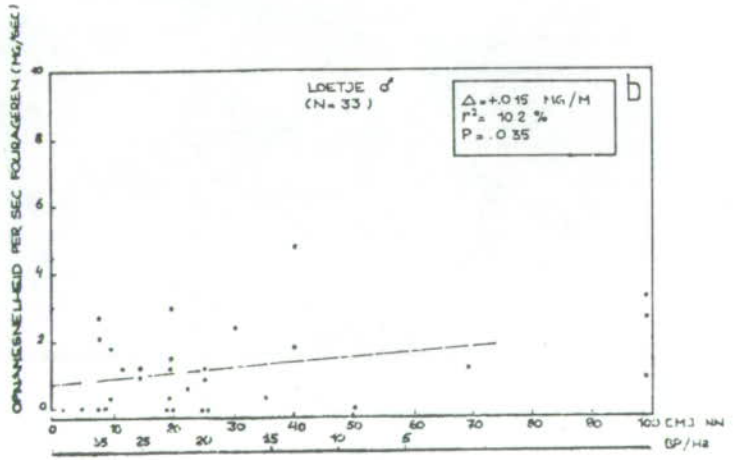
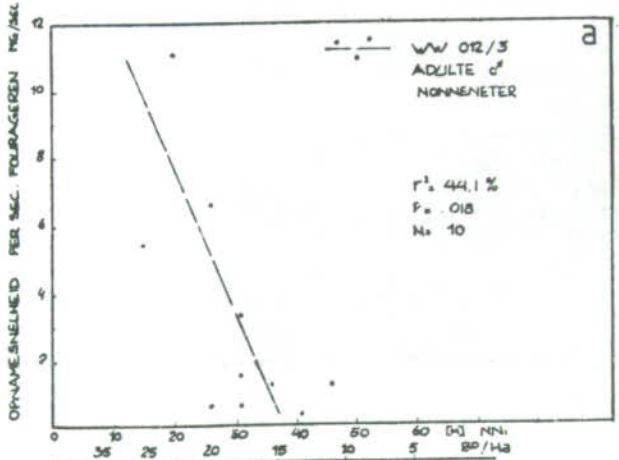


Figuur 11.19.b. Idem voor Loetje.

WAD

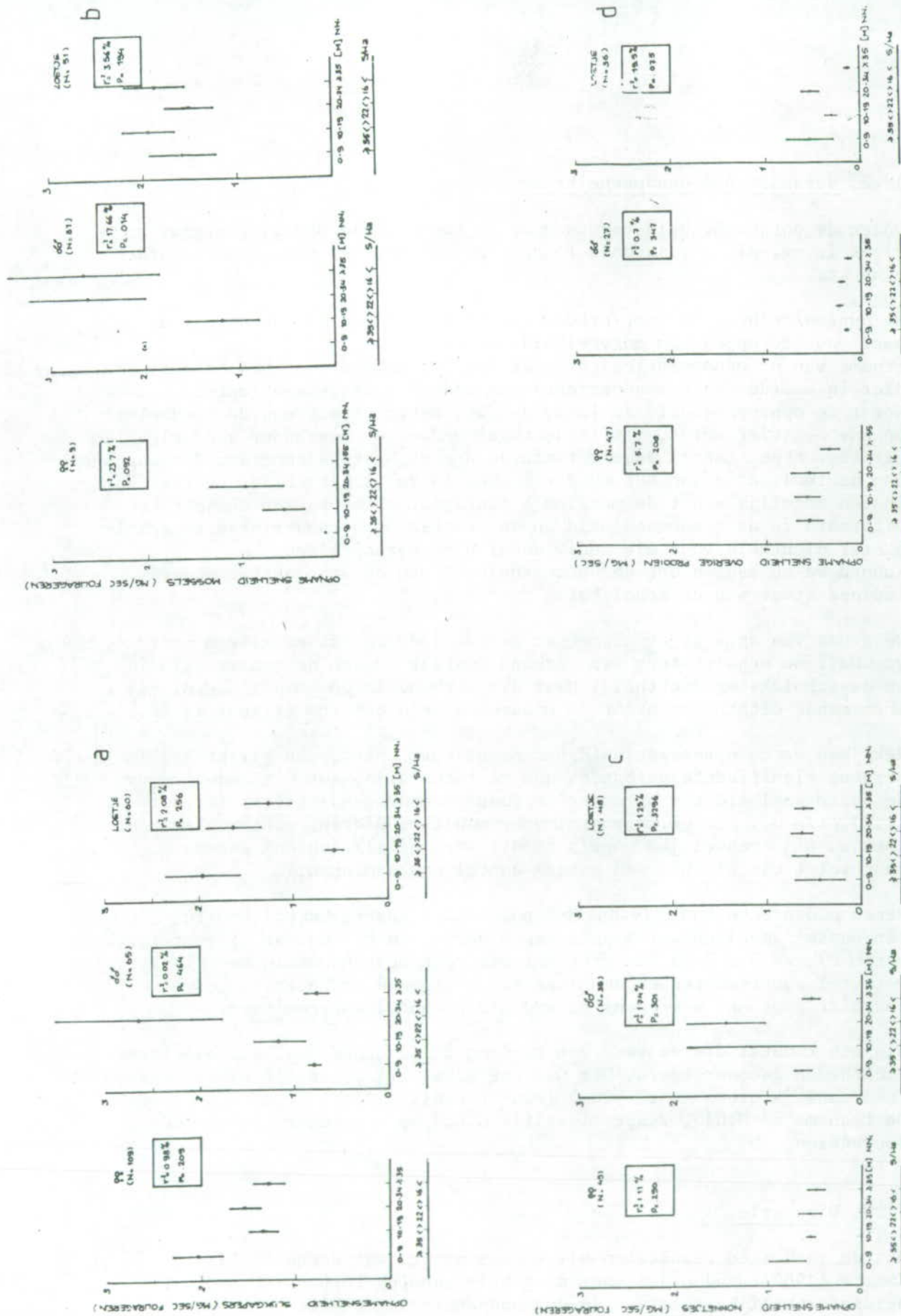


Figuur 11.20. Het verband tussen de opnamesnelheid en de scholeksterdichtheid



Figuur 11.22. idem als figuur 11.20, voor drie afzonderlijke vogels

- a) op het wad
- b) en c) op de mosseldammen



Figuur 11.21. Het verband tussen de opnamesnelheid bij diverse prooi-soorten en de scholeksterdichtheid

- a) slijkgapers; b) mossels
- c) nonnetjes; d) overige prooien

11.8. Veranderende opnamesnelheden

Onder de opnamesnelheid verstaan we de hoeveelheid asvrijdrooggewichtsvlees in mg, die per seconde fourageren als voedsel naar binnen wordt gewerkt.

De opnamesnelheid is voor predatorsoorten uiteindelijk de bepalende maat voor de opgenomen hoeveelheid voedsel.

Afname van de opnamesnelheden maakt dat het gebied voor het betreffende dier in waarde daalt ten opzichte van andere fourageergebieden.

Wordt de opnamesnelheid zo laag, dat het netto-effect van de voedselopname negatief wordt, dan is de vogel gedwongen een ander voedselgebied uit te zoeken, tenzij andere factoren hem of haar belemmeren. Uit oogpunt van maximalisatie van het voedselzoeken is zelfs een eerder vertrek - indien mogelijk - uit de marginale fourageergebieden waarschijnlijk. Uiteraard is de opnamesnelheid en de reactie op veranderingen in scholekster dichtheid voor elk individueel dier verschillend.

Kunnen we nu zeggen dat de opnamesnelheid van de scholekster onder invloed staat van de scholekster dichtheid?

Op grond van onze gegevens moeten we concluderen dat er alleen voor vrouwelijke scholeksters een verband bestaat tussen de opnamesnelheid en de scholekster dichtheid. Maar dit verband is positief, d.w.z. bij toenemende dichtheden neemt de opnamesnelheid ook toe (figuur 11.20.).

Bekijken we de opnamesnelheid per prooi-soort apart, dan blijkt dat nergens significante verbanden aan te tonen zijn, met uitzondering van de opnamesnelheid van op mosselen fouragerende scholeksters (figuur 11.21 a t/m d). Dit geldt vooral voor manlijke dieren, echter niet voor Loetje. Bij vrouwelijke vogels is dit verband als tendens aanwezig, maar volgt uit slechts een gering aantal waarnemingen,

Nemen we daarentegen individuele scholeksters apart, dan blijken in een aantal gevallen wel significante verbanden te bestaan (figuur 11.22 a t/m c). WW 012 3 is een dier met een zeer hoge opname in een situatie met veel soortgenoten en een lage bij geringe dichtheden. Ook hier gaat het overigens om een klein aantal waarnemingen.

Bij een tweetal dieren werd een toename in de opnamesnelheid bij lagere dichtheden geconstateerd. Dit was het geval bij de vogels Linke Loetje (een manlijk dier) en YW 000 5 (een vrouwelijk dier).

De toename is 0.015, respectievelijk 0.020 mg per meter per seconde fourageren.

11.9. Discussie

Uit de verkregen resultaten blijkt dat i.t.t. wat Koene (1978) en Zwarts (1980) vonden dat voor de gehele scholeksterpopulatie dichtheidsafhankelijke relaties in de landaanwinningsvakken een ondergeschikte rol spelen. Statistisch significante relaties werden gevonden voor:

bij hoger dichtheden:

meer nonnetjes in het dieet
grote slijkgapers gegeten

kleinere slijkgapers gegeten
grotere nonnen gegeten
kleinere nonnen gegeten
hoger zoekpercentage
hoger hannespercentage

minder aanvallen of beroven
kortere hannestijd per slijkgaper
langere hannestijd per slijkgaper
kortere hannestijd per mossel
hogere opnamesnelheid
idem mossels

geldigheid:

alléén voor ♂♂
alléén voor ♀♀, als
tendens voor ♂♂
Loetje
alléén voor ♂♂
als tendens voor ♀♀
♀♀, ♂♂ én Loetje
alléén voor Loetje op
de mosseldammetjes
idem
Loetje
WW 002 2 en BB 012 3
Alléén voor ♂♂
alléén voor ♀♀
alléén voor ♂♂, tendens
voor ♀♀

maar dit is slechts in een kleine minderheid van de onderzochte relaties.

Een iets duidelijker beeld bieden de mosseldammetje die de scheiding van de landaanwinningsvakken vormen. Het meest opvallend is het verschil in de opnamesnelheid van Loetje. (Het verschil in de opname bij een buur op 10 meter of op 60 meter is bij een tij lengte van b.v. 5 uur voor Loetje 13.5 gram en voor YW 000 5 18 gram voedsel méér). Ook de verschillen in de opnamesnelheid van vrouwelijke en manlijke scholeksters voor de prooi soort mossel spreken voor zich. Een en ander doet in elk geval de indruk ontstaan dat de mossel een prooi soort is die de moeite waard is om er te concurreren met andere scholeksters. Deze dammetjes komen uiterlijk, maar ook qua scholekster-interactie heel wat meer overeen met de situatie zoals Koene en Zwarts aantreffen, dan de eigenlijke landaanwinningsvakken.

Duidelijk is ook dat er moeilijk gesproken kan worden van een aanduidige reacties van de scholeksterpopulatie op veranderende dichtheden. Zo is de reactie van een dominant dier als Linke Loetje overtuigend anders dan van minder dominante dieren als WW 002 2 of YW 000 5.

Linke Loetje "reageert" op hogere dichtheden met minder fourageren (althans op de dammetjes), gemiddeld kleinere prooien en/of het naar binnen schrokken van de prooi en een ± 15 gram lagere opname per laagwaterperiode.

Bij een aantal minder dominante dieren, waartoe vrijwel alle vrouwtjes gerekend mogen worden, is er sprake van een verhoogde opnamesnelheid, grotere prooien en meer tijd besteed aan zoeken bij hogere dichtheden. Blijkbaar optimaliseren deze dieren hun fourageergedrag, niet door terug te vallen op dominantie (d.w.z. niet door gebruik te maken van hun sociale positie of "strijdlust"), maar op basis van niet-agressieve handelingen.

Tabel 1 a) en b): Correlatie, onbetrouwbaarheidskans en verklaarde variantie van de belangrijkste handelingen tijdens het fourageren. Links: ♀♀ op het wad; rechts ♂♂ op het wad.

| Percentage | corr.(r) | (P) | (r ²) | Percentage | (r) | (P) | (r ²) |
|--------------------|----------|-------|-------------------|--------------------|--------|-------|-------------------|
| <u>fourageren:</u> | .1059 | .156 | .0112 | <u>fourageren:</u> | .1151 | .111 | .0132 |
| zuiver | .2171 | .018* | .0471 | zuiver | .1684 | .037* | .0283 |
| zoeken | | | | zoeken | | | |
| hannessen | -.1655 | .056t | .0274 | hannessen | -.1179 | .105 | .0139 |
| <u>agressie:</u> | -.0489 | .321 | .0024 | <u>agressie:</u> | -.0330 | .363 | .0011 |
| nijd1 | - | - | - | nijd1 | -.0370 | .347 | .0014 |
| nijd2 | -.2008 | .027* | .0403 | nijd2 | .0394 | .338 | .0016 |
| nijd3 | -.0915 | .193 | .0084 | nijd3 | -.0739 | .216 | .0055 |
| <u>poetsen:</u> | -.0679 | .259 | .0046 | <u>poetsen:</u> | -.1004 | .143 | .0101 |
| <u>pitten:</u> | .0390 | .355 | .0015 | <u>pitten:</u> | - | - | - |
| <u>kijken:</u> | -.0497 | .318 | .0025 | <u>kijken:</u> | -.0880 | .175 | .0077 |

| Percentage | (r) | (P) | (r ²) | (r) | (P) | (r ²) |
|--------------------|---------|-------|-------------------|--------|--------|-------------------|
| <u>fourageren:</u> | .1237 | .063t | .0153 | .2465 | .028* | .0608 |
| zuiver | .0097 | .453 | .0001 | -.1030 | .215 | .0106 |
| zoeken | | | | | | |
| hannessen | .1530 | .029* | .0234 | .3476 | .003** | .1208 |
| <u>agressie:</u> | -.0998 | .108 | .0100 | -.2881 | .012* | .0830 |
| nijd1 | .0452 | .288 | .0020 | -.0206 | .438 | .0004 |
| nijd2 | -.09713 | .1162 | .0094 | .2012 | .060t | .0405 |
| nijd3 | -.0381 | .319 | .0015 | - | - | - |
| <u>poetsen:</u> | -.0533 | .256 | .0028 | -.1549 | .117 | .0240 |
| <u>pitten:</u> | .0699 | .194 | .0049 | - | - | - |
| <u>kijken:</u> | - | - | - | -.0028 | .491 | .0000 |

r = correlatie P = onbetrouwbaarheidskans r² = verklaarde variantie

** significant op nivo $P \leq 0.01$ * significant op nivo $P \leq 0.05$
 t significant op nivo $P \leq 0.1$

Tabel 1 c. Idem Loetje (links: op het wad; rechts: op de mossel-dammetjes.

nijd1 : tepieten
 nijd2 : beroven
 nijd3 : aangevallen of beroofd worden

12. KENMERKEN VAN DE GEOBSERVEERDE DIEREN

12.1. Inleiding

In de meeste onderzoeken aan steltlopers is tot nu toe weinig aandacht besteed aan gedragsverschillen tussen individuen.

In dit onderzoek was individuele herkenning in het veld mogelijk, daar de scholeksters nabij Moddergat en Nes voor een deel geringd zijn met kleurringen. Het betreft ongeveer elf procent van de aanwezige dieren, zoals blijkt uit het percentage teruggevangen dieren (capture-recapture rate).

Bij het vangen werden een groot aantal individuele kenmerken genoteerd (zoals gewicht, snavelengte, leeftijdsklasse e.d.). Het is nu mogelijk verschillen in gedrag met deze factoren in verband te brengen.

De vraag waarmee we ons in dit hoofdstuk zullen bezighouden is door welke eigenschappen de in het gebied aanwezige groep scholeksters gekenmerkt wordt. Daarbij komen de volgende parameters aan de orde: sexe, snavelengte, leeftijd en verblijfsduur in de landaanwinningsvakken.

12.2. Methode

Het hiernavolgende is gebaseerd op zichtwaarnemingen van gekleurringde dieren. Dagen waarop 1/2-uurstellingen gehouden zijn leverden daarvan de meest betrouwbare - want meest systematische - informatie over verhoudingen binnen de groep geobserveerde dieren.

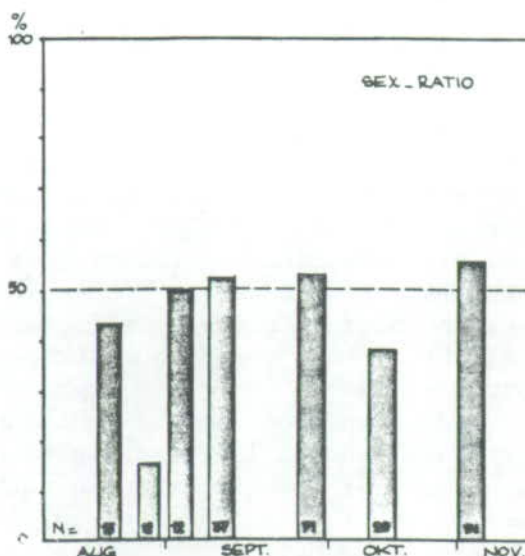
Voor dit hoofdstuk zijn de ringgevens met de hand verwerkt.

12.3. Resultaten

12.3.1. De sexe-verhoudingen

Het totaal aantal waargenomen gekleurringde dieren in acht systematisch getelde dagen is 192. Het aantal gekleurringde dieren is daarmee vrij laag. In de berekening zijn dan ook alle waarnemingen binnen de beide landaanwinningsvakken samengenomen, ook die van de dammetjes en de delen van de landaanwinning die buiten de 146 0.1 ha vakjes vallen. Alleen van de dagen 14 september, 2 en 16 oktober zijn voldoende waarnemingen, om beide vakken te onderscheiden.

De verhouding der sexen ('sex ratio') is door ons gedefinieerd als het aantal manlijke dieren op het totaal aantal dieren: $(\delta\delta) / (\text{♀♀} + \delta\delta)$; Dat is in deze materie regel: in principe had men ook het aantal vrouwelijke dieren als teller kunnen nemen).



Figuur 12.1. De sexe-verhoudingen in de landaanwinning, inclusief de mosseldammen, op de diverse teldagen. Uitgezet is het percentage oo op het totaal aantal gekleurringde dieren.

Op 15 augustus is het aantal waargenomen, gekleurringde dieren slechts drie: twee vrouwelijke dieren en één waarvan de sexe onbekend was. Deze dag is niet in figuur 12.1. opgenomen.

Op 30 augustus zijn 12 exemplaren gezien, waarvan twee manlijke dieren; derhalve is er een sex-ratio van 0.17. Voor het overige variëren de sex-ratio's tussen 0.38 en 0.55. Er is geen (seizoens)trend aanwezig: waarden tussen 0.50 en 0.55 zijn waargenomen op alle teldagen tussen 5 september en 2 november, met uitzondering van 16 oktober.

Het aantal manlijke dieren is in de landaanwinningsvakken dus gelijk aan of iets hoger dan het aantal vrouwelijke dieren.

Verschuivingen in de sex-ratio in de loop van het seizoen als gevolg van de verlaagde bereikbaarheid van slijkgapers en nonnetje (relatief ongunstiger inwerkend op manlijke, doorgaans kortsnaveliger dieren) blijken niet op te treden.

Alleen op de dammen is een hogere sex-ratio, d.w.z. er blijken meer mannen dan vrouwen aanwezig, naar verhouding meer dan in de landaanwinning.

Tabel 12.1. De sexe-verhouding op de mosseldammetjes bij drie verschillende dichtheidsklassen.
S/ha - het aantal scholeksters per ha.

| S/ha | mosseldammen | | |
|--------|--------------|----|------|
| | ♂♂ | ♀♀ | % ♂♂ |
| <5 | 33 | 8 | 80.5 |
| 5-8 | 16 | 5 | 76.2 |
| >8 | 32 | 12 | 72.7 |
| Totaal | 81 | 25 | 76.4 |
| | (n=106) | | |

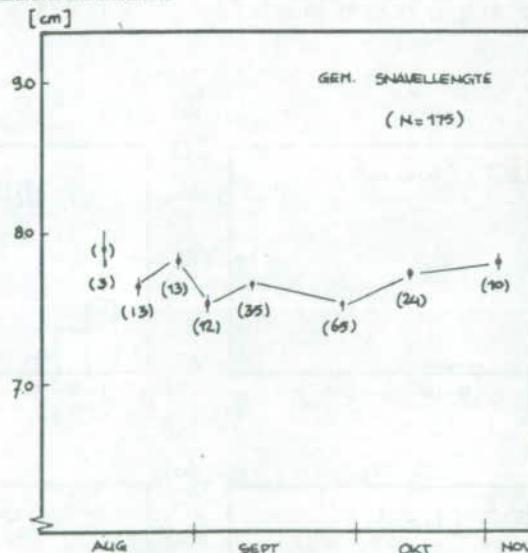
12.3.2. De leeftijd

Op dezelfde wijze is er gekeken naar de verhouding tussen onvolwassen en volwassen gekleurde scholeksters.

Het aantal onvolwassen dieren bedraagt 64 vrouwelijk en 28 manlijke dieren, dat is respectievelijk 35 en 19 %. Onder de volwassen dieren is er nauwelijks verschil tussen de sexen.

| | ♀♀ | ♂♂ | totaal |
|----------|-----|-----|--------|
| adult | 121 | 119 | 240 |
| subadult | 43 | 16 | 59 |
| juveniel | 21 | 12 | 33 |

12.3.3. De gemiddelde snavelengte

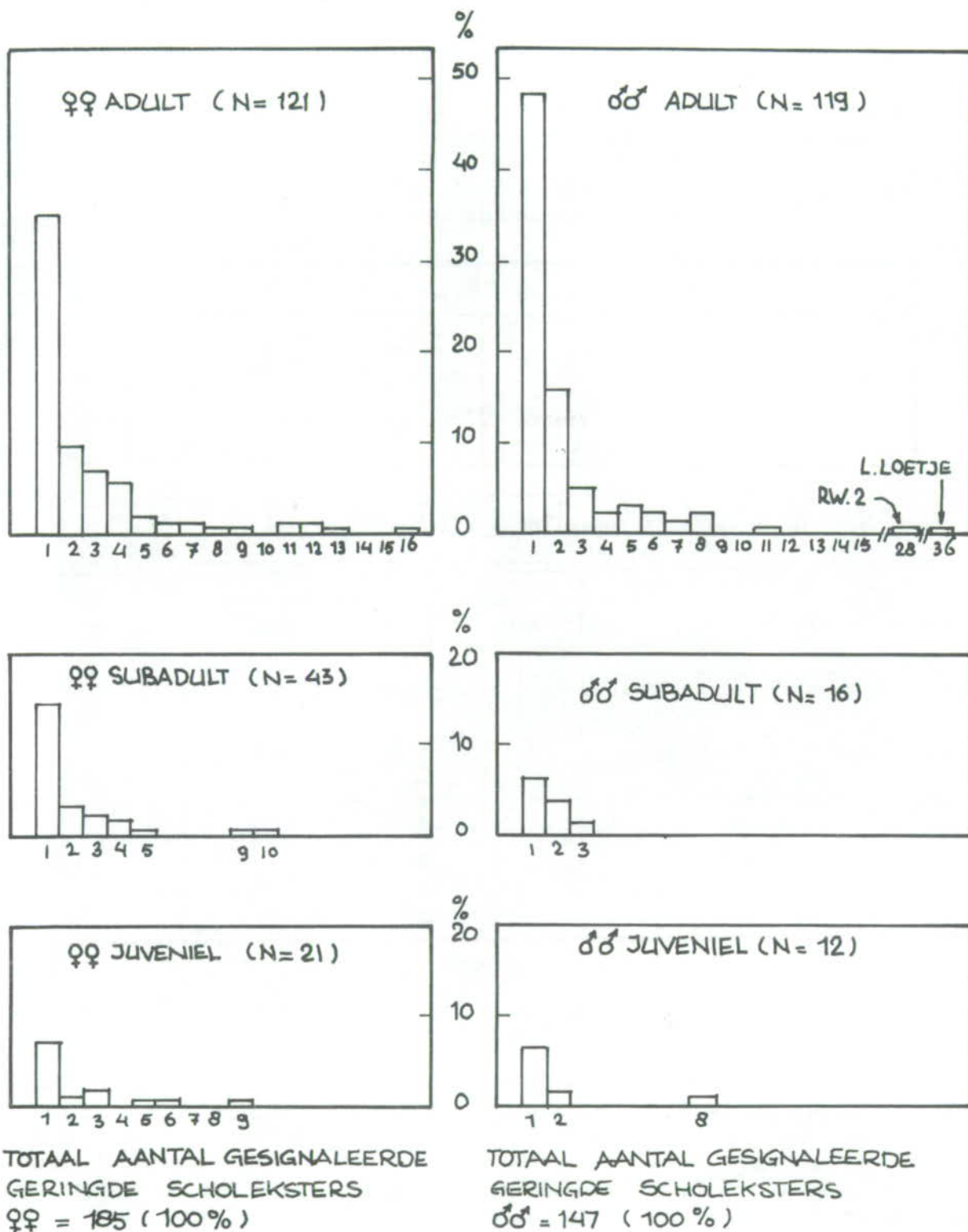


Figuur 12.2. De gemiddelde snavelengte op de diverse teldagen.

De gemiddelde snavelengte blijft door het seizoen heen vrijwel constant, zoals blijkt uit figuur 12.2. Er treden dus geen veranderingen op in de groep geobserveerde dieren ten gunste van de langsnavelige exemplaren. Dit wijst er op dat kortsnavelige dieren niet sneller wegtrekken dan langsnavelige ondanks dat het verderop in het verslag aannemelijk wordt gemaakt dat de bereikbare fractie van nonnen en slijkgapers voor kortsnavelige dieren in de loop van het seizoen sneller afneemt.

12.3.4. Verblifsduur in de landaanwinning

Figuur 12.3. is een frequentie-histogram voor het aantal dagen dat elk der gekleurde scholekster gedurende het waarneemseizoen in onze



Figuur 12.3. Frequentieverdeling van het aantal dagen dat een scholekster in het gebied is waargenomen.

landaanwinningsvakken gezien is.

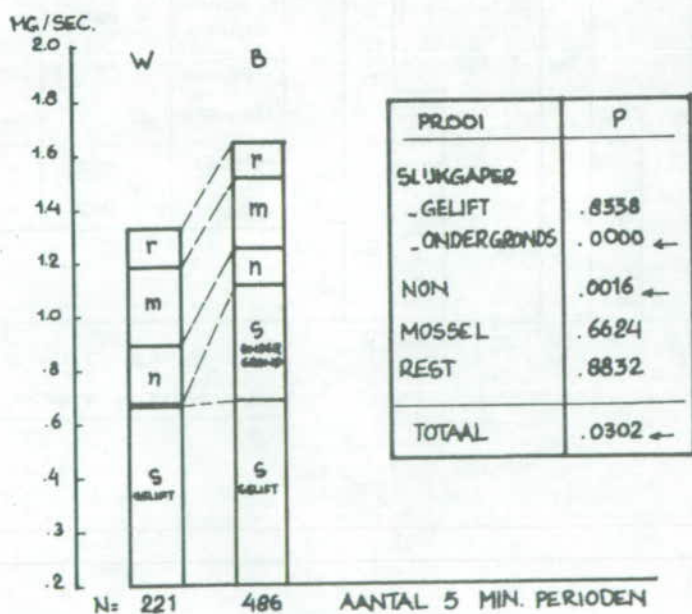
Slechts een klein aantal dieren verblijft langer dan 7 dagen in het gebied (6% van de manlijke en 9% van de vrouwelijke dieren). Verreweg de meeste scholeksters zijn slechts eenmalig waargenomen.

De meest in het oog springende uitzonderingen zijn RW 002 2 en GW 212 6 (Linke Loetje), beide manlijke dieren met een home-range. Deze dieren zijn respectievelijk 28 en 36 van de in totaal 54 waarnemingsdagen gezien. Onder de langer dan zeven dag waargenomen vogels zijn slechts twee subadulte en drie juveniele dieren.

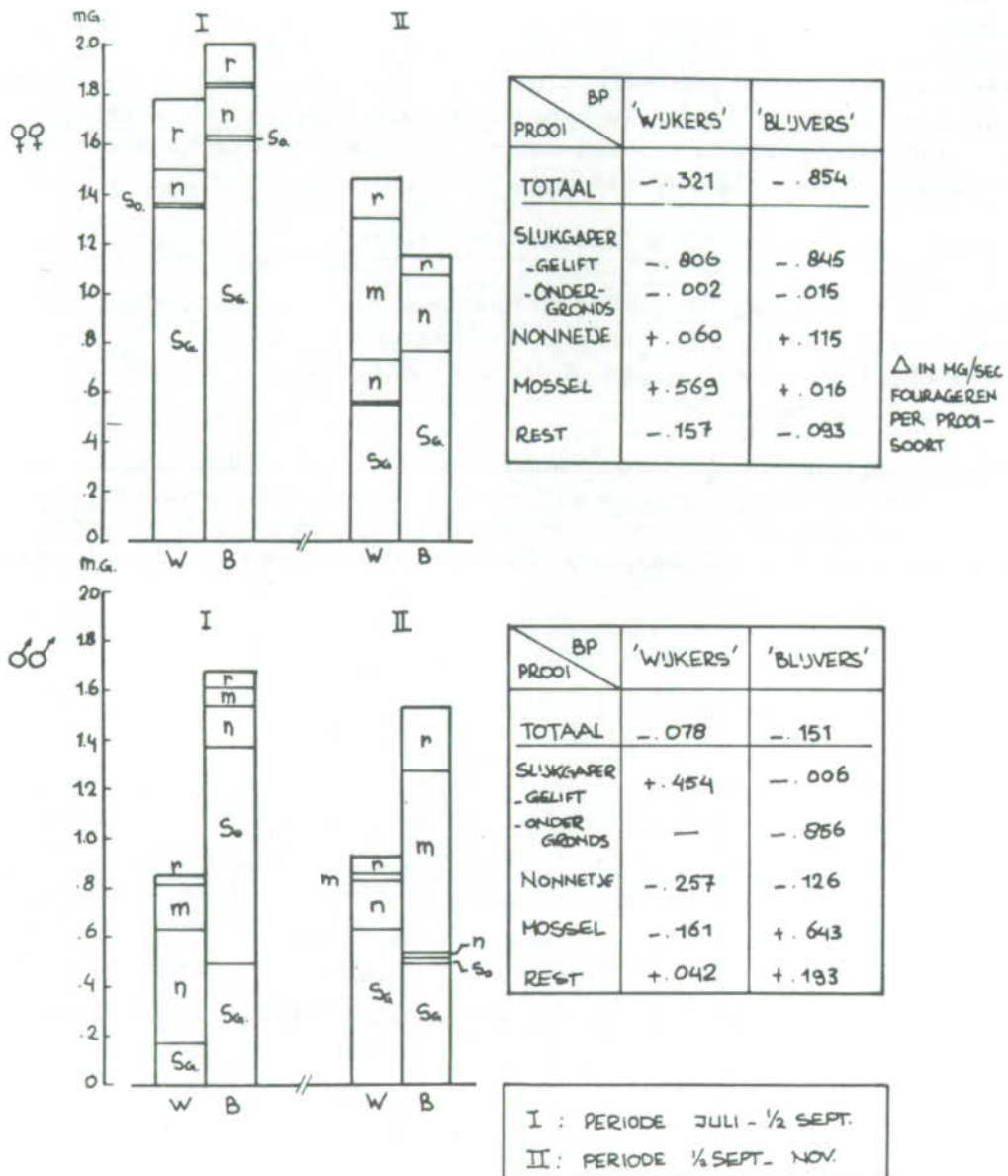
"Wijkers" en "blijvers", verschillen in opname.

Analoog aan de terminologie over landbouwers in marginale gebieden hebben we dieren die meer dan 7 dagen waargenomen zijn, "blijvers" genoemd en dieren die 7 dagen of minder gezien zijn "wijkers".

Waarom blijven "blijvers" en waarom trekken "wijkers" verder? Hiertoe hebben we de opnamesnelheden voor beide categorieën vergeleken (figuur 12.4.). De opnamesnelheden zijn verder opgesplitst naar sexe en naar periode (I: periode tot 1/2 september; II: periode na 1/2 september, d.w.z. na de daling van de temperatuur in het na-jaar).



Figuur 12.4. Opnameverschillen tussen "wijkers" en "blijvers".



Figuur 12.5. Opnameverschillen tussen "wijkers" en "blijvers" opgesplitst naar sexe.

Uit figuur 12.5. blijkt nu dat in drie van de vier uitgesplitste gevallen de "blijvers" een hogere opname hebben dan de "wijkers" (Δ gemiddeld = 0.554 mg/sec. fourageren). De verschillen zijn in periode I te herleiden tot méér gegeten slijkgapers, zowel voor manlijke als voor vrouwelijke dieren. Manlijke "blijvers" eten in peridode II - veel - méér mossels en "overige prooien", en minder slijkgapers en nonnetjes.

Een uitzondering op de regel dat "blijvers" een hogere opnamesnelheid hebben dan "wijkers" wordt gevormd door vrouwelijke vogels in de 2e periode. Ook hier zitten de verschillen in een gemiddeld hogere opnamesnelheid voor mossels en "overige prooien" en een lagere gemiddelde opnamesnelheid voor slijkgapers en nonnetjes, nu echter ten gunste van de "wijkers".

12.4. Conclusie

De scholeksters die gedurende onze waarnemingsperiode gezien zijn, waren vooral volwassen dieren van beider geslacht. De verhouding tussen manlijke en vrouwelijke dieren was nagenoeg gelijk. Gedurende deze periode is in deze verhouding geen verandering opgetreden. Hiermee in overeenstemming bleef de gemiddelde snavel lengte van de waargenomen dieren over het seizoen gelijk.

De migratie onder scholeksters in de landaanwinningsvakken is groot. Ruim 94% van de manlijke en 91% van de vrouwelijke dieren is minder dan 8 dagen in het gebied gesignaleerd. Deze categorie is "wijkers" genoemd, de overige dieren "blijvers".

Wij vonden dat de "blijvers" over het algemeen een hogere opnamesnelheid hadden dan de "wijkers", hetgeen functioneel lijkt. Waarom dan als enige uitzondering op deze regel vrouwelijke "wijkers" in de tweede periode een hogere opnamesnelheid vertonen dan de "blijvers" is niet duidelijk. Onder de vrouwelijke "blijvers" worden vrijwel geen mosselen gegeten, vrouwelijke "wijkers" doen dat in deze periode gemiddeld genomen wel.

Gesteld moet worden dat deze bevinding nog wel aan twijfel onderhevig is. De "blijvers" blijken vrijwel zonder uitzondering alleen in het Oere-vak waargenomen te zijn; de "wijkers" in het Nes-vak. Men zou dus licht kunnen veronderstellen dat het hier om opnameverschillen tussen gebieden gaat i.p.v. tussen scholeksters. Niettemin lijkt het verschil in opnamesnelheid tussen "wijkers" en "blijvers" interessant genoeg om verder te onderzoeken.

13. DE VERSPREIDING VAN SCHOLEKSTERS OVER DE LANDAANWINNINGSVAKKEN

13.1. Inleiding

Dit hoofdstuk beschrijft de verspreiding van scholeksters binnen de beide door ons onderzochte landaanwinningsvakken. Aan de orde komen de volgende factoren die bij de plaatskeuze mogelijk een rol spelen: pleksgewijze verschillen in hoogteligging en substraat, verschillen in prooidichtheid en verschillen in dichtheid van scholeksters.

Op basis van functionaliteit is te verwachten dat scholeksters - als andere organismen - zich bij het voedselzoeken in hoofdzaak concentreren op de voor hen meest gunstige plekken, dat wil zeggen op die plekken waar de voedselopname het hoogst is. Dit beeld veronderstelt een zg. "functionele respons", nl. dat de opname van een dier het hoogst is op die plaatsen waar de vogel de meeste tijd doorbrengt. Dit is in dit onderzoek getoetst voor de vogel GW 212 6 (Linke Loetje).

In dit hoofdstuk wordt ingegaan op de volgende vragen:

- * Is er in onze situatie een functionele respons aantoonbaar voor scholeksters.
- * Welke aantallen scholeksters verblijven in de landaanwinningsvakken.
- * Is het fourageerpercentage een storende factor bij het vaststellen van de scholeksterdichtheid?
- * Wat is het verband tussen het prooiaanbod en de aantallen scholeksters?
- * Welk verband bestaat er tussen abiotische omstandigheden en het aantal scholeksters ter plaatste.
- * Wat is de invloed van de scholekster dichtheid op de plaatskeuze.

13.2. Methodische kwesties

De verspreiding van de scholeksters in de landaanwinningsvakken is bepaald aan de hand van de systematische tellingen.

| prooi-soort | Juni-1/2 sept. | | 1/2 sept.-november | |
|----------------|----------------|------|--------------------|------|
| | zand | slik | zand | slik |
| non | .727 | .100 | .645 | .635 |
| slijkgaper | .580 | .562 | .010 | .005 |
| zeeduizendpoot | .5 | .5 | .1 | .1 |

De door ons voor scholeksters als bereikbaar aangenomen fracties van de aanwezige biomassa staan vermeld in tabel 13.1. De schatting van de bereikbare fractie van de zeeduizendpoot moet gezien worden als indicatie voor een verminderde mobiliteit en een toegenomen diepte. Zij berust niet op gemeten waarden. De bereikbare fractie van de zeeduizendpoot is echter in geen geval van grote invloed op de totaal bereikbare fractie geweest. De biomassa is in het hiernavolgende uitgedrukt in grammen asvrijdrooggewicht per vierkante meter.

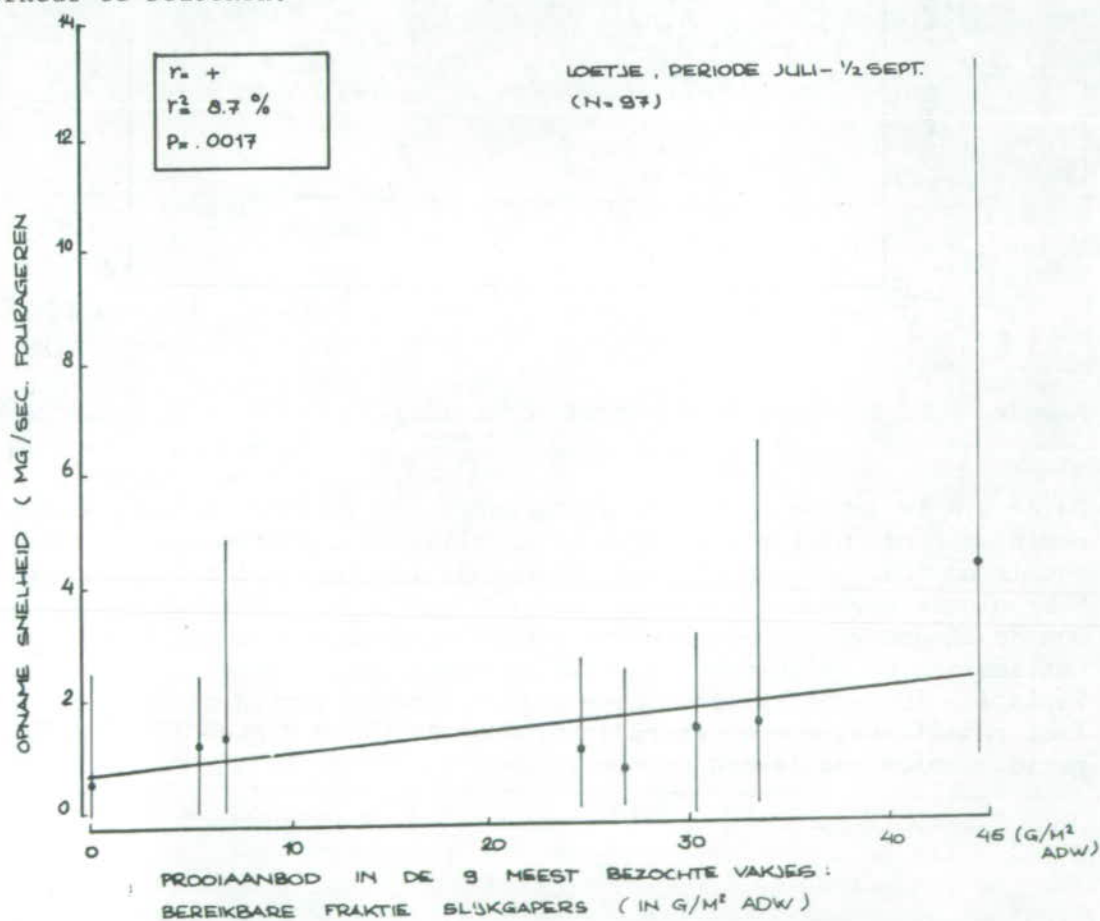
Bij het analyseren van de verspreiding werd uitgegaan van het totaal aantal fouragerende én niet-fouragerende scholeksters. Dit bleek betere verbanden op te leveren dan wanneer alleen fouragerende dieren in de berekening betrokken werden. Het verband tussen het gemiddelde totale aantal en het gemiddelde aantal fouragerende vogels per dag per vakje is hoog: .95945 bij een totaal aantal van 1679.

13.3. Resultaten

13.3.1. Functionele respons

De vooronderstelling dat scholeksters functioneel zouden reageren op een hoog aanbod van voedsel is getoetst voor de enige vogel waarvan hiervoor voldoende materiaal voorhanden was: GW 212 6 (Linke Loetje). Van 97 beschikbare vijf minutenperioden uit de maanden juni tot 1/2 september is diens gemiddelde opnamesnelheid in de negen door dit dier meest bezochte vakjes uitgezet tegen de bereikbare fractie van slijkgapers. In dit deel van het seizoen fourageerde Loetje vrijwel uitsluitend op deze schelpsoort.

Uit figuur 13.1. blijkt nu dat er inderdaad een positief verband bestaat tussen het prooiaanbod van een vakje en de opnamesnelheid aldaar. Hiermee wordt in zekere zin aannemelijk gemaakt dat scholeksters zouden reageren op een verhoogd voedselaanbod door die plaatsen bij voorkeur te bezoeken.



Figuur 13.1. De opnamesnelheid van GW 212 6 in de door deze vogel meest-bezochte vakjes uitgezet tegen het prooiaanbod in deze vakjes. In de betreffende periode werd door Loetje vrijwel uitsluitend op slijkgapers gefourageerd.

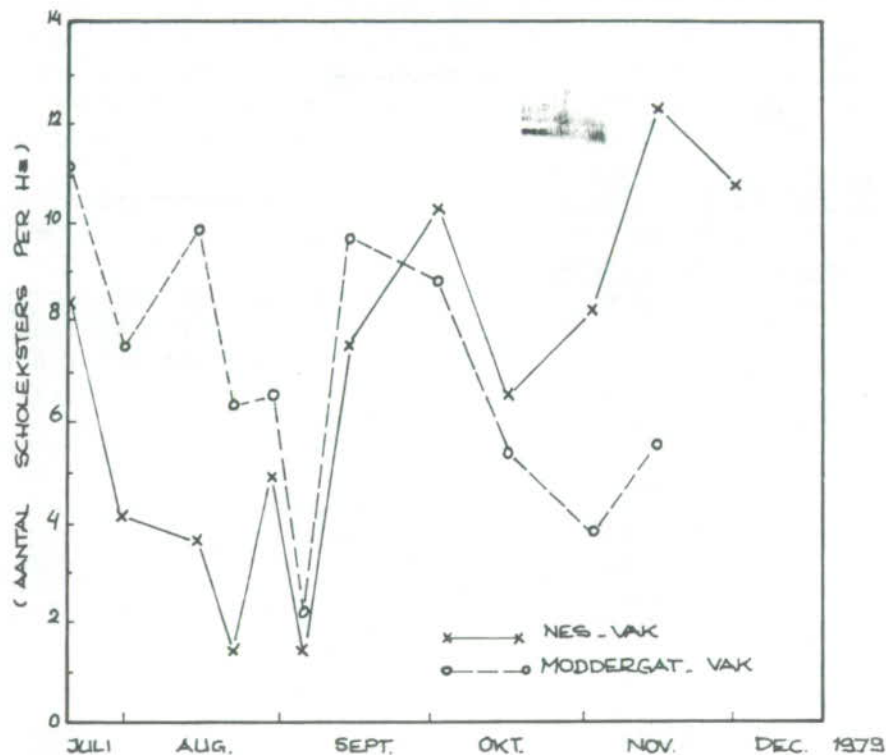
13.3.2. Aantallen scholeksters per teldag

De gemiddelde dichtheid op teldagen is 6.76 scholeksters per ha (\pm st.dev. 3.13).

Het gemiddelde aantal scholeksters per teldag blijkt nogal variabel te zijn.

Opvallend is dat tot begin oktober het aantal scholeksters in het Oerevak hoger was dan in het Nes-vak.

In oktober, november en begin december is het aantal in het Nes-vak hoger.



Figuur 13.2. Scholeksterdichtheid per teldag.

Duidelijk is dat de aantallen scholeksters in de loop van onze waarnemingsperiode niet af- of toegenomen zijn. De toestroom van broedvogels en jonge dieren uit het omringende landbouwgebied heeft blijkbaar plaats gevonden vóór onze aanwezigheid in het gebied.

Ook de afname van de beschikbare hoeveelheid voedsel in de loop van het seizoen uit zich niet in merkbaar lagere dichtheden.

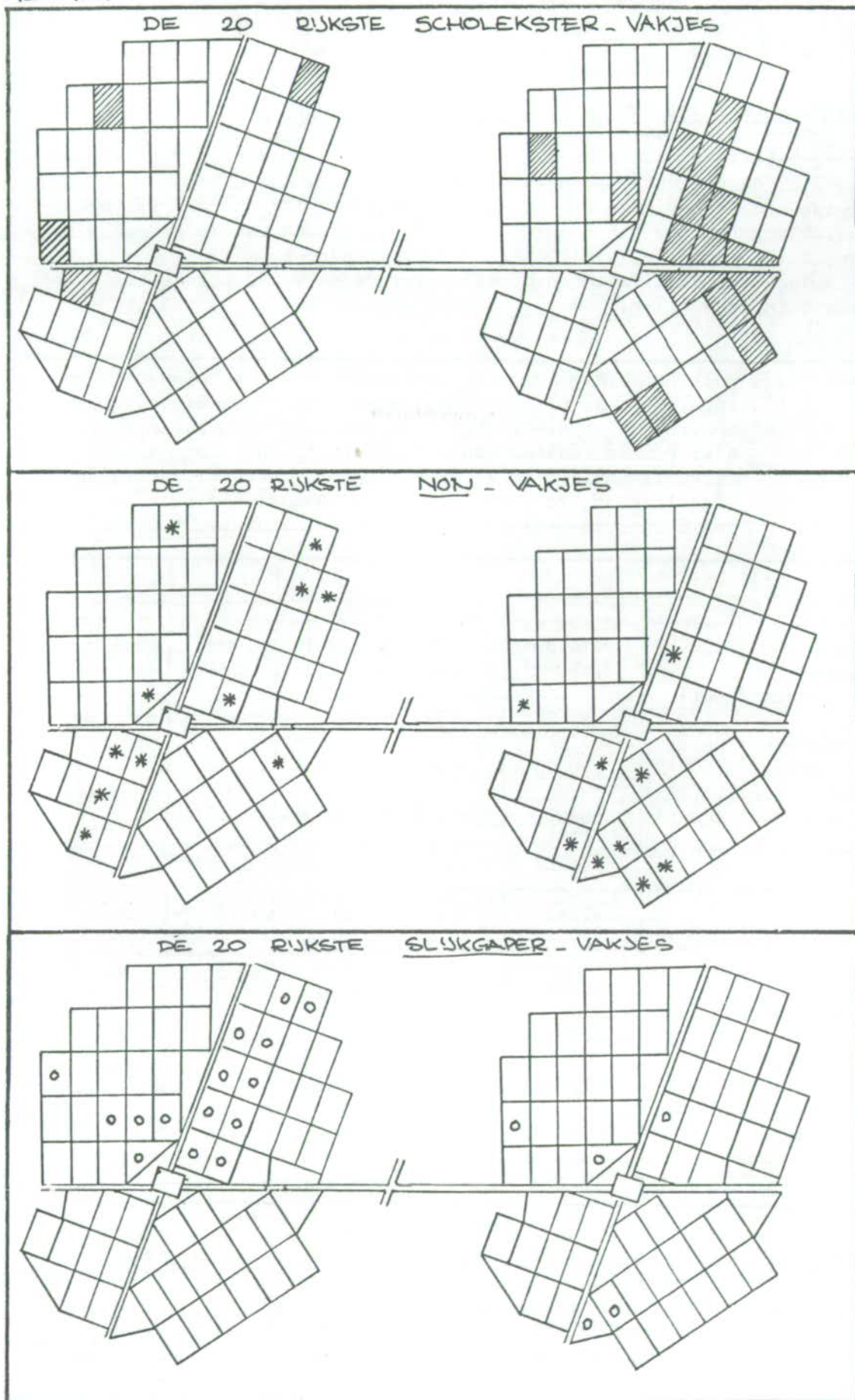
Variaties in de aantallen kunnen wellicht beter verklaard worden uit factoren als tijlengte, stormdagen, dubbele tijen binnen één daglichtperiode en/of maanlichte nachten.

13.3.3. Verklaring van de scholeksterdichtheden

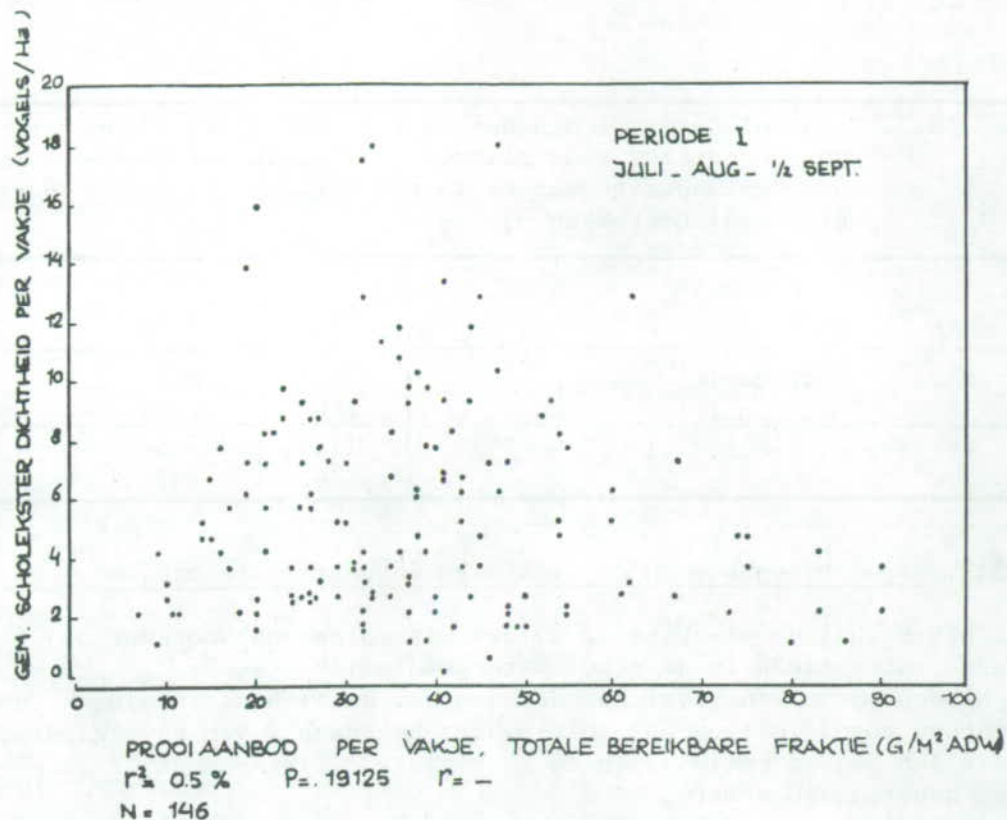
Ter verklaring van de scholekster dichtheden in de 146 0.1 ha vakjes zijn o.a. de volgende factoren onderzocht:
 het lutumgehalte van de substraat, de hoogteligging van het vakje, de bereikbare fracties van nonnetje en slijkgaper, de totale bereikbare fractie van nonnetje, slijkgaper en zeeduizendpoot.
 De invloed van deze factoren op de verspreiding van scholeksters staat vermeld in tabel 13.2.

| Tabel 13.2. Multipele regressie ter verklaring van de scholeksterver- spreiding; simp.r - simpele r (correlation coëfficiënt); mul.r - multipele r; Δr^2 - toegevoegde verklaarde varian- tie; P - de kans op onbetrouwbaarheid; n - het aantal waarnemingen. Om de verspreiding op verschillende teldagen vergelijkbaar te maken zijn de afzonderlijke tellingen ge- deeld door de gemiddelde scholeksterdichtheid van die dag. | | | | | |
|--|---------|--------|--------------|------|-----|
| Oere-vak | simp.r | mult.r | Δr^2 | P | n |
| lutum | .14184 | .14184 | .02012 | .000 | 803 |
| hoogte | .15081 | .16242 | .00626 | .024 | |
| bereikbare fractie non | .11470 | .16434 | .00063 | .473 | |
| bereikbare fractie slijkgaper | .00175 | .17966 | .00527 | .037 | |
| totale bereikbare fractie | .03070 | .18278 | .00113 | .335 | |
| ----- Totaal verklaarde varinatie: 3.341% | | | | | |
| Nes-vak | simp.r | mult.r | Δr^2 | P | n |
| lutum | -.13442 | .13442 | .01807 | .000 | 876 |
| hoogte | -.09676 | .13942 | .00137 | .270 | |
| bereikbare fractie non | -.06291 | .14069 | .00036 | .573 | |
| bereikbare fractie slijkgaper | -.05624 | .15891 | .00546 | .027 | |
| totale bereikbare fractie | -.05515 | .18791 | .01006 | .003 | |
| ----- Totaal verklaarde variantie: 3.531% | | | | | |

De totaal verklaarde variantie is met deze variabelen voor beide vakken: 3.341 % resp. 3.531 %. In het Oere-vak zijn alle verbanden positief; in het Nes-vak echter negatief.
 De best verklarende variabele is voor beide landaanwinningsvakken het lutumgehalte. Het aandeel in de verklaarde variantie is echter zeer gering; 2.012 em 1.807 % en bovendien is het verband tegengesteld.



Figuur 13.3. a) De 20 rijkste scholekstervakjes
b) De 20 rijkste nonvakjes
c) De 20 rijkste slijgapervakjes
links: Neshut; rechts: Oerehut



Figuur 13.4. De scholeksterdichtheid uitgezet tegen het prooiaanbod in 146 vakjes.

Er bestaat géén, of slechts een zeer gering verband tussen het prooiaanbod per 0.1 ha vakje en de gemiddelde scholekster dichtheid ter plaatse. Dit wordt hier geïllustreerd d.m.v. de figuur 13.4., voor de periode juli, augustus en half september.

Tot zover moet de conclusie dus zijn dat geen der hier genoemde variabelen een belangrijke invloed heeft op de verspreiding van scholeksters. De tegengestelde invloed van lutum in beide vakken moet zo uitgelegd worden dat in het Oere-vak de vogels een voorkeur hebben voor de wat lutumrijkere delen, maar dat het Nes-vak hen over het algemeen té lutumrijk is.

Wel is er een positief verband tussen het lutumgehalte en de slijkgaper dichtheid, terwijl slijkgapers meer dan enige andere soort de variaties in de biomassa veroorzaken.

Zo ontstaan dus het beeld van een - uiterst lichte - voorkeur voor vakken rijk aan slijkgapers, waarbij een te hoog lutumgehalte weer remmend werkt.

De gegevens van het Oere-vak, met een laag lutumgehalte bevestigen dat, maar de verklarende variantie is bijzonder klein. Ondersteuning voor deze theorie zien we wel bij de diverse teldagen apart. Als voorbeeld nemen we aantallen van 2 november.

Tabel 13.3. De scholekster dichtheden op 2 november ter illustratie van de voorkeur voor slikkige vakjes in het Oere-vak en voor de zanderige vakjes in het Nes-vak. Tussen de haakjes het aantal betrokken vakjes.

| | Oere | Nes |
|----------|--------------|-------------|
| zanderig | 4.0 (59) | 8.4 (26) |
| slikkig | 11.3 (14) | 5.5 (47) |

13.3.4. Populatieopbouw in de armste en in de rijkste vakjes

Gaat het nu bij de plaatskeuze om een uiteenlopende voorkeur bij diverse categorieën in de scholeksterpopulatie?

Dit hebben we in één geval aan de hand van de zichtwaarnemingen van geringere vogels uitgezocht, nl. m.b.t. het aanbod van slijkgapers. Uit de 146 0.1 ha vakjes zijn de 20 rijkste slijkgapervakjes geselecteerd naast de 40 armste.

De waarnemingen zijn in drie dichtheidsklassen gesplitst.

Tabel 13.4. De leeftijdsverhoudingen in de 20 rijkste en de 40 armste slijkgapervakjes. S/ha - aantal scholeksters per ha.

| S/ha | 20 rijkste slijkgapervakjes | | | 40 armste slijkgapervakjes | | |
|--------|-----------------------------|-----------|-------|----------------------------|-----------|-------|
| | adult | sub.+juv. | ratio | adult | sub.+juv. | ratio |
| <5 | 28 | 4 | 12.5% | 95 | 24 | 20 % |
| 5-8 | 17 | 2 | 10.5% | 55 | 6 | 10 % |
| >8 | 32 | 15 | 32 % | 99 | 6 | 6 % |
| Totaal | 77 | 21 | 21 % | 249 | 36 | 13 % |

De leeftijdsverhoudingen blijken in de arme en de rijke vakjes inderdaad te verschillen. Het aantal niet-adulte dieren is in beide groepen relatief klein. Toch zijn jonge dieren naar verhouding vaker terug te vinden in de rijkste vakken dan in de armste. De meeste jonge dieren werden bij de laagste dichtheden gezien in de armste vakjes; bij de hoogste dichtheden in de rijkste vakjes.

| Tabel 13.4. De sexe-verhoudingen in de 20 rijkste en de 40 armste slijkgapervakjes. | | | | | | |
|---|-----------------------------|----|------|----------------------------|----|------|
| S/ha | 20 rijkste slijkgapervakjes | | | 40 armste slijkgapervakjes | | |
| | ♂♂ | ♀♀ | % ♂♂ | ♂♂ | ♀♀ | % ♂♂ |
| <5 | 7 | 21 | 25 | 42 | 52 | 45 |
| 5-8 | 7 | 5 | 58 | 28 | 25 | 53 |
| >8 | 14 | 9 | 61 | 51 | 45 | 53 |

Het verschil tussen deze sexen (alleen voor volwassen dieren onderzocht) is tussen rijke en arme vakjes veel minder groot (en bovendien niet significant; tabel 13.5.).

Onder volwassen dieren gaat de belangstelling vooral uit naar de armste slijkgapervakjes, dit hangt wellicht samen met de voorkeur voor juist de lutum-arme vakjes.

De sexen ontlopen elkaar onder de diverse dichtheden niet veel in aantal. Voor de rijkste vakjes geldt dat vrouwelijke dieren vooral gezien worden onder lage dichtheden, terwijl de balans bij de hoogste dichtheidsklasse uitslaat naar de kant van de manlijke dieren.

13.3.5. Dichtheid van soortgenoten als verklaring voor de plaatskeuze

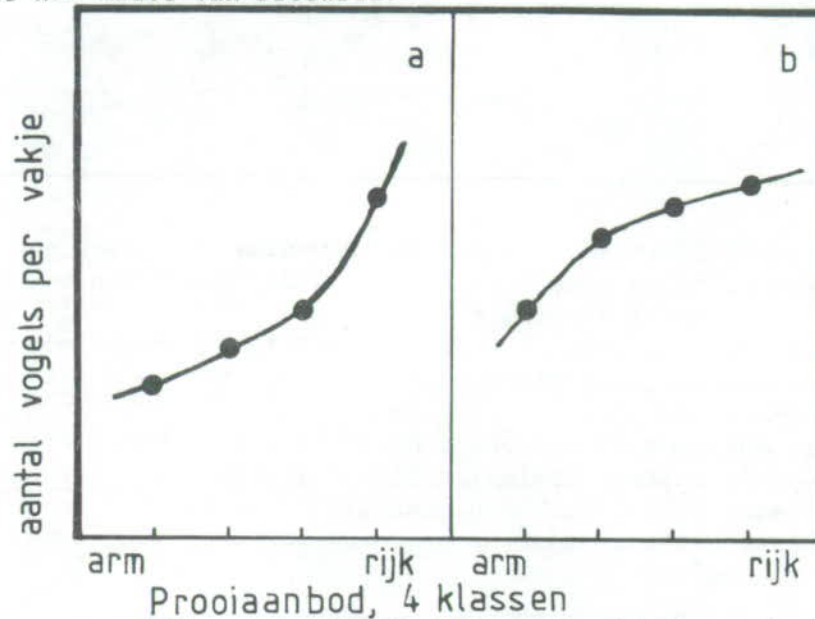
Voor de interacties tussen soortgenoten en plaatskeuze wordt door S.D.Fretwell in zijn boek "Populations in a Seasonal Environment" (1972) het volgende model gesuggereerd.



Figuur 13.5. De "geschiktheid" van een gebied, uitgezet tegen de scholekster dichtheid; (a) een rijk gebied, (b) een arm gebied.

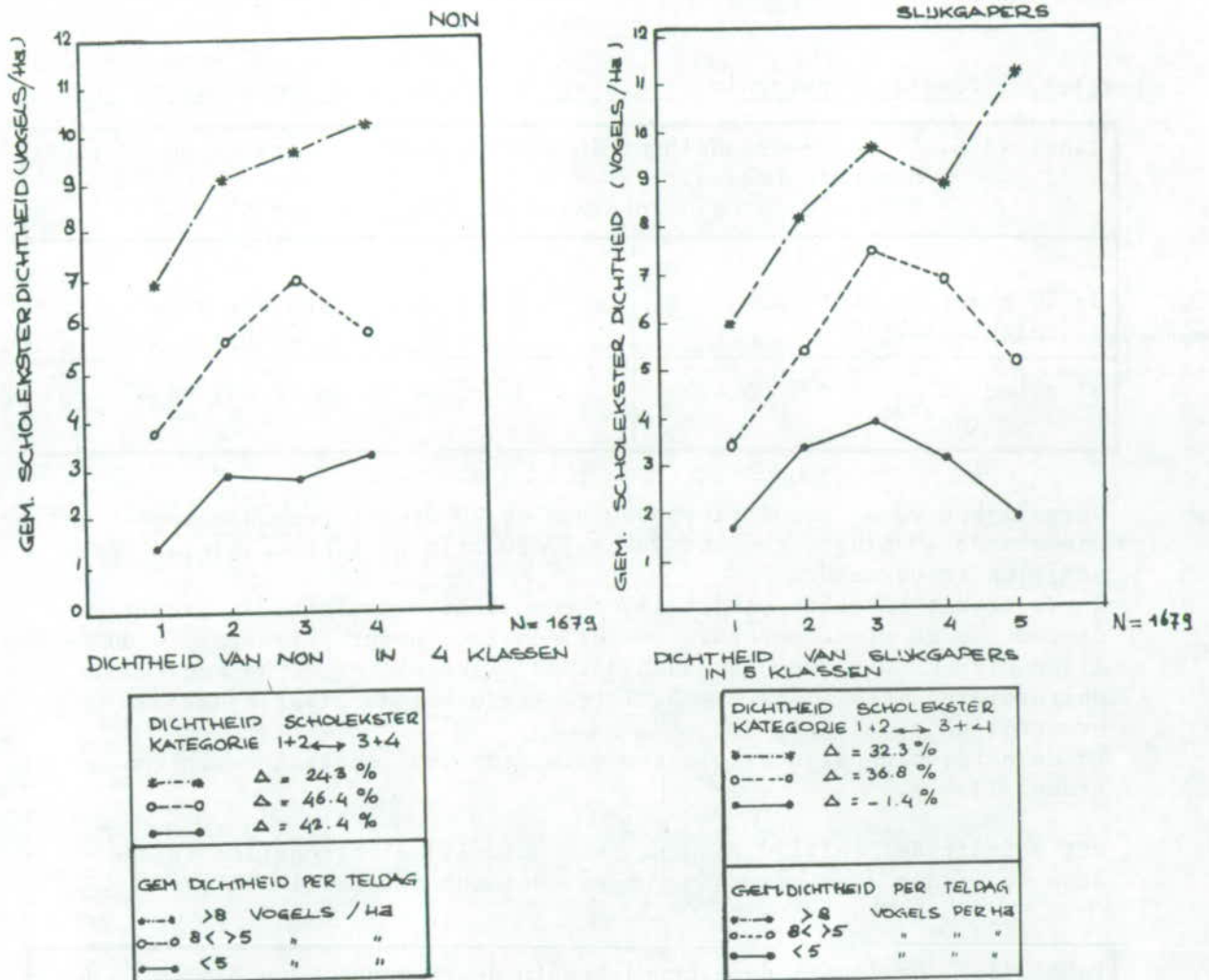
- 1°. De geschiktheid van een gebied neemt af bij toenemende dichtheid van soortgenoten (zowel lijn a als lijn b); Het gaat hierbij om de door de vogels ervaren geschiktheid, waarin ook zaken als "hinder" e.d. meegerekend moeten worden.
- 2°. Een gebied met een potentieel geringere geschiktheid (lijn b) kan door de vogels als geschikter ervaren worden als aldaar de predatordichtheid voldoende laag is.

Naar onze situatie vertaald betekent dit, dat bij lage scholekster dichtheden de vogels zich als onder figuur 13.6.a. bij hoge dichtheden als onder figuur 13.6.b. De rijkste vakjes zullen het meest bezocht worden en de relatieve toename is het grootst bij lage dichtheden, zo stelt het model van Fretwell.



Figuur 13.6. De verspreiding van scholeksters over gebieden met vier klassen van rijkdom aan prooiaanbod (hypothetisch); (a) bij lage scholekster dichtheid, (b) bij hoge scholekster dichtheid.

In het navolgende zijn de 146 vakken ingedeeld in vier klassen van dichtheden voor nonnetje en in vijf klassen van dichtheden voor slijkgapers. De gevonden waarden zijn, voor drie scholekster dichtheden gesplitst, weergegeven in de figuren 13.7.a. en 13.7.b.



Figuur 13.7. De gemiddelde scholekster dichtheid uitgezet tegen de dichtheid van slijkgapers en nonnetje bij drie dichtheids-categorieën per teldag (Anova).

In drie van de zes gevallen ziet men de hoogste scholekster dichtheden juist in de sub-optimale vakken. De relatieve toename is in beide prooisituaties het grootst in de (scholekster) dichtheidsklasse van 5-8 vogels per ha. De relatieve stijging in de laagste dichtheidsklasse (vogels) is in de non-situatie lager, en in de slijkgaper-situatie zelfs negatief.

De conclusie is dan ook dat het Fretwell-model in deze situatie geen verklaring kan bieden voor de plaatskeuze. Ofwel, dat hier niet aangetoond is dat scholeksters bij hun plaatskeuze beïnvloed worden door hoge of lage dichtheden van soortgenoten.

13.3.6. Populatieopbouw in de drukst- en in de minst bezochte vakjes

| Tabel 13.6. De sexe-verhoudingen in de 20 meest bezochte en de 40 minst bezochte vakjes. S/ha - dichtheid in aantal scholeksters per ha. | |
|---|---|
| de 20 meest bezochte vakjes (dichtheid > 10/ha) | de 40 minst bezochte vakjes (dichtheid < 3/ha) |
| 97 ♂♂ en 78 ♀♀, % ♂♂: 55.4 (n=175) | 30 ♂♂ en 45 ♀♀, % ♂♂: 46.4 (n=84) |

Vergelijken we de populatieopbouw van de 20 drukst bezochte vakjes met die van de 40 minst bezochte vakjes, dan zijn er slechts kleine verschillen te vermelden.

In de drukst bezochte vakjes is er een licht overwicht van manlijke dieren, in de minst bezochte vakjes een iets hoger percentage vrouwelijke dieren. Dit zou betekenen dat manlijke dieren de hogere scholeksterdieren iets minder zwaar laten wegen bij de plaatskeuze dan vrouwelijke scholeksters.

In de berekening zijn uitsluiten volwassen scholeksters betrokken (tabel 13.6.).

Wat betreft de leeftijd zijn er geen duidelijke verschillen tussen druk en minder druk bezochte vakjes aantoonbaar (tabel 13.7.)

| Tabel 13.7. De leeftijdsverhoudingen in de 20 meest bezochte en de 40 minst bezochte vakjes. S/ha - dichtheid in aantal scholeksters per ha. | | | | | | |
|---|--|-----------|-------|---|-----------|-------|
| S/ha | de 20 meest bezochte vakjes (dichtheid > 10/ha) | | | de 40 minst bezochte vakjes (dichtheid < 3/ha) | | |
| | adult | sub+juv. | ratio | adult | sub+juv. | ratio |
| <5 | 68 | 27 | 28.4% | 34 | 8 | 19.1% |
| 5-8 | 42 | 5 | 10.6 | 23 | 4 | 14.8% |
| >8 | 65 | 8 | 11.0% | 27 | 8 | 22.9% |
| Totaal | 175 | 40(n=215) | 18.6% | 84 | 20(n=104) | 19.2% |

Ook voor de mosseldammen is de leeftijdsverhouding onderzocht. Het percentage onvolwassen dieren is hier wat lager.

Tabel 13.8. De leeftijdsverhoudingen op de mosseldammen.
S/ha - dichtheid in aantal scholeksters per ha.

| S/ha | de mosseldammen | | ratio |
|--------|-----------------|-----------|-------|
| | adult | sub+juv. | |
| <5 | 41 | 4 | 8.9% |
| 5-8 | 21 | 10 | 32.3% |
| >8 | 44 | 1 | 2.2% |
| Totaal | 106 | 15(n=121) | 12.4% |

13.4. Discussie

In deze studie is het niet mogelijk gebleken aan te geven welke factoren van invloed zijn op de plaatskeuze van scholeksters op de schaal van nog geen 15 ha, verdeeld over twee landaanwinningsvakken.

In dit onderzoek werd rekening gehouden met uiteenlopende zaken als prooiaanbod van diverse aard, hoogte, lutumgehalte en scholekster dichtheden. In slechts een deel van de gevallen was enig verband aantoonbaar, maar nergens was de daarmee verklaarde variantie van enige betekenis.

De globale conclusie die we dan ook moeten trekken is dat de onderzochte factoren hier geen belangrijke rol hebben gespeeld m.b.t. de plaatskeuze van scholeksters. Van alle factoren lijkt het lutumgehalte nog het meest relevant.

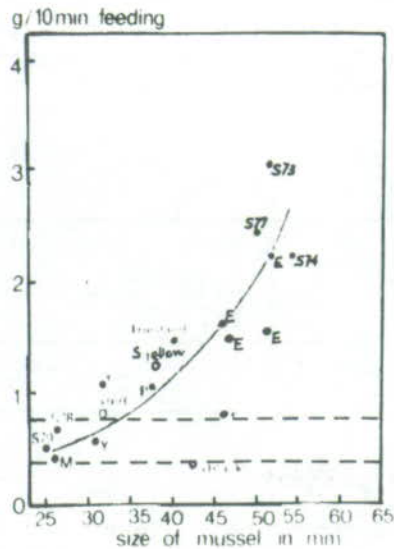
Sexe-verschillen lijken een geringe rol te spelen bij de plaatskeuze; de leeftijd van de scholekster moet echter niet van belang worden geacht, althans binnen de landaanwinning. Op de dammen is een overwicht aan volwassen en manlijke dieren aantoonbaar.

Of de dichtheid van soortgenoten bij hogere, dan door ons waargenomen dichtheden misschien wel een rol speelt bij de plaatskeuze blijft nog steeds een open vraag. Daarbij moet gesteld worden dat de in ons onderzoek ondervonden dichtheden bijzonder laag waren en ver beneden de dichtheden die o.a. door Koene en Zwarts op de mosselbanken aangetroffen zijn (20-400 scholeksters per ha; Zwarts en Drent, 1981).

Een zelfde soort opmerking zouden we kunnen maken met betrekking tot de dichtheid van de belangrijkste prooi-soorten in de door ons onderzochte landaanwinningsvakken.

De gemiddelde opnamesnelheid is in ons onderzoeksgebied ten hoogste 0.823 g per 10 minuten fourageren (± 0.297) (voor vrouwelijke dieren in augustus 1979), en minimaal 0.409 gram (± 0.270) voor manlijke dieren in oktober.

Op mosselbanken bij Schiermonnikoog ligt de opname echter in goede jaren in de orde van ± 2.0 gram per tien minuten (Zwarts en Drent, figuur 13.9.).



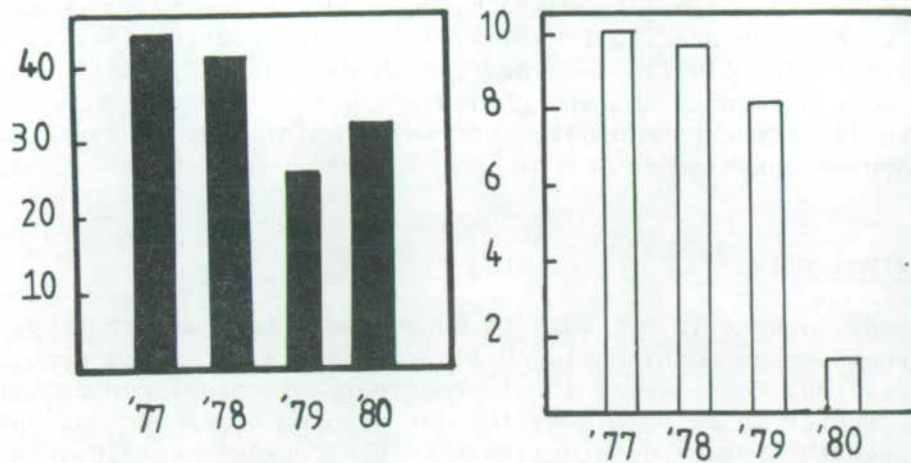
Figuur 13.8. Het verband tussen de opnamesnelheid en het prooi, zoals bepaald in diverse onderzoeken (uit Zwarts en Drent, 1981).

— — — vergelijkbare opnamesnelheid in ons onderzoek.

Dat de landaanwinning voor scholeksters een marginaal voedselgebied vormt, wordt al duidelijk als we kijken naar het aantal vogels per hectare in relatie tot het prooiaanbod, in een reeks van jaren van 1977 tot en met 1980. In 1979 is het prooiaanbod laag en de scholekster dichtheid hoog. In 1980 is het prooiaanbod ook laag, maar hoger dan in 1979. Desondanks is het aantal scholeksters per hectare in 1980 sterk gedaald. Het beeld ontstaat dat in 1979 de omstandigheden nijpender waren dan in 1980, maar dat bij gebrek aan alternatieve voedselgebieden de vogels in de landaanwinning bleven, terwijl in 1980 wel alternatieven voorhanden waren (met name éénjarige kokkels buiten de landaanwinning).

Het is zeker niet uitgesloten dat voedsel wel een rol speelt bij de plaatskeuze, als de schaal waarop wij het probleem opgevat hebben groter genomen wordt en men er, bijvoorbeeld, ook mosselbanken toe rekent. In dat geval zal waarschijnlijk de gehele landaanwinning gaan behoren tot de arme gebieden.

Het moet tenslotte niet uitgesloten worden geacht dat de migratie die in ons onderzoeksgebied plaats vindt, een verklaring kan bieden voor het niet optreden van duidelijk verklaarbare plaatskeuzes. Deze migratie is reeds genoemd bij het hoofdstuk over de populatieopbouw in de landaanwinningsvakken. De gegevens aldaar duiden er op dat de migrerende dieren een geringere voedselopname hebben dan de dieren die gedurende een langere periode waargenomen zijn, al is deze



Figuur 13.9. Het beschikbare voedsel van scholeksters in de landaanwinningsvakken in de jaren '77 t/m '80 en het voorkomen van de scholekster in dezelfde jaren (Bron: Zwarts, 19).

conclusie zeker nog aan twijfel onderhevig. Deze migranten zijn mogelijk minder met het terrein bekend en maken wellicht een minder specifieke plaatskeuze dan de "blijvers". De groep "blijvers" maakt echter slechts een gering deel van de populatie uit.

14. VOEDSEL EN VOEDSELOPNAME

14.1. Inleiding

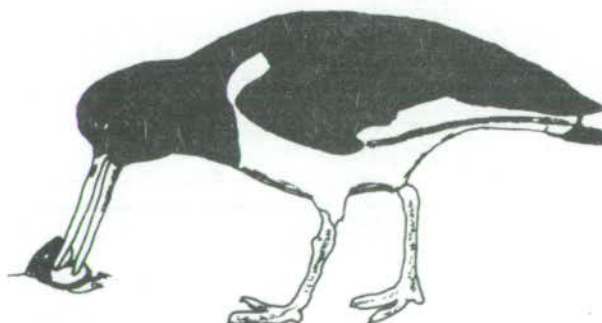
Gedurende het gehele onderzoek is getracht de voedselopname zo nauwkeurig mogelijk te kwantificeren, om te kunnen nagaan welke rol de voedselopname speelt bij te maken keuzes door de vogel. Deze keuzes richten zich op de prooisoorten (14.4), de prooigrootte (14.4.), de fourageermethodes (14.5), de behoeftes (hfdst. 16) en anders beïnvloed door uitwendige omstandigheden.

Bovendien is getracht te onderzoeken welke abiotische factoren de voedselopname beïnvloeden.

14.2. Methodes

Om de voedselopname in het veld te kunnen schatten, werden de verschillende prooisoorten onderscheiden. Als de prooien vanaf het oppervlak werden gegeten, kon meestal zowel prooisoort als prooigrootte worden bepaald. Echter in de vele gevallen dat prooien onder het wadoppervlak werden gegeten, konden de prooigroottes niet worden bepaald en werden de gegeten brokken vlees op grootte geschat. Zowel het schatten van schelplengtes als brokgroottes is waarnemersafhankelijk.

In een experimentele studie waarbij de veldomstandigheden zo goed mogelijk werden nagebootst, werden schelplengte en brokjes vlees met een pincet aangeboden en naast de snavel van een opgezette scholekster gehouden. Door schelpen van bepaalde lengte en brokken vlees (met bekend ADW) te schatten is hiervoor gecorrigeerd. In tabel 14.1 en figuur 14.1 is het verband tussen geschatte brokgroottes en mg asvrijdrooggewicht per waarnemer weergegeven. Dit blijkt zeer evidente verbanden op te leveren. De geschatte schelplengtes zijn eerst omgezet in reële schelplengtes (tabel 14.2).

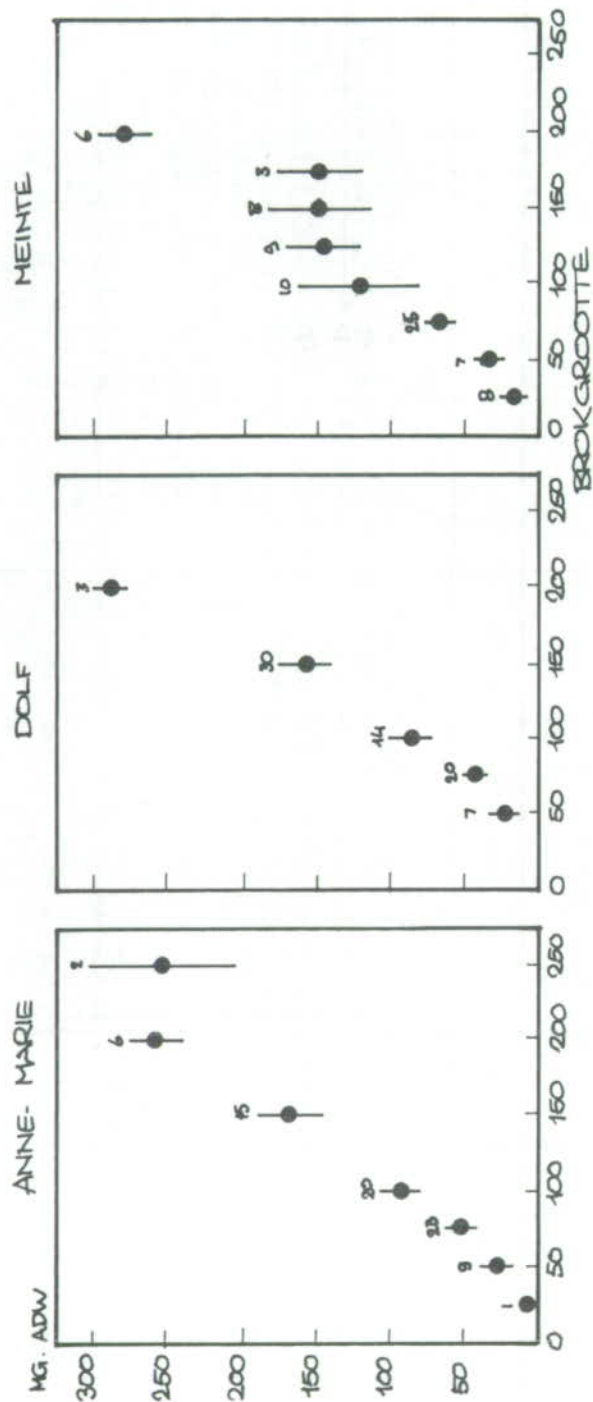


Tabel 14.1. Het verband tussen mg ADW en brokgrooite evenals tussen ln (mg ADW) en brokgrooite.

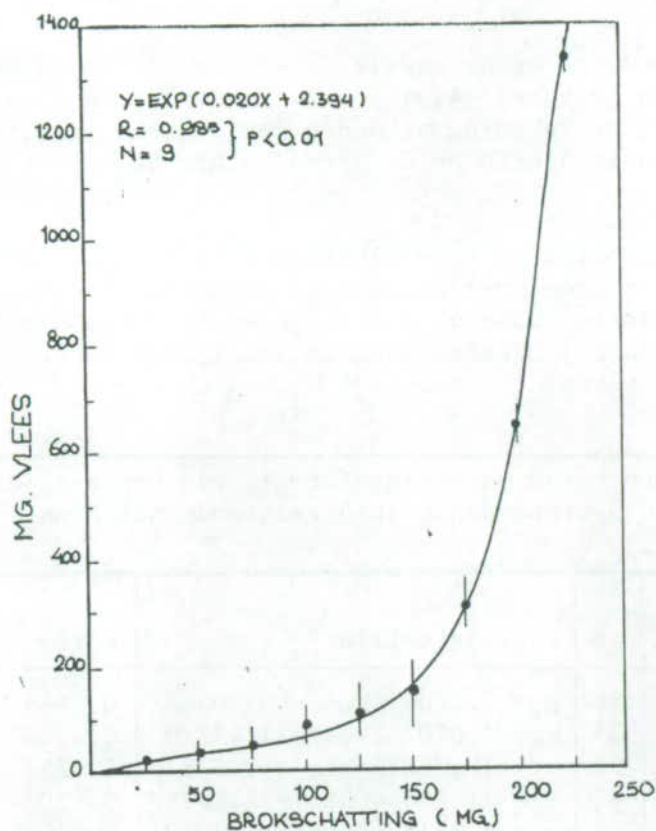
| Waarnemer | n | verband y-x | corr. | sign. | verband y-x | corr. | sign. |
|------------------|---|-------------------|-------|--------|---------------------------|-------|--------|
| Anne-Marie | 7 | y=1.238 x -27.886 | 0.979 | P<0.01 | y= exp. (0.0141 x +2.871) | 0.911 | P<0.01 |
| Meinte | 8 | y=1.075 x +4.312 | 0.923 | P<0.01 | y= exp. (0.014 x +2.936) | 0.940 | P<0.01 |
| Dolf | 5 | y=1.737 x -80.999 | 0.984 | P<0.01 | y= exp. (0.016 x +2.575) | 0.984 | P<0.01 |
| A.M.+Meinte | 9 | y=1.168 x -17.658 | 0.955 | P<0.01 | y= exp. (0.012 x +3.057) | 0.926 | P<0.01 |
| A.M.+Dolf | 7 | y=1.088 x +1.895 | 0.951 | P<0.01 | Y= exp. (0.014 x +2.531) | 0.918 | P<0.01 |
| Dolf+Meinte | 8 | y=1.320 x -32.288 | 0.941 | P<0.01 | y= exp. (0.015 x +2.800) | 0.958 | P<0.01 |
| A.M.+dolf+Meinte | 9 | y=1.329 x -34.566 | 0.958 | P<0.01 | y= exp. (0.020 x +2.394) | 0.985 | P<0.01 |

Tabel 14.2. Verband tussen reeele en geschatte schelp lengtes (in mm) per prooi soort.

| Waarnemer | Non (Strandgaper klein) | | Slijkgaper | | Mossel | |
|------------------|-------------------------|-------------|---------------------|--------|---------------------|--------|
| | regressielijn | sign. | regressie-vergel. | sign. | regressie-vergel. | sign. |
| Anne-Marie | y=0.34333x+11.45633 | 0.01<P<0.05 | y=0.42500x+21.71900 | P<0.01 | y=0.78372x+12.8106 | P<0.01 |
| Meinte | y=0.35733x+12.00668 | 0.01<P<0.05 | y=0.34762x+23.19524 | P<0.01 | y=0.60344x+20.28726 | P<0.01 |
| Dolf | y=0.49524x+10.58716 | 0.01<P<0.05 | y=0.65000x+13.57433 | P<0.01 | y=1.10666x-0.26391 | P<0.01 |
| Anne-M.of Meinte | y=0.26230x+13.62391 | P<0.01 | y=0.21337x+27.91976 | <0.05 | y=0.59845x+18.79955 | P<0.01 |
| Anne-M.of Dolf | y=0.29416x+14.10800 | P<0.01 | y=0.30500x+24.81900 | P<0.01 | y=0.52440x+18.91114 | P<0.01 |
| Meinte of Dolf | y=0.38933x+10.90868 | P<0.01 | y=0.35759x+21.65392 | P<0.01 | y=0.58511x+17.05260 | P<0.01 |
| Onbekend | y=0.35695x+12.81813 | P<0.01 | y=0.38310x+20.82721 | P<0.01 | y=0.70030x+12.59287 | P<0.01 |



Figuur 14.1. Relatie tussen de gemeten mg ADW van de geschatte brokgroottes. In A zijn de gegevens per waarnemer gegeven (gemiddelde + standaard meetfout met aantal waarnemingen). In figuur B zijn alle gegevens samengevat



Figuur 14.1. B.

| Tabel 14.3. Gehanteerde omzettingsformules van schelp lengtes naar mg ADW. | | | | |
|--|-----------|----------|-----------|--|
| Prooi | Periode | Hut | Lutum | Regressie mg ADW — schelp lengte |
| Non | voor 23/7 | Nes+Oere | zand+slik | $mg = \exp(\ln(\text{lengte}) \times 3.18039 - 4.52534)$ |
| | 23/7-3/9 | Oere | slik | $mg = \exp(\ln(\text{lengte}) \times 3.3988 - 5.36425)$ |
| | " " | Oere | zand | $mg = \exp(\ln(\text{lengte}) \times 3.45571 - 5.52518)$ |
| | " " | Nes | slik | $mg = \exp(\ln(\text{lengte}) \times 3.03357 - 4.52823)$ |
| | " " | Nes | zand | $mg = \exp(\ln(\text{lengte}) \times 3.33998 - 5.38746)$ |
| | 3/9-15/10 | Oere+Nes | slik | $mg = \exp(\ln(\text{lengte}) \times 3.04838 - 4.76321)$ |
| | " " | Oere+Nes | zand | $mg = \exp(\ln(\text{lengte}) \times 3.39960 - 5.59414)$ |
| | na 15/10 | Oere | slik+zand | $mg = \exp(\ln(\text{lengte}) \times 2.96943 - 4.57974)$ |
| | " " | Nes | slik+zand | $mg = \exp(\ln(\text{lengte}) \times 2.98903 - 4.57618)$ |
| Slijk-gaper | voor 23/7 | Oere+Nes | zand+slik | $mg = \exp(\ln(\text{lengte}) \times 2.86287 - 4.17683)$ |
| | 23/7-3/9 | Oere | " " | $mg = \exp(\ln(\text{lengte}) \times 2.60301 - 3.67151)$ |
| | " " | Nes | " " | $mg = \exp(\ln(\text{lengte}) \times 2.61658 - 4.11914)$ |
| | 3/9-15/10 | Oere+Nes | " " | $mg = \exp(\ln(\text{lengte}) \times 3.27231 - 6.23445)$ |
| | na 15/10 | " " | " " | $mg = \exp(\ln(\text{lengte}) \times 2.39047 - 3.20662)$ |
| Mossel | voor 23/7 | " " | " " | $mg = \exp(\ln(\text{lengte}) \times 3.13501 - 5.50469)$ |
| | 23/7-3/9 | " " | " " | $mg = \exp(\ln(\text{lengte}) \times 3.36337 - 6.30203)$ |
| | 3/9-15/10 | " " | " " | $mg = \exp(\ln(\text{lengte}) \times 4.00257 - 8.79800)$ |
| | na 15/10 | " " | " " | $mg = \exp(\ln(\text{lengte}) \times 2.81325 - 4.28948)$ |

De gebruikte formules om de reeele schelp lengtes om te zetten naar mg ADW zijn gegeven in tabel 14.3. voor wat betreft de 2 algemene prooi-soorten. Hierbij is rekening gehouden met seizoen en lutumgehaltes. De gegevens zijn gebaseerd op de macrobenthos bemonsteringen besproken in hoofdstuk 3.3.

Voor zover brokgrootte en schelp lengtes niet konden worden geschat en de hannestijd per prooi wel kon worden gemeten, is gebruik gemaakt van de bestaande relaties tussen hannestijd en mg ADW. Deze laatste relaties zijn bepaald bij prooien waarvan zowel de hannestijden als de groottes bekend waren, zie tabel 14.4.

Tabel 14.4. Gehanteerde omzettingsformule van hannestijden (minus de tijd besteed aan kijken gedurende het hannessen) naar mg ADW.

| Prooi-soort | n | regressie-lijn | corr. | sign. |
|----------------------------|----|----------------------------|--------|---------|
| non/slijkgaper | 38 | mg= 2.02067(hts)+45.10345 | 0.5965 | P<0.001 |
| non | 35 | mg= 1.09079(hts)+51.43710 | 0.4248 | P<0.01 |
| slijkgaper | 25 | mg= 10.76036(hts)+12.62875 | 0.6252 | P<0.001 |
| mossel | 47 | mg= 11.76614(hts)-22.76257 | 0.6702 | P<0.001 |
| aliekruik | 8 | mg= 1.85184(hts)+21.22070 | 0.5303 | N.S. |
| zeeduizendpoot/ wadpier | 15 | mg= 6.79115(hts)+48.36074 | 0.3248 | N.S. |
| onbekende prooi | 28 | mg= 3.99944(hts)+25.00986 | 0.4999 | P<0.01 |

Bij het bepalen van de mg ADW kon zo via drie verschillende wegen: via de geschatte brokgroottes, via de geschatte prooilengtes en via de gemeten hannestijden per prooi. Bij de verdere berekeningen is de voorkeur gegeven aan de opnamecijfers verkregen uit de brokgroottes boven de andere twee mogelijkheden, omdat dit zowel een zeer betrouwbare als de meest directe methode bleek. Omdat de omzettingsformules gebaseerd op de hannestijd het minst betrouwbaar waren, is bij het ontbreken van brok mg's de voorkeur gegeven aan de opnamecijfers gebaseerd op de schelp lengtes boven de opnamecijfers gebaseerd op de hannestijden.

Bij de verdere bewerkingen zijn de opnamegetallen gesommeerd per 5-minuten periode of per vak, waardoor in vele gevallen met gewogen gemiddeldes wordt gewerkt.

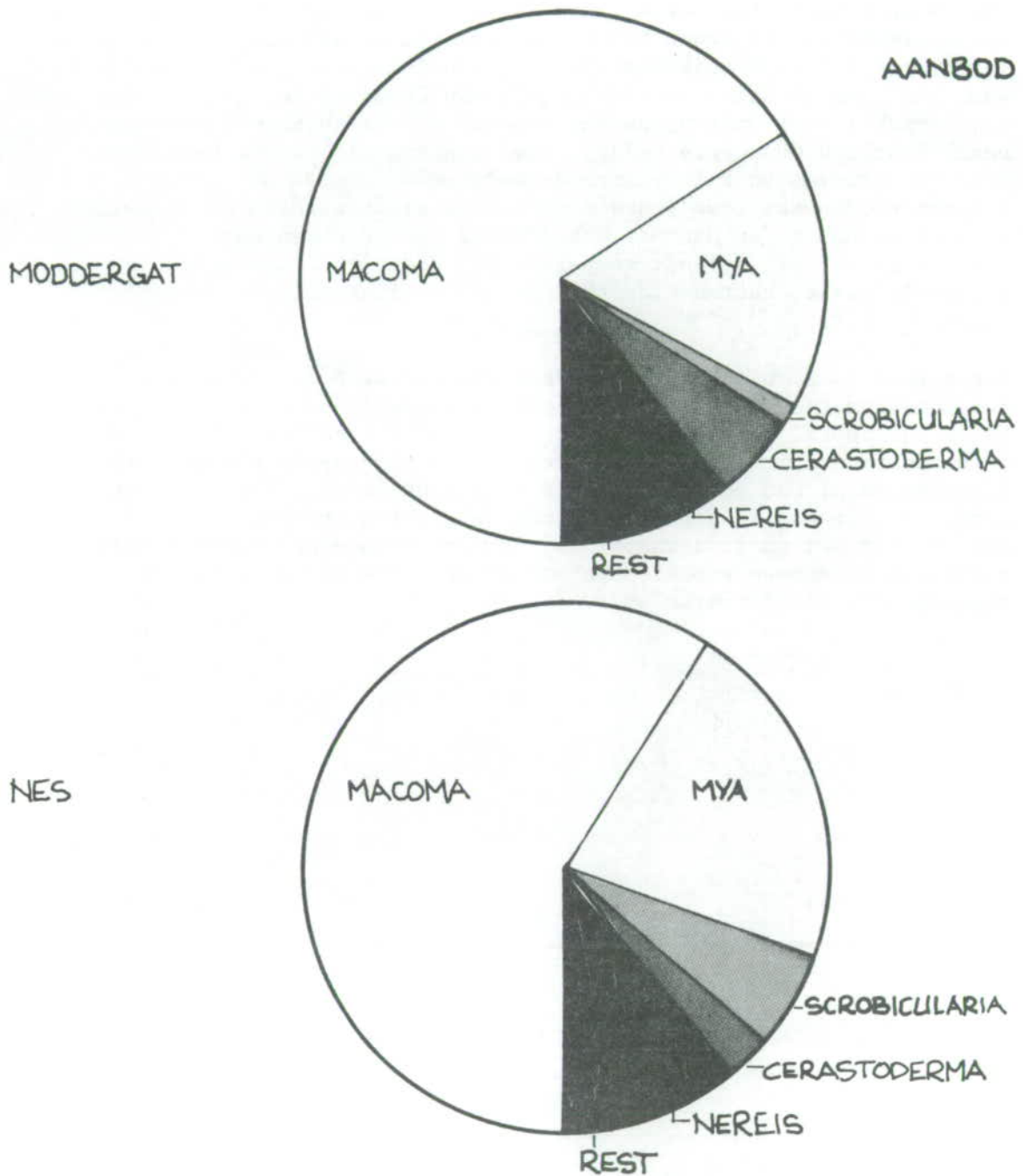
14.3. Voedselaanbod en bereikbaarheid

De scholekster had in de landaanwinning in het najaar van 1979 drie belangrijke prooi-soorten: non (*Macoma balthica*), slijkgaper (*Scrobicularia plana*) en mossel (*Mytilus edulis*). Omdat in de voorgaande winter vrijwel de gehele kokkelpopulatie (*Cerastoderma edule*) was doodgevroren in de landaanwinning, was deze potentiële prooi-soort niet van belang. Buiten de landaanwinning werden echter vanaf de nazomer wel 1e jaars kokkels gegeten. In dit hoofdstuk worden uitsluitend de drie genoemde prooi-soorten behandeld, waarbij de aanwezige dichtheden en hun ver-

spreiding worden besproken. Omdat het van belang is te weten welk deel van de prooipopulatie beschikbaar is voor de predatoren, wordt ingegaan op de diepte van ingraven bij non en slijkgaper gedurende het seizoen in relatie tot de bereikbaarheid voor scholeksters. Tijdens het veldwerk kon geen aandacht worden besteed aan de activiteit van de prooien bij verschillende omstandigheden, hoewel dit (zichtbaarheid) naast de bereikbaarheid de andere belangrijke component is bij de beschikbaarheid van prooien voor fouragerende wadvogels.

Volgens Pienkowski (1981) neemt echter de zichtbaarheid en activiteit van macrobenthos - en daarmee ook de kans op ontdekken door fouragerende wadvogels - af bij dalende temperaturen, toenemende windkracht en grote regenval, alswel naarmate de tijd na droogvallen tijdens laagwater voortschrijdt.

Uit figuur 14.2. blijkt dat bij de bemonsteringen in augustus en september het nonnetje de talrijkste soort was, gevolgd door de slijkgaper. Dit wordt vooral veroorzaakt door de enorme hoeveelheden broed van beide soorten. Dit in tegenstelling tot de slijkgaper die in 1979 nauwelijks broedval had en vooral voorkomt bij de Neshut, Inclusief broed worden in dit najaar gigantische macrobenthos-dichtheden van 1823 eks. m^{-1} bij Nes en 3571 eks m^{-1} bij de Oere gevonden. Omdat de mossel vooral op de dammen groeit, die buiten de bemonsteringen vallen, is daar slechts weinig informatie over.

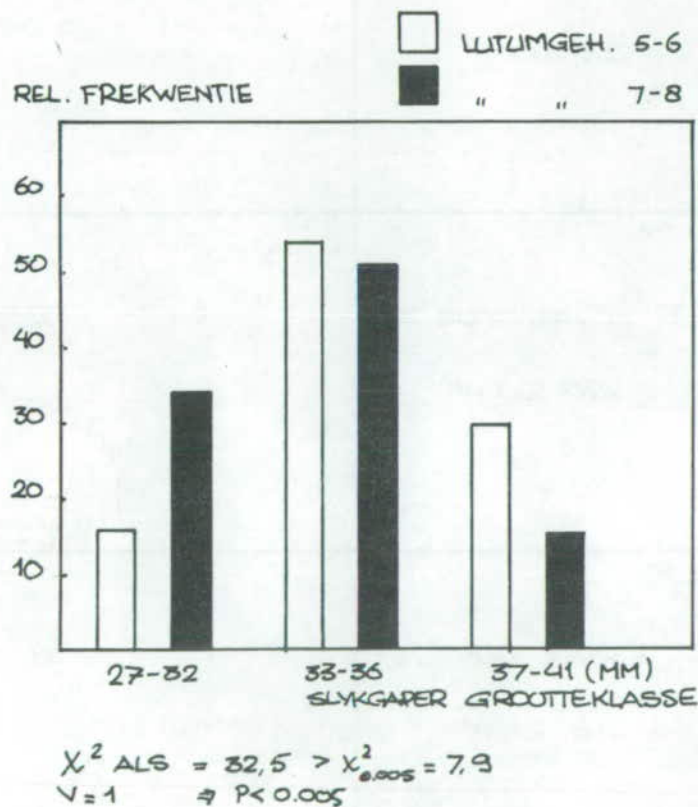


Figuur 14.2. Aanwezige biomassa (percentage van aanwezige aantallen) in de landaanwinning bij Moddergat. Boven zijn de gegevens van de Moddergat-hut gepresenteerd, terwijl in het onderste deel de Nes-hut gegevens staan (bemonsteringen augustus-september 1979).

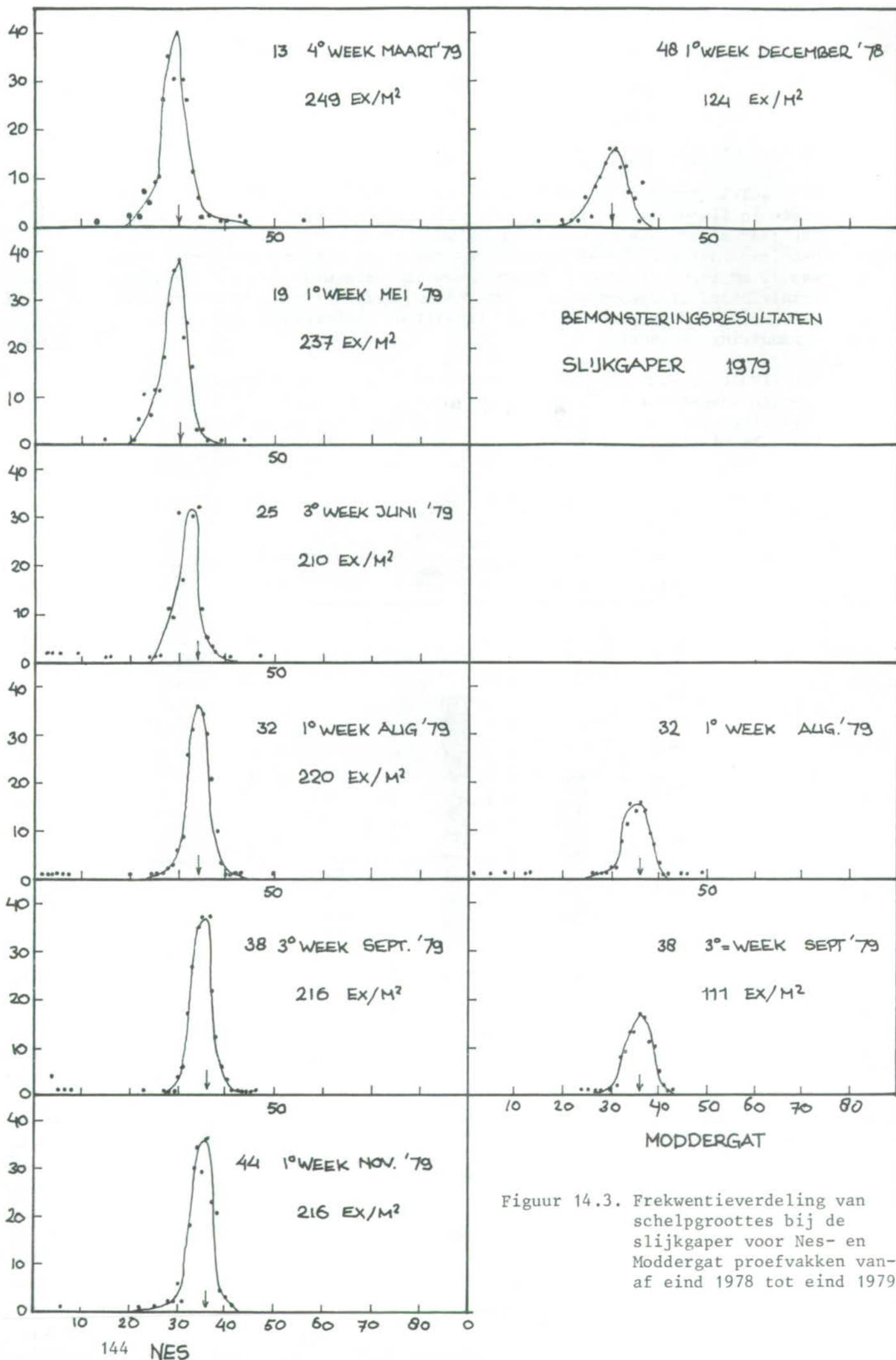
14.3.1. Slijkgaper (*Scrobicularia plana*)

De resultaten van de verschillende bemonsteringen in 1979 zijn weergegeven in figuur 14.3. Vrijwel alle slijkgapers hadden in het begin van het jaar afmetingen tussen 20 en 40 mm, terwijl dit aan het eind van het jaar tussen 25 en 45 mm lag. De gemiddelde schelpenlengte verschoof van 30 mm in maart naar 36 mm in november. Gedurende de zomer is er weinig broed bijgekomen. Er is vooral een sterke afname te zien in dichtheden tussen maart en juni, terwijl de najaarsdichtheden weinig verandering laten zien.

Uit figuur 14.4. blijkt dat er een verschil in grootte bestaat tussen zandige vakken ($\leq 6\%$ lutum) en slikkige ($> 6\%$ lutum): in de slikkige vakken zijn de slijkgapers i.h.a. kleiner dan in de zandige vakken (χ^2 -test $P < 0.005$).

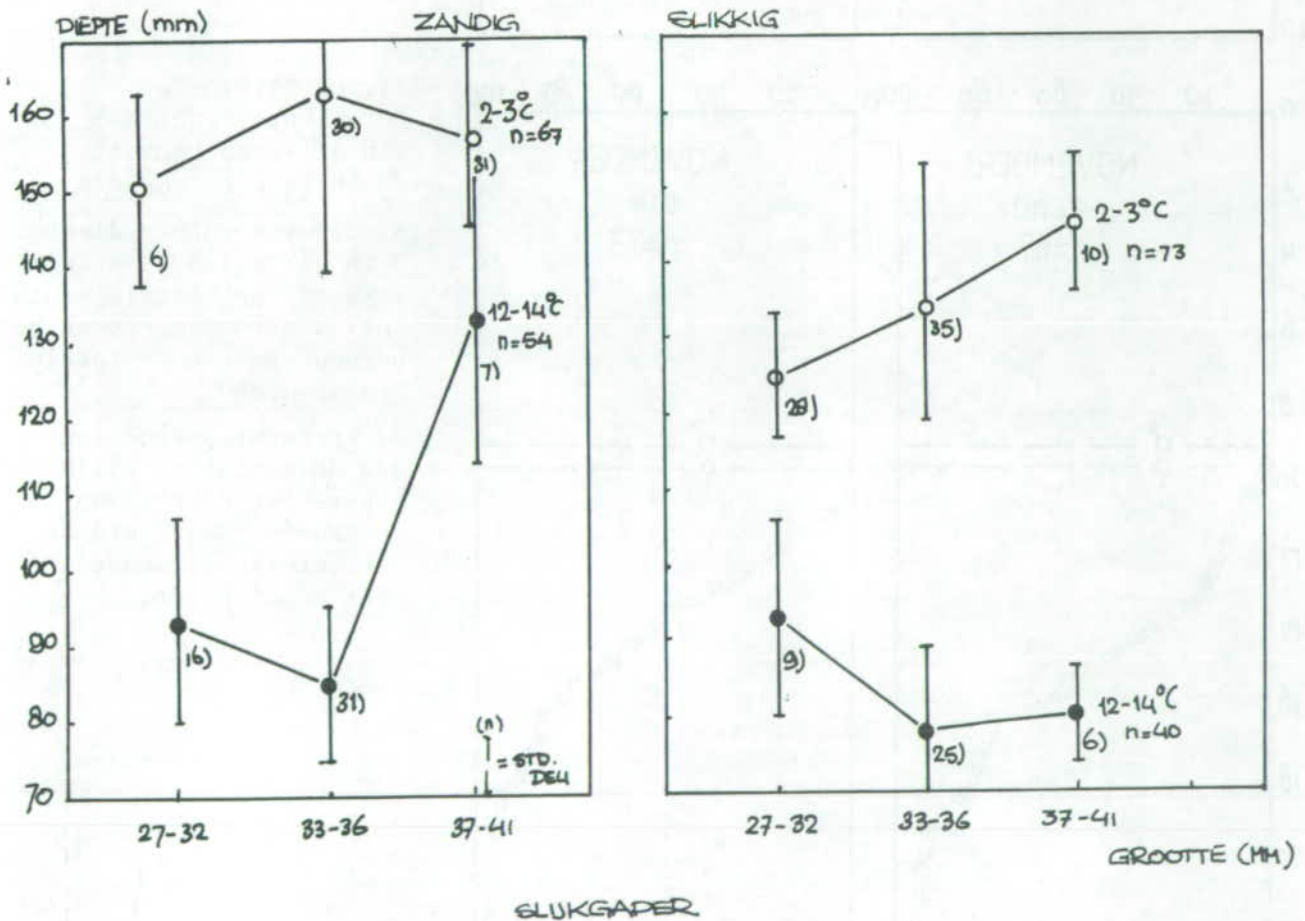


Figuur 14.4. Relatieve frequentie van verschillende grootteklassen slijkgaper bij verschillende lutumgehaltenes.

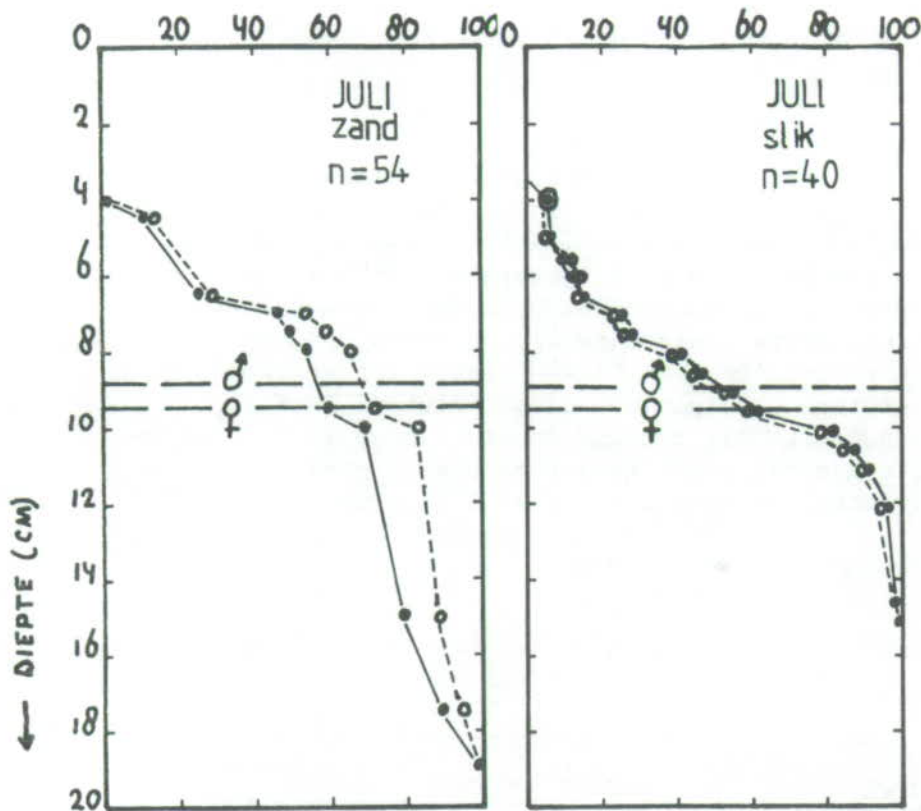


Figuur 14.3. Frekwentieverdeling van schelpgroottes bij de slijkgaper voor Nes- en Moddergat proefvakken vanaf eind 1978 tot eind 1979

Echter voor het scholekster fourageren is vooral van belang te weten welke fractie van de slijkgapers bereikbaar is en daarmee tot de potentiële prooien kan worden gerekend. Daartoe is in een tweetal periodes de diepte van voorkomen van een aantal slijkgapers (van bekende grootte) bepaald. Dit gebeurde in vakken met bekende lutumgehaltes. Zoals o.a. bij de strandgaper is aangetoond door Bloksma, Ens en de Vries (1979) kan er een relatie bestaan tussen diepte van voorkomen en schelpenlengte, waarbij grotere schelpen ook dieper zitten. In figuur 14.5. is aangegeven in hoeverre dit verband ook te vinden is bij slijkgapers, als onderscheid gemaakt wordt tussen zandige ($\leq 6\%$ lutum) en slikkige vakken ($> 6\%$ lutum) en augustus (12-14 C°) tegenover november (2-3 C°).

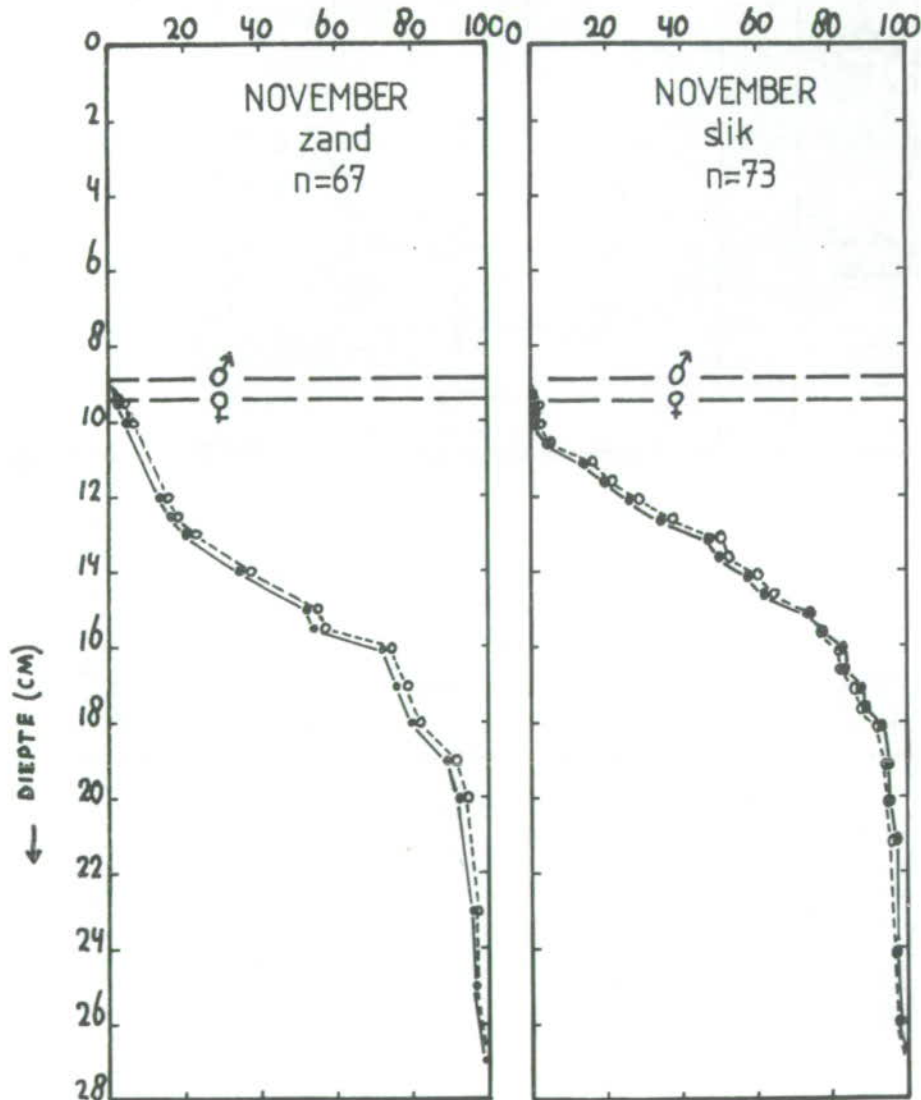


Figuur 14.5. Gemiddelde diepte van voorkomen van verschillende grootteklassen slijkgapers onder verschillende omstandigheden en bij verschillende temperaturen.

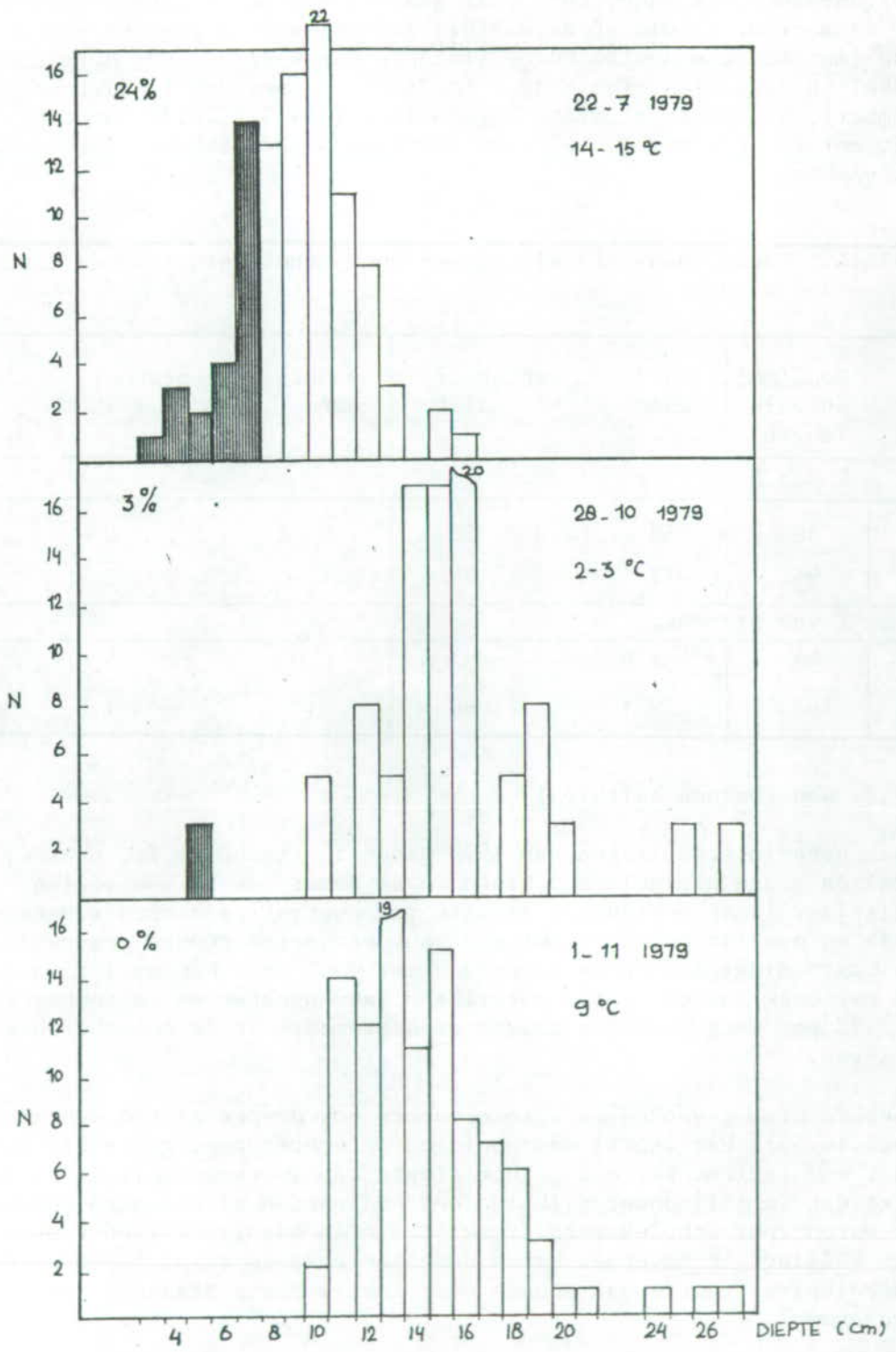


% N-TOTAAL (○)
% ADW-TOTAAL (●)

SLIJKGAPER



Figuur 14.6.
Bereikbare fractie van slijkgapers voor ♂♂ en ♀♀ scholeksters.
A. Gesummeerd per diepte. Open circels het percentage van het totale aantal. Gesloten rondjes geven het percentage van de totale biomassa aan.
B. Frekwentieverdeling van de aantallen slijkgapers per diepte van voorkomen. Gearceerd is het bereikbare aandeel voor scholeksters



Figuur 14.6.B.

In figuur 14.6. is aangegeven welk aandeel van de slijkgapers bereikbaar is voor de scholeksters, waarbij onderscheid is gemaakt tussen 1. ♂♂ (met korte snavels) en ♀♀ (langere snavels); 2. het bereikbare aandeel in aantallen of biomassa (mg ADW); 3. seizoen (juli tegenover november); 4. substraat (zand tegenover slik). Dit leidt tot tabel 14.5. met in juli zo'n 50-60% van de biomassa bereikbaar tegen 0-5% in november.

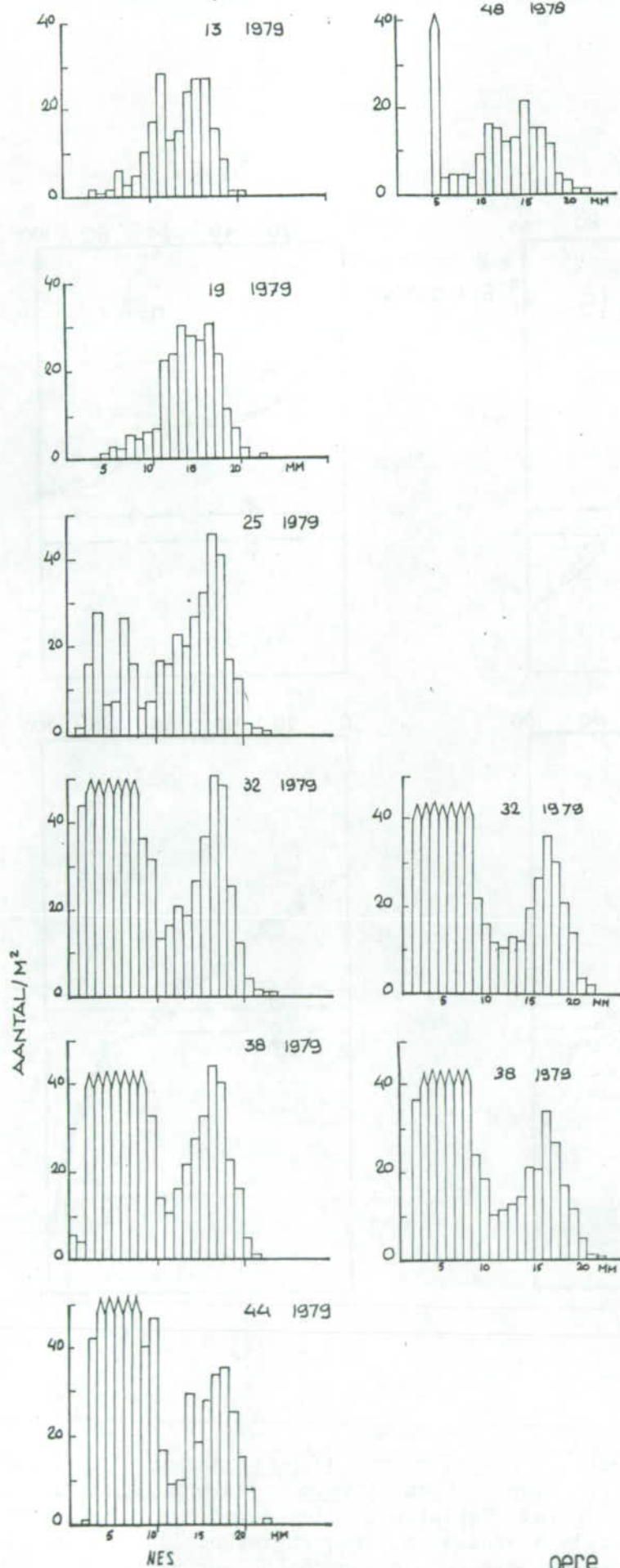
Tabel 14.5. Bereikbaarheid slijkgaper voor scholeksters in de landaanwinning.

| | Gem. (mm) snavel- lengte | Juli t/m september zand slik | | vanaf 1/2 september zand slik | |
|----------------|--------------------------------|--|------|---|-----|
| % van N | | | | | |
| ♂ | 88 | 69 | 50 | 0 | 0 |
| ♀ | 94 | 73 | 59 | 4 | 2 |
| % van Biomassa | | | | | |
| ♂ | 88 | 57.0 | 51.8 | 0.0 | 0.0 |
| ♀ | 94 | 59.1 | 60.6 | 2.1 | 1.0 |

14.3.2. Non (Macoma balthica)

De bemonsteringsresultaten van 1979 staan in figuur 14.7., waarbij vooral de grote hoeveelheden broed in de zomer van 1979 opvallen. In dit jaar is de gemiddelde grootte van overjarige nonnen verschoven van 16 mm naar 18 mm. De dichtheid van overjarige nonnen gedurende onze waarnemingsperiode is afgenomen met 1.4% voor Nes en 1.8% voor Oere per week tussen de bemonsteringen van augustus en september en met 2.7% per week voor Nes tussen de september- en de november-bemonsteringen.

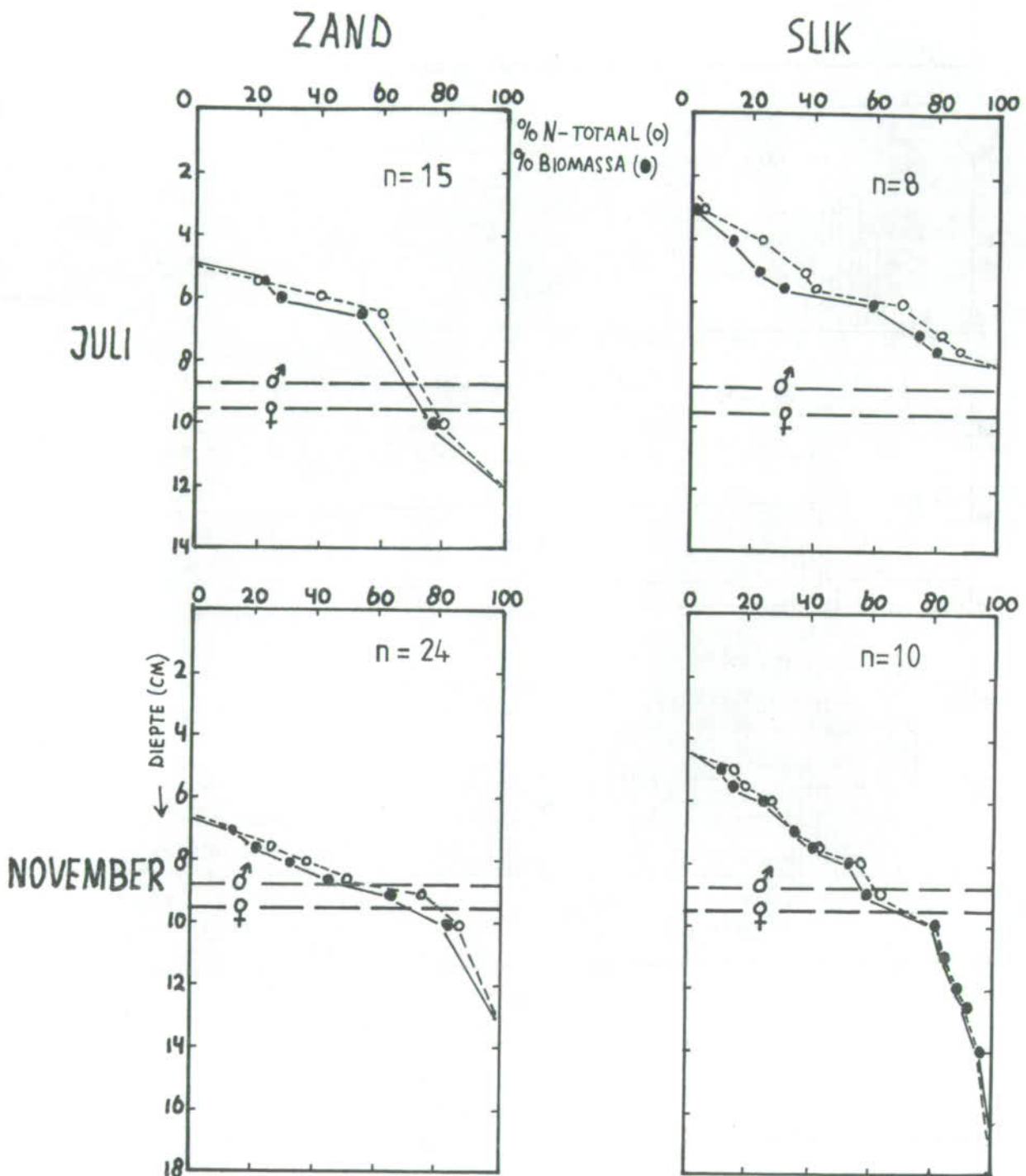
We hebben niet gevonden dat grote nonnen ook dieper zitten dan kleine (tabel 14.6.). Het aantal waarnemingen is echter gering. In figuur 14.8. is het cumulatieve percentage per diepte van voorkomen uitgezet. Het blijkt dat in juli onder slikkige omstandigheden alle nonnen bereikbaar waren voor scholeksters, terwijl dit in zandige vakken tussen de 70 en 80% lag. In november waren deze percentages resp. 50-80 en 60-70%. De bereikbare fractie van nonnen voor scholeksters staan in tabel 14.7. aangegeven.



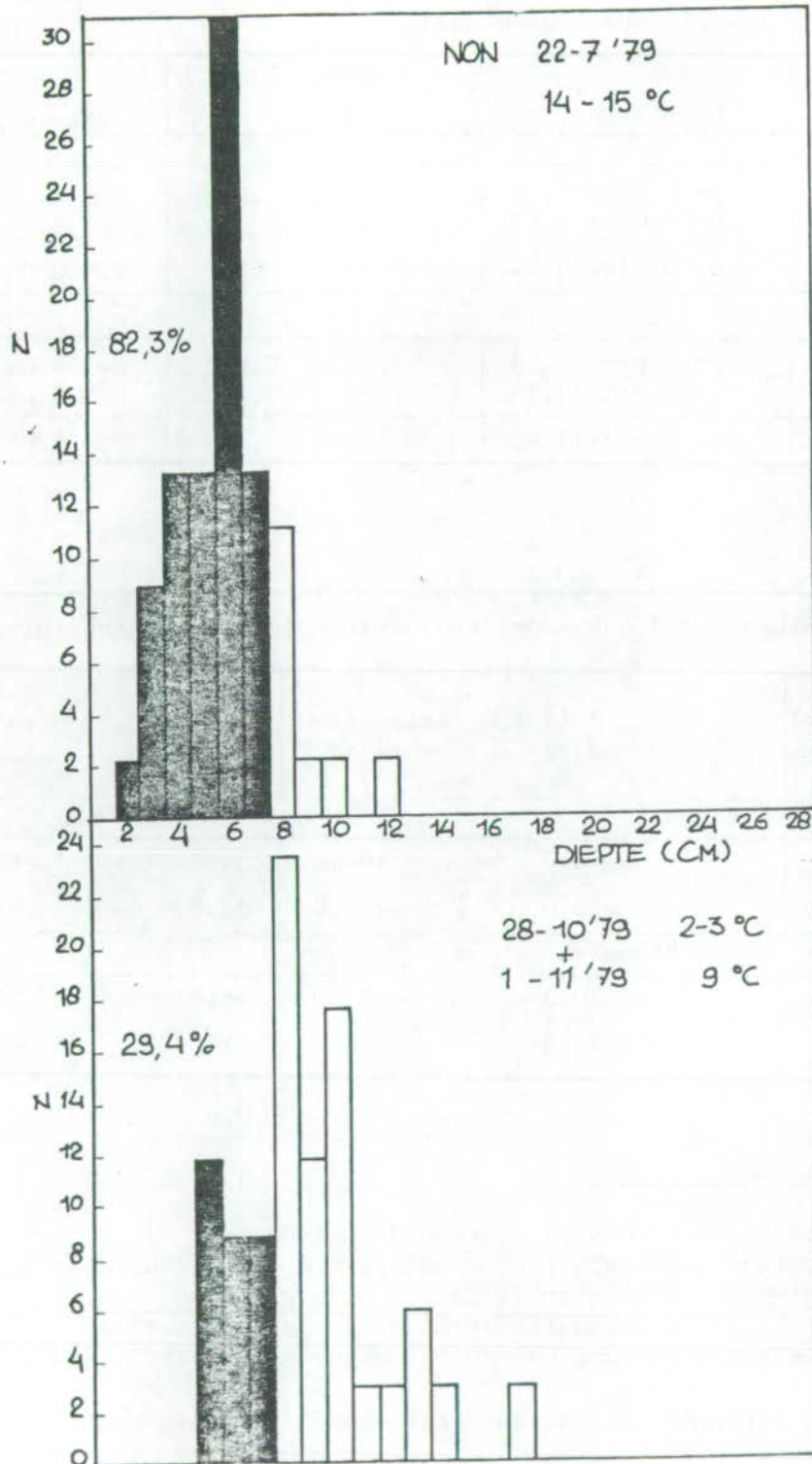
Figuur 14.7.
 Frekwentieverdeling
 van schelpgroottes bij
 de non voor Nes- (links)
 en Moddergat (rechts)
 proefvakken vanaf eind
 1978 tot eind 1979

oere

NON



Figuur 14.8. Bereikbare fractie van nonnen voor ♂♂ en ♀♀ scholeksters-
 A. gesummeerd per diepte. Open cirkels geven het percentage van het totale aantal. Gesloten rondjes geven het percentage van de totale biomassa. B. frequentieverdeling van de aantallen nonnen per diepte van voorkomen. Het bereikbare aandeel voor scholeksters is gearceerd.



Figuur 14.8.B.

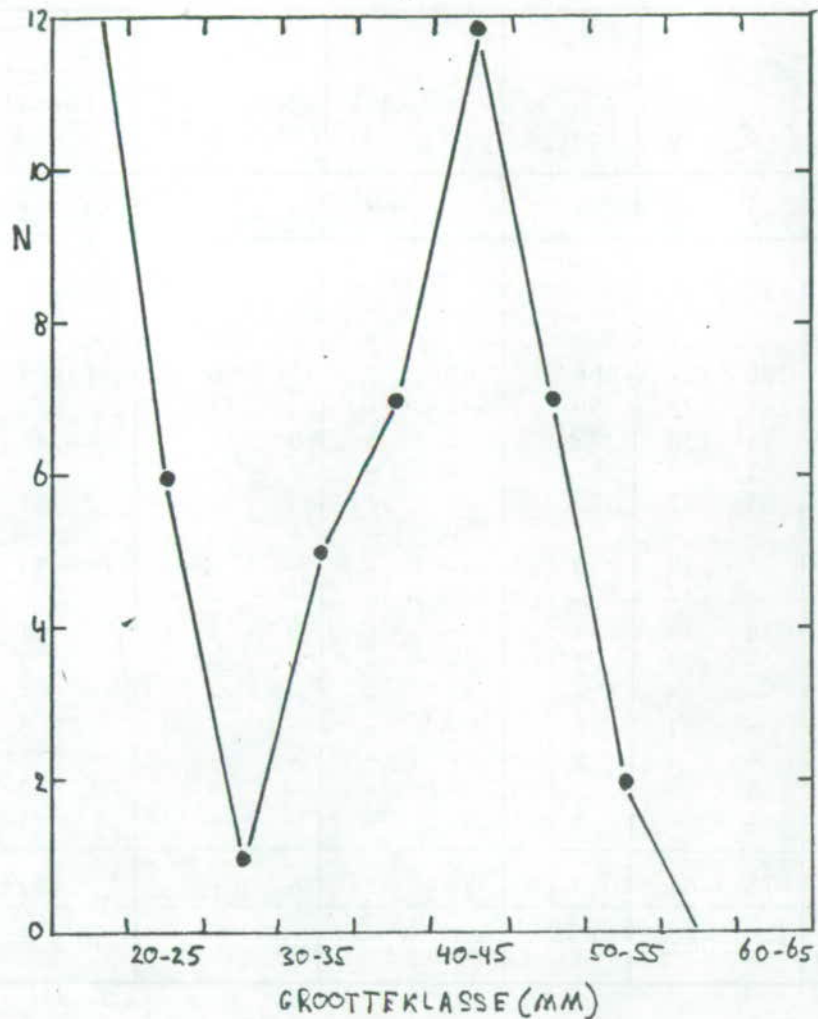
| Tabel 14.6. Verband tussen grootte (y in mm) en diepte van ingraven (x in mm) bij Non (<i>Macoma balthica</i>). | | | | |
|---|----------------------|----|--------|------------|
| Lutum | Regressie | n | r | sign. |
| Juli | | | | |
| 5-6 | $y = 0.08x + 12.06$ | 15 | 0.410 | $P > 0.05$ |
| 7-8 | $y = 0.05x + 10.87$ | 8 | 0.183 | $P > 0.05$ |
| totaal | $y = 0.09x + 10.79$ | 23 | 0.357 | $P > 0.05$ |
| November | | | | |
| 5-6 | $y = 0.03x + 14.18$ | 24 | 0.282 | $P > 0.05$ |
| 7-8 | $y = -0.01x + 19.15$ | 10 | -0.213 | $P > 0.05$ |
| totaal | $y = 0.02x + 15.41$ | 34 | 0.193 | $P > 0.05$ |

| Tabel 14.7. Bereikbaarheid non voor scholeksters in de landaanwinning. | | | | | |
|--|----|------------------------------|-------|-------------------------------|------|
| gem. (mm) snavel-lengte | | Juli t/m september zand slik | | vanaf 1/2 september zand slik | |
| % van N | | | | | |
| ♂ | 88 | 72.0 | 100.0 | 54.5 | 61.4 |
| ♀ | 94 | 78.0 | 100.0 | 80.8 | 70.4 |
| % van Biomassa | | | | | |
| ♂ | 88 | 70.2 | 100.0 | 56.0 | 57.0 |
| ♀ | 94 | 75.3 | 100.0 | 73.0 | 70.0 |

14.3.3. Mossel (*Mytilus edulis*)

Mossels komen rond de hutten veel voor op de rijdsdammen, die buiten de bemonsteringen worden gehouden, Echter wel is het een belangrijke prooi-soort. Over de grootteverdelingen is daarom weinig bekend. Soms bevinden zich mossels in de bemonsteringen en dit gecombineerd met een aantal exemplaren gemeten apart van de bemonsteringen levert figuur 14.9.

Omdat mossels op het wadoppervlak aan vast substraat vastgehecht zijn, zijn ze altijd bereikbaar.



Figuur 14.9. Grootteklasse-verdeling van mossels.

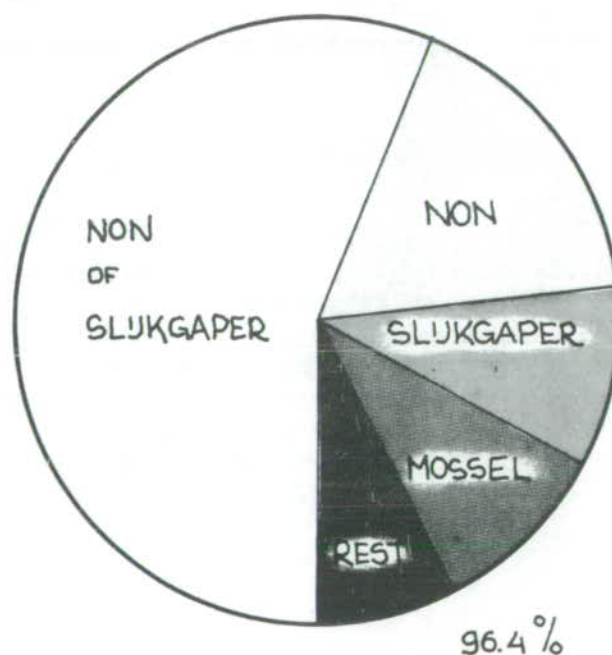
14.4. Voedselkeuze en grootteselectie

14.4.1. Voedselkeuze

Een duidelijke voedselvoorkeur voor bivalven blijkt duidelijk uit tabel 14.8. en uit figuur 14.10 die op deze tabel gebaseerd is. Ongeveer 96% van de 3200 waargenomen prooien zijn tweekleppigen: non, slijkgaper en mossel. Een belangrijke categorie bestaat uit de onder het wadoppervlak opgegeten schelpen, die vooral non en slijkgaper zijn. Nl. kokkels kwamen vrijwel niet voor en overjarige strandgapers zaten meestal op een voor scholeksters onbereikbare diepte, terwijl éénjarige strandgapers meestal nog te klein waren om te worden geconsumeerd.

Tabel 14.8. Menusamenstelling van verschillende groepen scholeksters in de Friese landaanwinning, najaar 1979. Absolute aantallen zijn gepresenteerd.

| | adult | | Loetje | subadult | | juveniel | | totaal | % van totaal |
|----------------|-------|------|--------|----------|-----|----------|-----|--------|--------------|
| | ♂ | ♀ | | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ | | |
| n individuen | 12 | 16 | 1 | 1 | 2 | 1 | 1 | 34 | |
| prooi-soort | | | | | | | | | |
| Non/Slijkgaper | 280 | 757 | 668 | 40 | 7 | 15 | 56 | 1823 | (57.1) |
| Non | 231 | 175 | 99 | 12 | 11 | 4 | 39 | 571 | (17.9) |
| Slijkgaper | 56 | 130 | 139 | 2 | 5 | 3 | 11 | 346 | (10.8) |
| Strandgaper | 3 | 1 | - | - | - | - | - | 4 | (0.1) |
| Mossel | 81 | 47 | 122 | 25 | 61 | 1 | - | 337 | (10.6) |
| Kokkel | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Alikruik | 2 | 29 | 2 | - | - | - | - | 33 | (1.0) |
| worm spec. | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Nereis | 18 | 18 | 18 | - | 1 | 3 | 3 | 61 | (1.9) |
| Arenicola | - | 2 | 1 | - | - | - | - | 3 | (0.1) |
| Lanice | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Heteromastus | - | 1 | 2 | - | - | - | - | 3 | (0.1) |
| Garnaal | - | 1 | 2 | - | - | - | - | 3 | (0.1) |
| Krab | 4 | - | 5 | - | - | - | - | 9 | (0.3) |
| Vis | - | - | 1 | - | - | - | - | 1 | - |
| Totaal | 675 | 1161 | 1059 | 79 | 85 | 26 | 109 | 3194 | (100) |
| % Totaal | 21.1 | 36.3 | 33.2 | 2.5 | 2.7 | 0.8 | 3.4 | | |



Figuur 14.10. Prooi-keuze van scholeksters in de landaanwinning bij Moddergat, najaar 1979.