

## Themadag "Het leven is kiezen, ook voor Scholeksters"

Op zaterdag 11 april 1992 organiseerde de NOU in samenwerking met de afdeling Dieroecologie van de Rijksuniversiteit Groningen en het Instituut voor Taxonomische Zoölogie (ITZ) van de Universiteit van Amsterdam een themadag in Amsterdam. De bijeenkomst werd ingeleid door Jan Wattel (ITZ), die de plaats van de Scholeksters in het systematische overzicht van de vogels verduidelijkte in het licht van de daarop volgende lezingen.

### Het voordeel van een lange snavel is dat je hem overal in kunt steken

JAN B. HULSCHER

Evenals de meeste steltlopers vertonen Scholeksters zogenaamde "omgekeerde" seksuele dimorfie voor lichaams grootte. De wijfjes zijn in het algemeen zwaarder en hebben langere vleugels en poten en veelal ook langere snavel dan de mannetjes. Bij de meeste andere vogelgroepen zijn juist de mannetjes groter ("gewone" seksuele dimorfie). Bij Scholeksters liggen de grootste verschillen tussen mannetjes en vrouwtjes in de snavel. De snavellengte van broedvogels op Schiermonnikoog is voor de mannetjes gemiddeld 69.9 mm (spreiding 60-77 mm), voor de vrouwtjes 78.2 mm (spreiding 70-91 mm). Daarentegen is bij de mannetjes de voorste helft van de snavel over de volle lengte iets hoger en breder en dus op dwarsdoorsnede groter dan bij de vrouwtjes. Daardoor is de snavel van het mannetje steviger gebouwd dan die van het vrouwtje. Met het verschil in snavelbouw gaat een kwantitatief verschil in prooi keus gepaard (tabel 1). De korte stevige snavel van het mannetje lijkt goed aangepast aan het openen van grote schelpdieren met een stevige schelp, de lange en dunne snavel van het wijfje aan het eten van

Tabel 1. Percentages van het totale aantal mannetjes (N = 383) en vrouwtjes (N = 360) waarvan gezien is dat de aangegeven prooi gegeten werd.

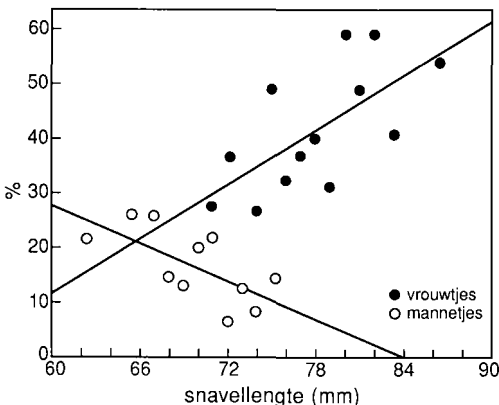
	ingraaf- diepte (cm)	mannetjes	wijfjes	P chi <sup>2</sup>
kokkel	0-1.5	14.1	10.0	ns
nonnetje	2-5	82.0	76.4	ns
strandgaper	5-20	19.6	36.1	< 0.001
zeeduizendpoot	0-20	42.6	65.6	< 0.001
wadpier	0-25	4.7	13.1	< 0.001

wormen. Bij de wijfjes neemt het percentage wormen in het dieet toe naarmate de snavel langer is. Dit is niet het geval bij de mannetjes (figuur 1). Uiteindelijk willen we begrijpen hoe selectie de snavelbouw heeft beïnvloed. Waarom is de vorm bij de mannetjes gegaan in de richting van een korte stevige snavel, bij de wijfjes in de richting van een lange dunne? Heeft seksuele selectie hierbij een rol gespeeld?

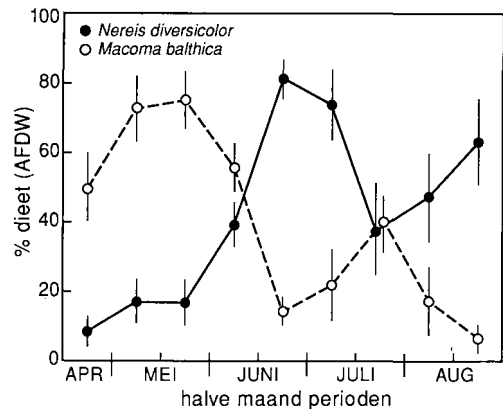
### Seizoensveranderingen in dieetkeuze: kiezen tussen nonnetjes en zeeduizendpoten

ARJO BUNSKOEKE

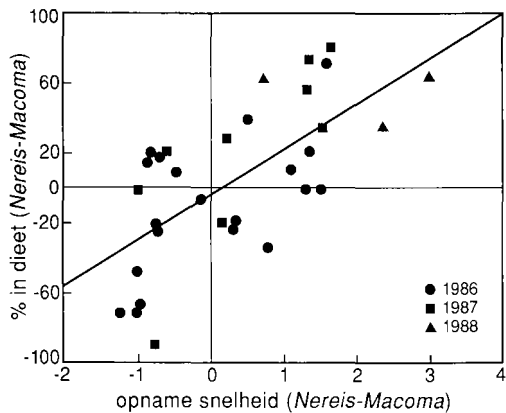
In het broedseizoen 1986 (Schiermonnikoog) werd waargenomen dat de Scholeksters hun prooi keus veranderen (figuur 2). Een dergelijke prooi keusverandering in het broedseizoen is niet uniek, maar is ook in andere jaren waargenomen. In het voorjaar werd het dieet bepaald door het nonnetje *Macoma balthica*; in de zomer was de zeeduizendpoot *Nereis diversicolor* de dominante prooi. Het zoekgedrag van Scholeksters die *Nereis* eten (snel lopen, weinig pikken) blijkt te verschillen van Scholek-



Figuur 1. Percentage *Nereis* in het dieet van mannetjes en vrouwtjes Scholeksters in relatie tot hun snavellengte.



Figuur 2. Percentage *Nereis* en *Macoma* in de voedselopname per halfmaandelijke periode.



Figuur 3. Verschil in aandeel *Nereis* en *Macoma* in menu uitgezet tegen het verschil in voedselopname van deze prooien. Elk punt is het gemiddelde van één individu. Individuen die relatief veel *Nereis* eten bereiken met deze prooi-soort ook de grootste opname (punten rechtsboven in de figuur), individuen die relatief veel *Macoma* eten bereiken daarmee ook een hogere opname dan met *Nereis* (punten linksonder in de figuur).

sters die *Macoma* eten (langzaam lopen, veel pikken). Tevens is gebleken dat gedurende een foerageerperiode een van beide prooien wordt gegeten. Een ander opvallend fenomeen is het feit dat, hoewel alle waargenomen Scholeksters hun prooi-keus veranderen van *Macoma* naar *Nereis*, individuele Scholeksters een duidelijke voorkeur hebben voor één prooi-soort.

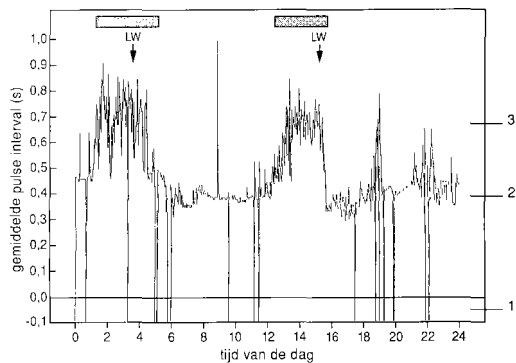
Voor het begrijpen van de dieetverandering in termen van Optimal Foraging moet dan ook gebruik gemaakt worden van de gegevens per individu (figuur 3). Een mogelijke oorzaak van de keuzeverandering is de achteruitgang van de conditie van de *Macoma*'s gedurende de zomer onder invloed van een hogere zee-watertemperatuur. Hierdoor neemt de energieopbrengst per gram *Macoma* af, zodat een Scholekster meer *Macoma*'s moet eten om hetzelfde (aan energie) binnen te krijgen.

### The application of motion sensitive transmitters to record activity and foraging patterns of Oystercatchers

KLAUS-MICHAEL EXO & G. SCHEFFARTH

Studying time budgets of coastal and inland breeding Oystercatchers we are interested in systematic long-time records of timing and duration of foraging behaviour. Visual observations are often limited to daytime or to certain areas, for example at night to the breeding territory. Oystercatchers, like other waders, are active day and night. In our study area, Mellum island, the distance between breeding and feeding territory is often about 1 to 2 km.

We developed a computer-controlled telemetry system which allows to monitor all those parameters encoded by different pulse-rates, e.g. different types of behaviour (activity, foraging, incubation) as well as physiological parameters. The system overcomes the limitations in time and space of visual observations. The monitored data sets are more complete than data sets obtained by visual



Figuur 4. Example of an original telemetry activity record. Given are the average pulse intervals per 20 sec. Times of foraging are indicated by slow and varying pulse rates (3), respectively, all other times are indicated by fast pulse rates (2). Additionally, main foraging periods are marked by bars at the top of the figure. (1) Bird outside transmitter range. Arrows indicate times of low water.

observations and enable us to estimate time and energy budgets more exactly (figure 4).

In my talk I concentrated on biological problems and showed how to use radio-transmitters to monitor various types of behaviour of Oystercatchers. It should be no problem to develop the proposed transmitter design to study activity patterns in other wader species.

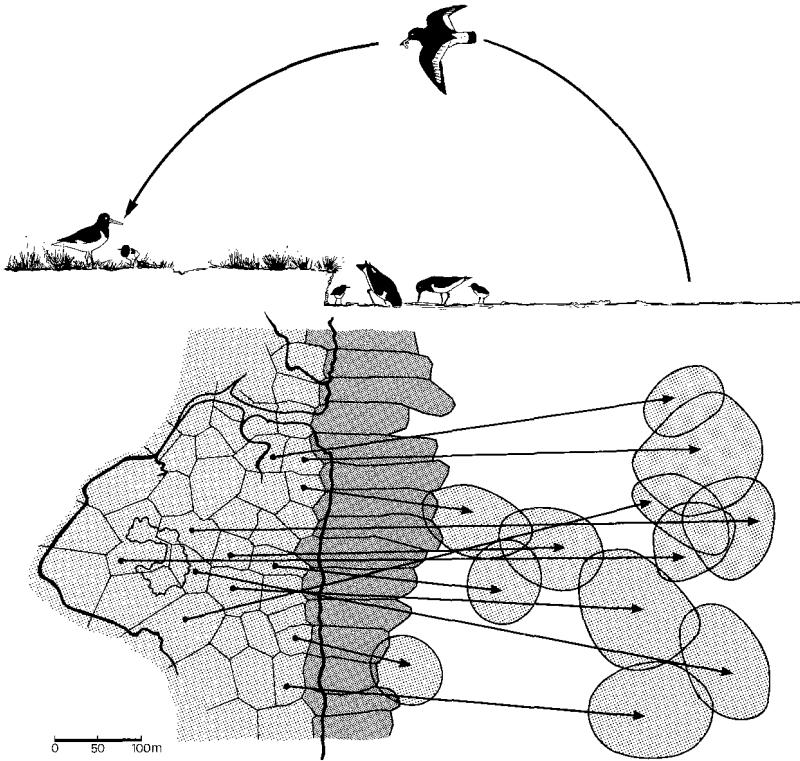
### De onvermijdelijke ongelijkheid in de scholekstermaatschappij

BRUNO J. ENS

In tegenstelling tot veel andere steltlopersoorten zijn jonge Scholeksters geheel afhankelijk van hun ouders voor hun voedselvoorziening. Dit simpele gegeven heeft verstrekkende gevolgen in het onderzoeksgebied op de kwelders van Schiermonnikoog, waar de Scholeksters wel kunnen nestelen, maar voor hun voedsel aangewezen zijn op het wad. Hokkers verdedigen een nest-territorium op de rand van de kwelder alsmede het aangrenzende wad (figuur 5). Wippers broeden verder landinwaarts en moeten over de hokkers heen vliegen om hun verder op het wad gelegen voedsel-territorium te bereiken. Naarmate de jongen groeien wordt hun voedselbehoefte groter en veel wippers slagen er dan vaak niet in voldoende voedsel aan te voeren, zodat de jongen omkomen van de honger. Het gevolg is dat hokkers gemiddeld drie tot vier keer zoveel vliegvlugge jongen produceren als wippers. Dit gegeven leidt tot de vraag die mij de afgelopen jaren het meest gekweld en gefascineerd heeft: waarom vestigen zoveel dieren zich in wipper-territoria als het zo overduidelijk is dat deze van slechte kwaliteit zijn?

(1) De meest voor de hand liggende gedachte is misschien dat de goede vechtersbazen erin slagen zich een plaats op de rand te veroveren, terwijl de kneuzen niets anders rest dan zich te vestigen in een slecht territorium. Er zijn geen opvallende morfologische verschillen tussen hokkers en wippers. Dat sluit natuurlijk niet uit dat er hele subtiele, maar desondanks doorslaggevende verschillen bestaan.

Figuur 5. Hokker- en wip-  
perterritoria.



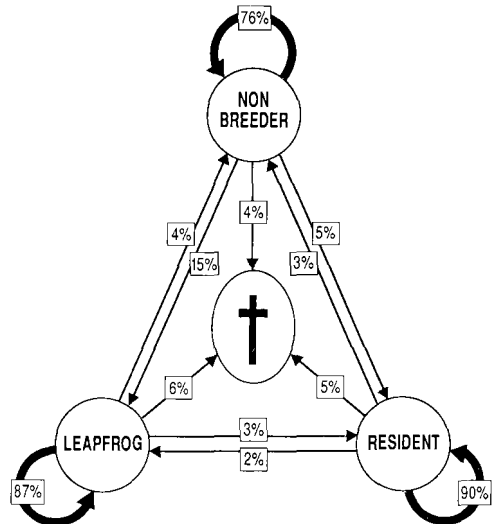
(2) Voordat een Scholekster voor het eerst tot broeden komt, gaat hij/zij een aantal jaren als soos-vogel door het leven. Als Scholeksters op grond van hun eigen ervaring moeten leren wat goede en slechte territoria zijn, zou het kunnen dat een deel van de dieren door toeval "geloofd" dat wipper-territoria het beste zijn. Er zijn verschillende aanwijzingen dat de concurrentie om de beste territoria het sterkst is, hetgeen aannemelijk maakt dat de soosvogels goede van slechte territoria kunnen onderscheiden.

(3) Het zou kunnen dat goede territoria hoge defensiekosten vereisen, met als gevolg een hogere sterftekans. Waarschijnlijk is er nauwelijks verschil in sterftekans tussen hokkers en wippers. Figuur 6, waarin voor elk "type" Scholekster de jaarlijkse kans is weergegeven om van status te veranderen, laat zien dat als er al een verschil is, wippers een hogere sterftekans hebben, geen lagere.

(4) Misschien dienen slechte territoria als opstapje voor goede territoria? Figuur 6 laat zien dat een enkele wipper er wel eens in slaagt tot hokker te promoveren, maar veel zijn het er niet: slechts één op de vier wippers die van status verandert promoveert tot hokker. Berekeningen op grond van figuur 6 laten zien dat het verwachte nakomelingschap over het hele leven veel lager is voor dieren die zich als wipper vestigen, dan voor dieren die zich als hokker vestigen.

(5) Tot nu toe lijkt de zogenaamde wachtrijhypothese het meest aannemelijk. Deze veronderstelt dat jonge Scholeksters die voor het eerst in het broedgebied komen kijken zich vrijwel meteen in een wipperterritorium kunnen vestigen. Een hokkerterritorium daarentegen vergt een groot aantal "wachjaren" als soosvogel vanwege de sterke concurrentie. Veel soosvogels zullen voortijdig in

de "wachtrij" het loodje leggen, terwijl de succesvolle dieren pas op latere leeftijd aan voortplanting kunnen beginnen. Het lijkt er dus op dat de verschillen in de scholekstermaatschappij ontstaan door de wachtrij voor de goede territoria. Zelfs als alle jonge Scholeksters even goed kunnen vechten zorgen onontkoombare ruimtelijke verschillen er via de wachtrij voor dat er grote verschillen in reproductief succes tussen de gevestigde dieren blijven bestaan.



Figuur 6. Kans op verandering van status.

## Haastige spoed is zelden goed: waarom alleen geduldige Scholeksters de top kunnen bereiken

HENK P. VAN DER JEUGD

Hoewel Scholeksters reeds in hun derde levensjaar in staat zijn tot broeden ligt de leeftijd waarop dit in werkelijkheid gebeurt veel hoger (figuur 7). Op Schiermonnikoog blijkt 31% van alle Scholeksters die in staat zijn tot broeden dit niet te doen, wat aan kan geven dat de concurrentie om een nestplaats intens is. Jonge Scholeksters beginnen vanaf hun derde jaar actief mee te doen aan deze competitie. Ze komen terug in het broedgebied en houden zich op op de soos. Een soos onderscheidt zich van een normale hoogwatervluchtplaats, waar de jongere vogels vooral zitten, doordat ze uitsluitend in het broedseizoen bezet is en er zowel tijdens hoog als laag water vogels verblijven.

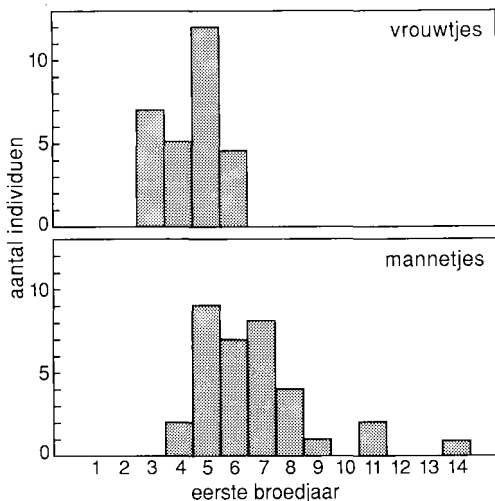
Er zijn verschillende manieren waarop niet-broedvogels een territorium proberen te bemachtigen.

(1) Sommige verdedigen een territorium op het wad direct grenzend aan de hokkerterritoria om zo een constante druk uit te kunnen oefenen. Deze hoopvolle hokkers zijn nauwelijks agressief buiten hun territorium en nemen niet deel aan alternatieve manieren die tot het verkrijgen van een nestplaats kunnen leiden. Het kan vele jaren duren voordat deze vogels een, hoogwaardig, hokkerterritorium verkrijgen.

(2) Andere zijn zeer agressief op de soos, gelegen in het broedgebied, en proberen hier een, laagwaardig, wipperterritorium te krijgen. Het lijkt er op dat de wachttijden voor zo'n territorium veel korter zijn. Eenmaal in het bezit van een wipperterritorium komt het zelden voor dat de vogels "opschuiven" naar een beter hokkerterritorium.

(3) De laatste categorie vogels is niet territoriaal maar is wel zeer agressief op de soos, doet mee aan vliegende "tepiet-ceremonies" en dringt binnen in territoria van broedvogels. Alles wijst erop dat deze vogels informatie verzamelen over territoria en hun eigenaren om zo de "zwakke plekken" op te sporen.

Van alle op de soos aanwezige Scholeksters is 77% niet-



Figuur 7. Leeftijd waarop voor de eerste maal wordt gebroed.

broedvogel. Er zijn grote verschillen in de tijd die verschillende vogels op de soos doorbrengen. Vogels met een hoge dominantie op de soos komen vroeg, minder dominante beesten pas later. De hoopvolle hokkers vormen in dit licht de meest extreme categorie; ze komen het laatst en nemen niet deel aan interacties.

Vliegende tepiet-ceremonies vinden vooral plaats boven de hokkerterritoria, en lijken een krachtmeting te zijn tussen territoriumeigenaren en niet-broedvogels. De vliegende tepiet-ceremonies en de druk van de hoopvolle hokkers visualiseren in feite de lange wachtrij voor de hokkerterritoria.

Hoewel elk jaar een aantal lege plekken ontstaat door het overlijden van een of beide territoriumeigenaren, zijn het vooral vogels die al eerder gebroed hebben die hiervan profiteren. Niet-broedvogels zonder broedervaring verdrijven over het algemeen een paar broedvogels van hun plaats of "wringen" zich tussen twee territoria in. Alle niet-broedvogels die dit proberen, de hoopvolle hokkers en wippers, zijn reeds gepaard. Om er in te slagen een territorium op deze manier te verkrijgen is het waarschijnlijk dat het hebben van een partner en een goede samenwerking tussen beide partners noodzakelijk is. De niet-territoriale vogels zijn over het algemeen niet gepaard.

## Niets menselijks is de Scholekster vreemd: de functie van buitenechtelijke copulaties

DIK HEG

In deze voordracht heb ik geprobeerd te schetsen waarom broedvogels van de Scholekster, doorgaans monogaam, soms buitenechtelijke copulaties (Extra-Pair Copulations, EPCs) hebben.

(1) Veel broedpaartjes copuleren voor het eerst meer dan twee maanden voor de eileg. De frequentie van copulaties met de nestpartner (Within-Pair Copulations, WPCs) is het hoogste in de maand voor de eileg.

(2) Het blijkt dat van alle succesvolle copulaties 7.0% en 5.1% voor mannelijke en vrouwelijke broedvogels respectievelijk, EPCs zijn.

(3) De meeste EPCs worden gezien ver voor de eileg, zodat in de maand direct voorafgaand aan de eileg slechts 3.3% van alle copulaties bij de vrouwelijke broedvogels EPCs waren. DNA-fingerprinting van 20 kuikens liet zien dat van slechts één kuiken het genetisch vaderschap niet overeenkwam met de mannelijke nestpartner, maar met de buurman, waarvan gezien was dat hij copuleerde met het vrouwtje voor de eileg. Dit vrouwtje is het broedseizoen daarop overgestapt naar de buurman, en deze vormen nu een broedpaar.

(4) Partners van nieuwe broedparen hebben met meer individuen copulaties, waaronder dus EPCs, dan partners van oude broedparen.

(5) EPCs door mannelijke broedvogels vinden meestal plaats op hun eigen territorium, terwijl de vrouwelijke broedvogels zich vaak verplaatsen naar het territorium van een ander mannetje om EPCs te verkrijgen, veelal de buurman. Dit sexe verschil komt overeen met het algemene patroon van veranderingen in broedterritoria: vrouwelijke broedvogels zijn meer geneigd te veranderen van territorium wanneer ze veranderen van partner (Ens, Safriel & Harris, in druk).

(6) Dit suggereert dat zowel mannelijke als vrouwelijke

Tabel 2. Percentages van de broedvogels die de oude partner behouden, scheiden of weduwe/weduwenaar worden, in relatie tot het voorkomen van EPCs in het voorafgaande seizoen. Alleen individuen behorende tot oude paren met minstens tien waarnemingen van copulaties zijn gebruikt. Vogels die voor het volgende broedseizoen stierven zijn niet gebruikt.

volgend jaar:	zelfde partner	gescheiden	weduwe/weduwenaar	N
vorig jaar EPC(s)				
mannen				
ja	90	5	5	22
nee	86	11	3	35
vrouwen				
ja	100	0	0	11
nee	89	11	0	42

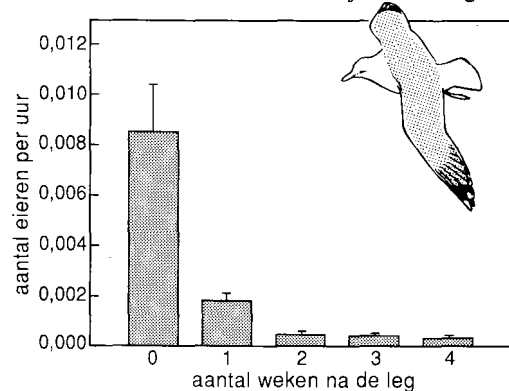
broedvogels EPCs aangaan om te veranderen van partner. Echter, dit is alleen adaptief wanneer de verwachte verbetering in reproductief succes met de nieuwe partner tegen de potentiële kosten van switchen opweegt. Evaluatie van deze kosten blijkt moeilijk, omdat individuen niet alleen in competitie zijn om broedterritoria met individuen van gelijke sexe, b.v. de partner van de beoogde nieuwe partner, maar ook met individuen van de andere sexe, b.v. in de vorm van gepaarde niet-broedvogels. Derhalve kan het belangrijk zijn om eerst de nieuwe partner uit te testen op kwaliteit door middel van EPCs: de "mate sampling hypothesis".

(7) In het licht van deze (veranderlijke!) kosten en baten is het dan ook niet verwonderlijk dat hoewel sommige broedvogels EPCs in een seizoen hebben, ze veelal toch niet van partner veranderen in het volgende seizoen (tabel 2).

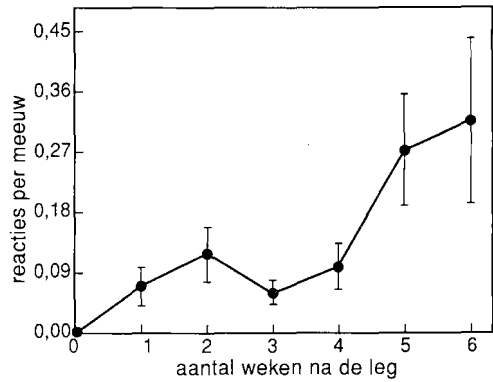
## Bewaak je partner of bewaak je ei: een dilemma

NANETTE VERBOVEN

De hoge sterfte van scholekstereieren en kleine jongen wordt voornamelijk veroorzaakt door predatie. Op de Oosterkwelder op Schiermonnikoog worden de eieren niet alleen geroofd door Zilvermeeuwen maar ook door Stormmeeuwen. Veel lege eischalen worden teruggevonden in de buurt van de stormmeeuwenkolonie. Uit nestcontroles in 1990 bleek dat vooral tijdens de eileg veel



Figuur 8. Snelheid waarmee eieren verdwijnen tijdens de legperiode (0-week) en de weken daarna.



Figuur 9. Percentage overvliegende meeuwen waarop gereageerd wordt met alarmeren en/of verjagen tijdens de legperiode (0-week) en daarna. De jongen komen in de vierde week na de leg uit.

eieren verdwenen (figuur 8). Scholeksters hebben weinig problemen met het verjagen van meeuwen. Waarom verdwijnen er dan toch zoveel eieren?

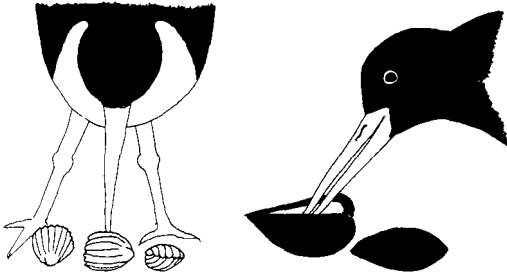
Nestverdediging, gemeten als het percentage overvliegende meeuwen waarop gereageerd werd door alarmeren en/of verjagen, werd intensiever gaande van leg naar 14 dagen oude jongen (figuur 9). Naarmate het nest ouder wordt, neemt de reproductieve waarde ervan toe en daarmee de bereidheid van ouders om het te verdedigen.

Behalve dat het nest tijdens de eileg niet fanatiek wordt verdedigd, zijn ook de ouders in deze periode vaker gelijktijdig afwezig. Voordat het legsel compleet is en het broeden begint, opereert het paar als een eenheid. Mannetje en vrouwtje volgen elkaar overal. Scholeksters kunnen in hun broedterritorium op de kwelder geen voedsel vinden en zijn daarom aangewezen op het wad als foeraergebied. Wanneer beide ouders het broedterritorium verlaten om voedsel te zoeken blijven de eieren onbewaakt achter. Een mogelijke verklaring voor dit *mate-guarding* gedrag is dat het mannetje wil voorkomen dat zijn vrouwtje betrokken raakt in buitenechtelijke copulaties. Dit gaat ten koste van de overlevingskans van de eieren.

## The effect of the European Oystercatcher on shellfish populations

JOHN D. GOSS-CUSTARD, S. MCGRORTY & S. E. A. LE V. DIT DURELL

For most of the year and in most locations, Oystercatchers in NW-Europe take the larger sized shellfish that are also harvested by man. They therefore compete directly with the shellfish industry which, in several countries, is economically important. Furthermore, they are particularly visible competitors. The birds themselves are very conspicuous and forage in large flocks on the open intertidal flats and they also leave the empty shells on the surface where they can easily be seen. Since each bird may eat up to several hundred shellfish each day and feed on the shellfish grounds for at least six months of the year, there is a continuous reminder of their impact on commercial shellfish populations. In contrast other potenti-



ally important predators of shellfish such as other waders and crabs, forage in a much less conspicuous manner. It is therefore not surprising that the Oystercatcher has attracted so much interest as a potential competitor of shell fisheries.

In Britain, the conflict between Oystercatchers and the shellfish industry reached its greatest intensity during the early 1970's when the birds were accused of seriously depleting the stocks of cockles *Cerastoderma edule* in the Burry Inlet, South Wales. The controversy may now arise again in Britain because shell fishing may increase as estuaries are cleaned up. The same issues as to the effect that the birds have on shellfish are again likely to be raised. First, do Oystercatchers deplete shellfish stocks during some winters sufficiently to depress the harvest during the current fishing season? Second, do the birds also have a long-term effect on shellfish abundance so

that the long-term sustainable yield of the fishery is also depressed?

This talk reviews studies that bear on these questions and discusses their findings in the light of the interaction between Oystercatchers and their shellfish prey. In particular it compares the effects that Oystercatchers have on the population dynamics and fishery of cockles and the edible mussel *Mytilus edulis* in both the short-term and the long-term.

*A. Bunscoeke, D. Heg, J. B. Hulscher, H. P. van der Jeugd, Zoölogisch Laboratorium, afdeling Dieroecologie, Rijksuniversiteit Groningen, Kerklaan 30, 9751 NN Haren*

*K.-M. Exo, G. Scheiffarth, Institut für Vogelforschung, An der Vogelwarte 21, DW-2940 Wilhelmshaven, Deutschland*

*B. J. Ens, Instituut voor Bos en Natuuronderzoek, Postbus 167, 1790 AD Den Burg*

*N. Verboven, Nederlands Instituut voor Oecologisch Onderzoek, Boterhoeksestraat 22, Postbus 40, 6666 ZG Heteren*

*J. D. Goss-Custard, S. McGrorty, S. E. A. le V. dit Durell, Institute of Terrestrial Ecology, Furzebrook Research Station, Wareham, Dorset BH20 5AS, UK*