

Habitatkeuze en-gebruik van de kluut

Recurvirostra avosetta

doktoraaalonderzoek

S.T. Tjallingi

mei oktober 1969

Rijks Universiteit Groningen

Faculteit Biologie



KEUZE en GEBRUIK VAN DE HABITAT BIJ DE KLUUT
(*Recurvirostra avosetta*)

Verslag van het doktoraalonderzoek van mei-okt 1969 door Sytse T. Tjallingii

Toelichting bij de digitale versie

Omdat dit onderzoek en dus ook het verslag een belangrijke rol heeft gespeeld bij de strijd om het behoud van de Dollart is dit nu ook digitaal toegankelijk. De oorspronkelijke versie was in gestencilde vorm en niet goed toegankelijk.

Bij het digitaliseren is ernaar gestreefd om de onduidelijkheden in het stencilwerk zoveel mogelijk te verduidelijken door de nummering en sommige teksten te vernieuwen. Vroeger werd Dollart met een t op het eind geschreven.

Ik heb voor dit werk en de rol ik gespeeld heb bij de bescherming van de Dollard een gouden lepelaar van Vogelbescherming ontvangen. Natuurlijk heb ik deze eer gedeeld met de hele werkgroep Dollard, want wij hebben dit samengedaan. Ik wil vooral de rol van Jan Abrahamsen benaderen, een enthousiaste wadloper die het initiatief genomen heeft voor de succesvolle actie om het kanaalplan niet door te laten gaan.

Bij het bekijken van de dia's die ik in 1969 gemaakt heb kwam ik weer helemaal in het doen van het onderzoek terecht. Ik stond weer met mijn lieslaarzen in de modder, liep door de zeeasterbossen en was overweldigd door de duizenden kluten die ik naar de hoogwatervluchtplaatsen zag vliegen. Ik was weer helemaal ontroerd bij het zien van de jonge kluten die bewegingsloos zich op de grond drukten als ik te dicht in de buurt kwam.

Ik kon het niet laten om toch nog wat van deze dia's in het verslag erbij te zetten, ook al is de weergave niet perfect.

Dia's uit 1969



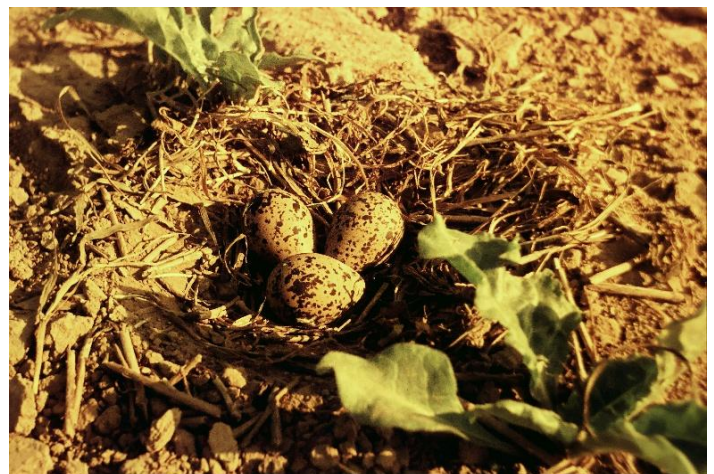
slenk met manshoge zeeasters aan weerskanten



zeesters aan de rand van de slikken



klutennest in de spartinazone



klutennest in het bietenveld



een kluut broedend op het nest in de Spartina zone



een oude kluut warmt jongen op.



jonge kluut duikt bewegingsloos weg tegen een steen



op het wad



een kluten territorium, twee ouden met twee jongen



een kluut loopt op het wad terwijl er veel rosse grutto's (?) langs vliegen



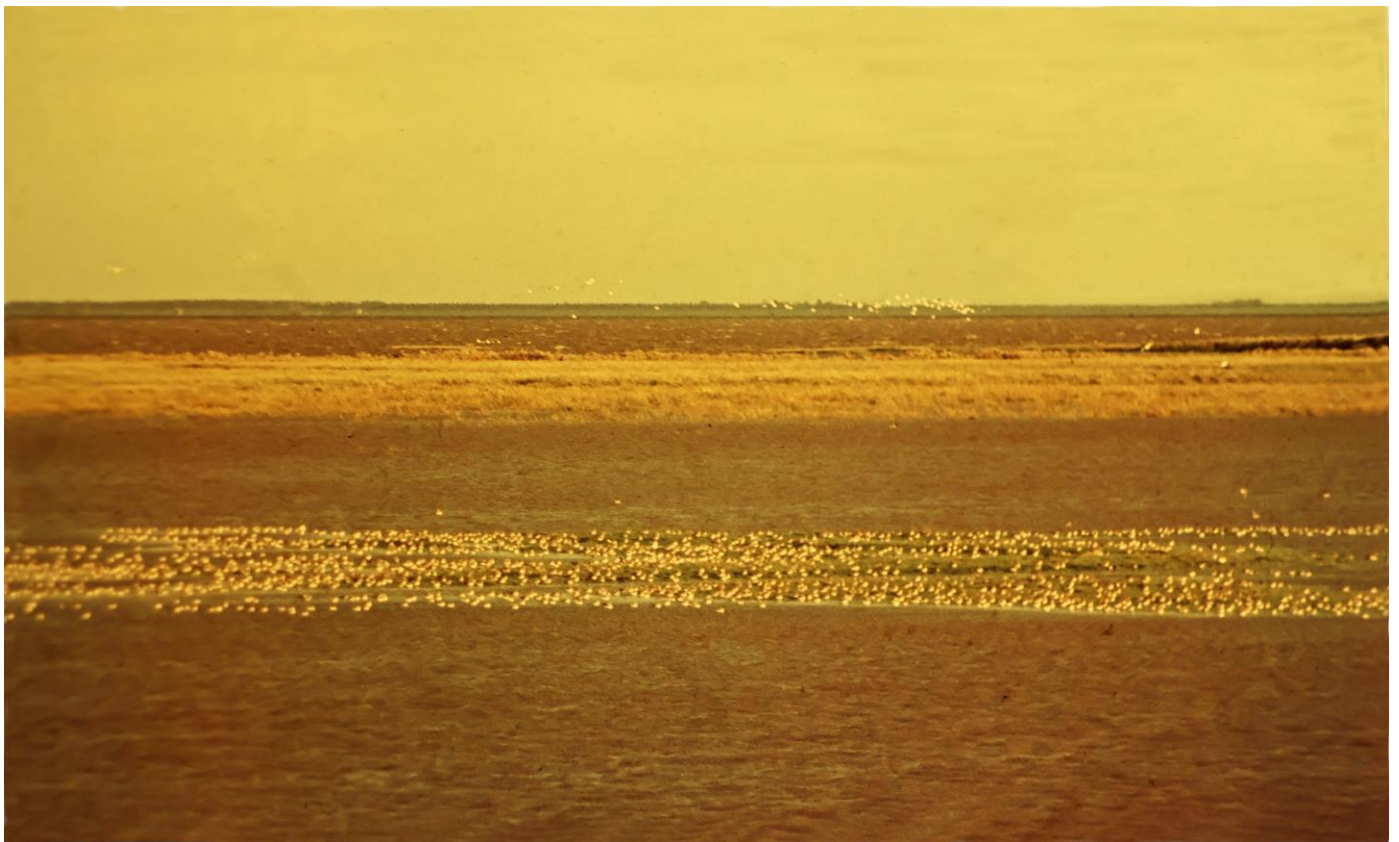
de slikzone met een hoog lutumgehalte



opgedroogd slik is keihard en ongeschikt om te maaien



opvliegen van de hyp Hoeveel schat je dat er zijn? (900?)



hyp bij de joh. kerkhovenpolder geschat op 1450 zittende kluten en 50 vliegend



Foeragerende, vooral maaiend, kluten



Sluis op de Punt van Reide in aanbouw in 1972



De werkgroep Dollard bij Minister Udink. Udink (CHU) was 1 jaar minister van verkeer en waterstaat en verwees het kanaalplan van de Dollard naar de planologische commissie, wat neerkwam op vertraging.

Van links naar rechts: Frans. J Kroesen, Minister Udink, Jan Abrahamse, en Sytse Tjallingii



De werkgroep Dollard bij Minister Westerterp van Verkeer en Waterstaat. Maartje Nelemans (NJN-ster) overhandigd 72.000 handtekeningen, waarvan 7.200 uit Oost-Groningen

Van links naar rechts: Jan Abrahamse Maartje Nelemans, Jan Hulscher, Minister Westerterp, Sytse Tjallingii en Frans. J Kroesen



De Gouden Lepelaar die ik in 1975 ontvang van Vogelbescherming voor het werk aan de kluten en de bescherming van de Dollard.

Van de website van Vogelbescherming:

De Gouden Lepelaar is een bijzondere prijs van Vogelbescherming Nederland. De onderscheiding wordt jaarlijks uitgereikt aan een persoon die een meer dan gewone bijdrage heeft geleverd aan de bescherming van vogels. Kandidaten kunnen vrijwilligers op het gebied van vogelbescherming zijn, maar ook professionele beschermers, onderzoekers of iemand die via kunst, proza, poëzie of op journalistieke wijze het belang van vogels onder de aandacht hebben gebracht.

Inhoud

Toelichting bij de digitale versie	2
Dia's uit 1969	2
Samenvatting	8
Summary	9
1 Vraagstelling	10
2 Morfologie	11
3 Broedseizoen	12
3A Vraagstelling	12
3B Broedvogelinventarisatie van de Dollart	12
3B ¹ Inventarisatie	13
3B ² Biotoop	13
3B ³ de Dollart in vergelijking met andere klutenbroedterreinen	15
3C Balts	16
3D Nest	16
3D ¹ veiligheid van nest en ouden ten opzichte van:	16
3D ¹ a) predatoren	16
3D ¹ b) abiotische factoren	17
3D ¹ c) Conclusies over het ophogen	21
3D ¹ d) Bouwland	22
3D ² Afstand tot het foerageergebied van de ouden	23
3E Jongen	24
3E ¹ territoriumgedrag	25
3A ² Veiligheid van de jongen ten opzichte van afkoeling inleiding	29
3E ³ foerageren en voedsel van ouden en jongen	41
4 Trektijd	56
4A Inleiding	56
4B Aantallen	57
4B ¹ aantallen in de Dollart	57
4B ² de Noordwest-Europese populatie	59
4B ³ pleisterplaatsen in Westen Zuid-Europa en Noord-Afrika	60
4C Foerageren	61
4C ¹ foerageergebieden en de samenstelling van de bodem	61
4C ² foerageren in de trektijd	63
4C ³ Limodensimeter	64
4C ⁴ Bewijs verband foerageren en horizontale bodemweerstand	65
4D Andere factoren	66
4D ¹ invloed van de plaats van de hvp en het aantal vogels op de keuze van het foerageergebied	66
4D ² Factoren die van invloed zijn op de dichtheid van de kluten op hun foerageergebied	69
4D ³ waterlijn	74
4D ⁴ plaats van de hvp	80
5 Natuurbeschermingsaspecten	82
5A inleiding	82
5B broedtijd	82
5C trektijd	83
6 Literatuur	84
7 Tabellen	86

Samenvatting

Van mei tot oktober 1969 werd in de Dollart onderzoek verricht aan de kluut. Hierbij werd aandacht besteed aan gebruik en keuze van de habitat. Het onderzoek stond onder leiding van Drs. J.B. Hulscher.

De morfologie van de kluut is kort beschreven. 2.

De resultaten van het onderzoek zijn voor de broeden trektijd (resp. van maart tot juli en van juli tot december) gesplitst.

In hoofdstuk 3B¹ staat vermeld hoe in mei '69 het aantal broedparen in de Dollart werd geschat op 600 paar.

Na een beschrijving van de belangrijkste kluten-broedplaatsen in de Dollart, volgt een vergelijking met andere kluten-terreinen in Nederland en N.W. Europa. Dit wordt beschreven in de hoofdstukken 3B¹, 3B², en 3B³.

De rol die bals speelt bij gebruik en keuze van de habitat is bij gebrek aan gegevens niet duidelijk. 3C.

Over de rol van het nest hierin zijn wel gegevens verzameld. 3D

De rol van predatoren geeft een mogelijke verklaring voor de uiteenlopende gemiddelde nestafstanden, die bij tien verschillende kolonies in Nederland, West-Duitsland en Denemarken gevonden werden. 3D¹a).

De overspoeling door de vloed bleek bij de kolonies op de kwelderrand het uitkomstpercentage van de eieren te verminderen. 3D¹ b).

De ligging van het nest houdt verband met de ligging van het foerageergebied van de ouders en het toekomstige territorium, waar de jongen worden grootgebracht. 3D² en 3D³.

De keuze van de habitat in de periode met jongen staat in verband met het verdedigen van een territorium en het opwarmen van de jongen. Het territorium is belangrijk voor het bijhouden van de familie. 3E.

Het opwarmen is bij de kluut aangepast aan het biotoop. Hoe de communicatie tussen ouders en jongen verloopt die aan het opwarmen voorafgaat, blijkt uit de figuren 11, 12 en 13. Temperatuur en licht hebben beide invloed op de tijdsduur van het opwarmen. 3E¹.

De foerageeractiviteit wordt kwantitatief beschreven. De foerageermethoden van de kluut (maaïen, roeren en horizontaal pikken) worden beschreven. Bij het maaïen wordt de opgewipte snavel horizontaal door het slik geslagen. Hierbij wordt vooral Nereïs gevangen. Maaïen gaat waarschijnlijk op de tast. Het voedsel en de foerageermethoden van de jongen vertonen verschillen met die van de ouden.

Het verschil in frekwentie van de foerageermethoden van jongen en ouden wordt in verband gebracht met het verschil in snavelvorm. Een hypothese geeft een mogelijke verklaring over de ontstaanswijze van morfologische kenmerken van de kluut in de loop van de evolutie. Aan de hand van berekeningen van de hoeveelheid opgenomen voedsel blijkt dat een territorium voldoende voedsel bevat voor ouders en jongen, maar dat het verjagen van voedselconcurrenten uit het territorium in dit verband te begrijpen is. 3E³.

Tellingen in de Dollart in de trektijd vergeleken met het aantal broedparen in N.W. Europa laten zien dat vrijwel de gehele N.W. Europese populatie gebruik maakt van de Dollart. 4B¹ en 4B².

Een vergelijking met andere pleisterplaatsen benadrukt het belang. 4B³.

De bodem waar de kluten tijdens laagwater foerageren in de Dollart en de Jadebusen is bijzonder slikkig. 4C¹.

In de trektijd komt vrijwel alleen maaïen voor, het voedsel is Nereïs. Een geringe horizontale bodemweerstand is voor het maaïen essentieel. 4C².

Deze weerstand werd gemeten met een limodensimeter. 4C³.

Uit een vergelijking tussen de weerstand van het wad op plaatsen waar kluten maaïen, vergeleken met plaatsen waar ze dit niet doen, volgt het bewijs, dat kluten een zachte (en dus slikkige) bodem nodig hebben. De dichtheid van Nereïs blijkt de keus van het foerageergebied slechts in de tweede plaats te bepalen. 4C⁴.

Uit tellingen blijkt dat kluten zich regelmatig over hun hele beschikbare foerageergebied verspreiden en dat de afstand tot de hoogwatervluchtplaats geen grote rol speelt bij de keus van het foerageergebied. 4D¹.

Waarnemingen op een stuk foerageergebied geven een beeld van het aktivitetsverloop gedurende een eb periode. 4D².

Het gedrag van het volgen van de waterlijn wordt besproken. 4D³.

De voorkeur voor een bepaald biotoop bij de keus van de hoogwatervluchtplaats wordt in verband gebracht met de golfslag. 4D⁴.

Tenslotte worden de gevolgen van het aanleggen van een dijk tussen Nieuwe Statenzijl en de Punt van Reide volgens het Dollartplan voor de kluten besproken. (5).

Summary

From May to October 1969, research on the avocet was conducted in the Dollart. Attention was paid to habitat use and selection. The research was led by Drs. J.B. Hulscher.

The avocet's morphology is briefly described. 2.

The results of the research are divided into the breeding and migration periods (from March to July and from July to December, respectively).

Chapter 3B1 describes how the number of breeding pairs in the Dollart was estimated at 600 pairs in May 1969.

Following a description of the most important avocet breeding sites in the Dollart, a comparison with other avocet sites in the Netherlands and NW Europe follows. This is described in Chapters 3B¹, 3B², and 3B³.

The role that avocets play in habitat use and selection is unclear due to a lack of data. 3C.

Data has been collected on the role of the nest in this process. (3)D

The role of predators provides a possible explanation for the varying average nest spacings found at ten different colonies in the Netherlands, West Germany, and Denmark. 3D^{1a}).

Flooding by the high tide appeared to reduce the hatching rate of eggs at colonies on the salt marsh edge. 3D^{1b}).

Nest location is related to the location of the parents' foraging grounds and the future territory where the young will be raised. 3D² and 3D³.

Habitat choice during the fledgling period is related to defending a territory and warming up the young. The territory is important for keeping the family together. 3E.

Warming up is adapted to the habitat in the avocet. Figures 11, 12, and 13 illustrate the communication between parents and young birds that precedes warming. Temperature and light both influence the duration of warming. 3E¹.

Foraging activity is described quantitatively. The avocet's foraging methods (mowing, stirring, and horizontal pecking) are described. Mowing involves striking the raised bill horizontally through the mud. This primarily catches Nereis. Mowing is likely a tactile process. The food and foraging methods of the young differ from those of the adults.

The difference in frequency of foraging methods between the young and the adults is linked to the difference in bill shape. A hypothesis provides a possible explanation for the evolutionary development of morphological traits in the avocet. Calculations of the amount of food consumed show that a territory contains sufficient food for parents and young, but that chasing away food competitors from the territory is understandable in this context. 3E³.

Counts in the Dollart during the migration period compared with the number of breeding pairs in NW Europe show that almost the entire NW European population uses the Dollart. 4B¹ and 4B².

A comparison with other staging areas underscores the importance. 4B³.

The ground where the avocets forage during low tide in the Dollart and the Jadebusen is extremely muddy. 4C¹.

During the migration period, mowing occurs almost exclusively; the food is Nereis. Low horizontal ground resistance is essential for mowing. 4C².

This resistance was measured with a limodensimeter. 4C³.

A comparison of mudflat resistance in areas where avocets mow compared to areas where they do not demonstrate that avocets require soft (and therefore muddy) ground. Nereis density appears to be a secondary determinant of foraging habitat selection. 4C⁴.

Censuses show that avocets regularly disperse throughout their available foraging habitat and that distance to the high-tide roost plays a minor role in foraging habitat selection. 4D¹

Observations on a foraging habitat provide insight into activity patterns during a low-tide period. 4D².

The behavior of following the waterline is discussed. 4D³.

The preference for a particular habitat in the selection of a high-tide roost is linked to wave action. 4D⁴.

Finally, the consequences of constructing a dike between Nieuwe Statenzijl and the Punt van Reide according to the Dollart plan for the avocets are discussed. (5).

1 Vraagstelling

De vraag naar gebruik en keuze van de habitat bij de kluut, kunnen we nader preciseren in: welke eisen stelt de kluut aan zijn biotoop en welke aspecten van dit biotoop spelen bij het gebruik van de habitat een belangrijke rol.

Aan deze vragen is aandacht besteed in de periode van mei tot oktober 1969 in een veldonderzoek in de Dollart, op een reis van één week begin mei 1969 langs een groot aantal Deense en Duitse klutenterreinen en in een inventarisatie welke door mij voor het Rijks Instituut voor Natuurbeheer werd georganiseerd.

Aangezien in dit verslag een zo volledig mogelijk overzicht dient te komen van alle resultaten, betreffende gebruik en keuze van de habitat bij de kluut, die door mij verzameld werden, wil ik ook een samenvatting geven van de resultaten van deze reis en de inventarisatie. De details zijn echter te vinden in twee afzonderlijke verslagen (Tjallingii 1969 en 1970).

Onze vraagstelling moet eerst nader bekeken worden voordat we deze kunnen beantwoorden. De vraag naar keuze en gebruik van de habitat bij de kluut laat twee benaderingen toe. Eén benadering is die van het analyseren van het gedrag dat de keus bepaalt van de habitat, wanneer die voor een bepaalde periode van het jaar gekozen wordt en de invloed van uitwendige factoren op dit gedrag. Bijvoorbeeld een analyse van het gedrag van de kluut, dat de keuze van de Dollart als zijn broedgebied bepaalt als hij na een winterperiode terugkeert. Dit is de vraag naar de 'proximate' factoren van de habitatkeus en -gebruik. De andere benadering van de vraagstelling houdt zich bezig met de factoren die in de loop van de evolutie bepaald hebben dat de kluut deze specifieke habitat gebruikt. De verbondenheid aan één bepaalde habitat is in de loop van de evolutie ontstaan en onverbreekbaar met de totaliteit van het dier in zijn gedrag, morfologie en fysiologie. De vraag naar de factoren die een rol gespeeld hebben in het proces van selectie op genetische variabiliteit in populaties ten opzichte van de relaties met de habitat is de vraag naar de ultimate factoren. De mogelijkheid van experiment was in dit onderzoek vrijwel afwezig, daarom komen vrijwel alleen ultimate factoren aan de orde. Vanwege de beperktheid van het onderzoek, is het meestal niet mogelijk gebleken om een factor te bestuderen op een niveau waarop een uitspraak gedaan kon worden over de invloed op overlevingskansen en broedsucces. Deze invloed is van uiteindelijk belang voor het selectieproces. De meeste onderwerpen zijn slechts beschrijvend van aard en komen niet verder dan het biotoopgebruik. Vanwege het grote verschil tussen het biotoopgebruik van de broedvogels en de trekvogels, wordt dit afzonderlijk behandeld. Het eerste deel handelt over de broedtijd (van mei tot juli), het tweede deel over de trektijd (van juli tot december).

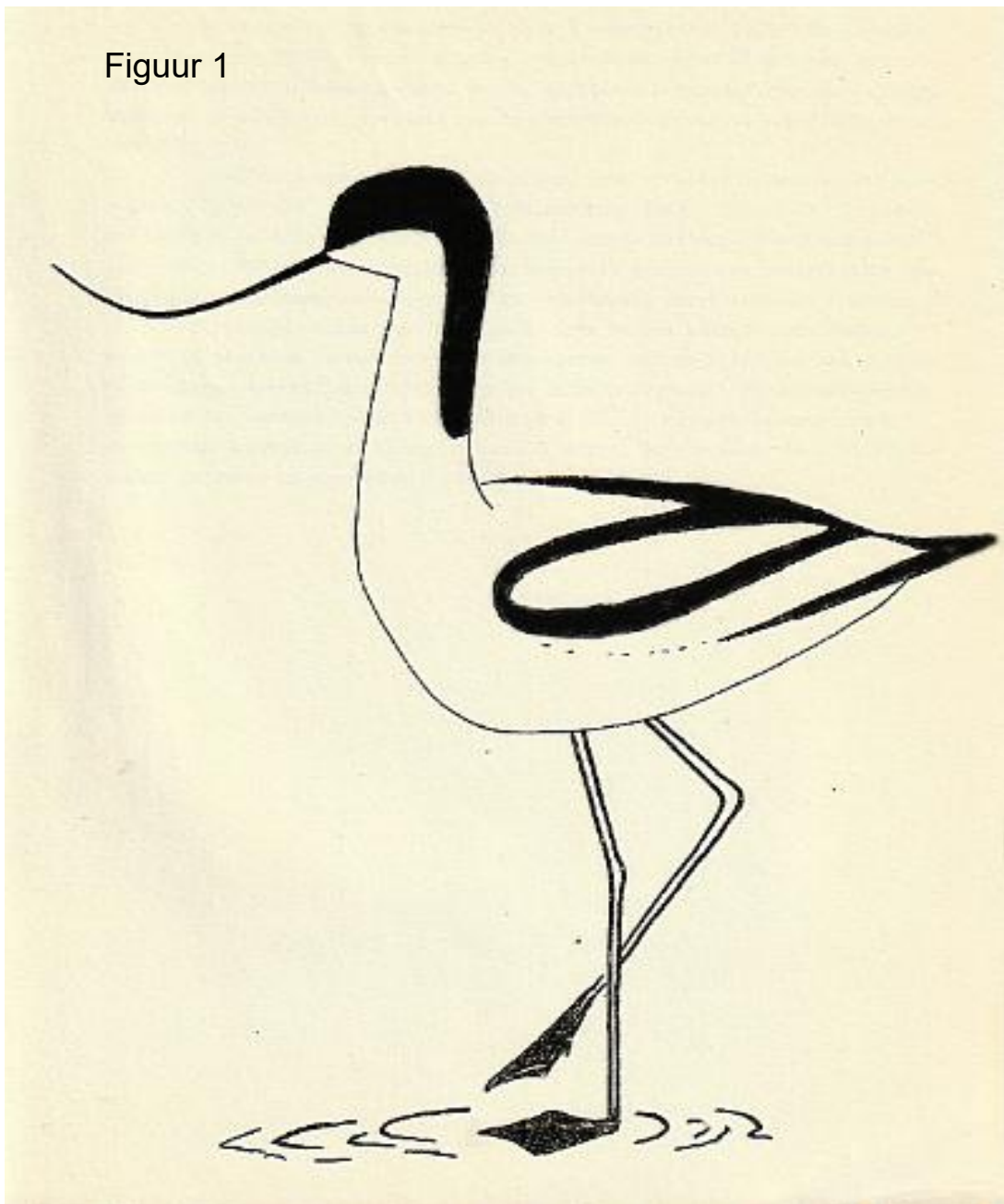
2 Morfologie

Van kop tot staart gemeten is de kluut 43 cm. Zijn gewicht is gemiddeld 320 tot 400 gram. Het meest opvallende bij de kluut is zijn lange, slanke gestalte. Deze wordt versterkt door de lange (9 cm), dunne omhoog gebogen snavel die dorsoventraal is afgeplat. Als enige steltloper heeft de kluut vrijwel volledige zwemvliezen. Zijn poten zijn loodblauw en + 13 cm lang. De sterk contrasterende zwart-wit tekening in horizontale vlekken is karakteristiek (Heinroth 1924). Zie figuur 1

Vergelijken we de kluut met andere steltlopers, dan komt duidelijk naar voren dat hij een zeer bijzondere plaats inneemt. Van kop tot staart gemeten is hij even lang als de scholekster, maar toch staat hij een heel stuk hoger op zijn poten. Het gewicht van de kluut is veel kleiner dan dat van de scholekster. De snavel van de kluut is veel dunner en langer. Maar in tegenstelling tot de scholekster, wiens snavel lateraal is afgeplat, is die van de kluut dorsoventraal afgeplat, zij het minder extreem. De opgewipte snavel komt alleen bij de rosse grutto in zeer zwakke vorm voor. De snavel van de rosse grutto is echter rond.

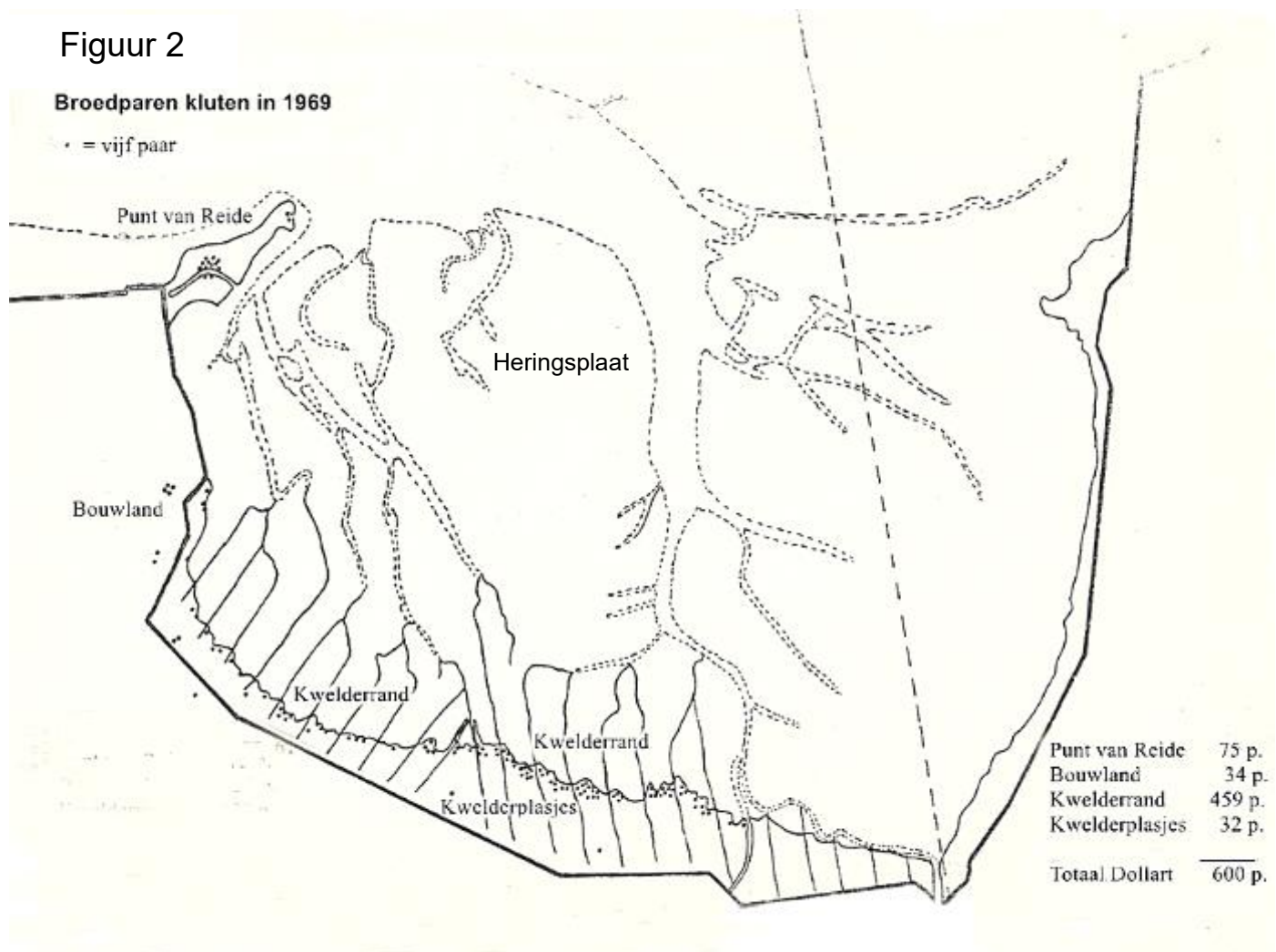
Van de in Nederland regelmatig voorkomende steltlopers is alleen de wulp groter dan de kluut. Al bij een oppervlakkige beschouwing van de morfologie zal het ons duidelijk zijn dat de kluut goed aangepast is aan het leven op slik en ondiep water. Kortom een echte waadvogel.

Figuur 1



3 Broedseizoen

Figuur 2



3A Vraagstelling

De vraagstelling toegespitst op het broedseizoen luidt: Welke eisen moeten aan het biotoop van de kluit gesteld worden opdat de periode waarin gebalst wordt, het nest gebouwd wordt, de eieren bebroed worden en de jongen uitkomen en opgroeien, optimaal aan het voortbestaan van de soort bijgedragen kan worden. Voordat we aan deze vraag toekomen, gaan we eerst na om hoeveel broedvogels (hfdst. 3B¹) en welke biotopen het hier gaat (hfdst. 3B²). Hierdoor kunnen we enigszins vaststellen welke plaats dit onderzoekerrein inneemt in de N.W. Europese populatie. Hiervoor is ook nog een vergelijking gemaakt met de biotoopgegevens van de internationale inventarisatie (hfdst. 3B³). De vraagstelling komt dan aan de orde in een aantal hoofdstukken waarin de perioden waarvan verwacht mag worden, dat de eisen aan het biotoop te stellen, verschillend zijn. Dit zijn de periode waarin de paarvorming en voorspel tot nestbouw plaats vindt (hfdst. 3C¹); de periode waarin het nest gebouwd wordt en de eieren bebroed (hfdst. 3C²); de periode waarin de jongen uitkomen en opgroeien (hfdst. 3C³).

3B Broedvogelinventarisatie van de Dollart

Op 19, 20, 21 en 22 mei 1969 heb ik de aantallen broedparen in en nabij de Dollart en op de Punt van Reide geschat. Hierdoor kreeg ik een goed overzicht over het terrein, zodat ik de beste plaatsen uit kon zoeken om verder onderzoek te verrichten. Bovendien leerde ik hierdoor het biotoop en het gedrag van de kluten beter kennen.

3B¹ Inventarisatie

Het schatten van de aantallen gebeurde bij laagwater om zo weinig mogelijk niet-broedende vogels mee te tellen. Uit andere publicaties (o.a. Wolff 1968) blijkt, dat er behalve de vogels die een nest hebben, er zich ook veel individuen ophouden bij de kolonies die niet tot broeden of zelfs nestbouw komen. Bij het lopen langs de kwelderrand telde ik alarmerende kluten en probeerde ook de vogels die op de grond 'vleugellam' gedrag vertoonden erbij te tellen. Op een enkele plaats heb ik nesten geteld en uit de aantallen van de boven deze kolonies alarmerende vogels kon ik opmaken hoeveel alarmerende vogels ik per nest kon rekenen. Bij een kolonie van elf nesten bleken vijftien vogels en bij een kolonie van vijftien nesten bleken twintig vogels te alarmeren. Ongeveer driekwart van de broedvogels bevindt zich dus bij het nest. Hiermee werd een schatting gemaakt van ongeveer 600 broedpaar voor de hele Dollart. De verdeling is te zien op figuur 2. Dat deze methode van schatten erg ruw is, blijkt wel uit een andere schatting die gemaakt is in de Dollart, ook in 1969, maar twee weken later dan de mijne. Deze werd verricht door de heren S. Braaksma en W. de Wilde die beiden het gebied goed kennen, omdat zij er elk jaar tellen voor het Staats Bos Beheer. Hun schatting kwam op ong. 385 broedpaar. Een belangrijk aspect is de storm die in de tijd tussen beide tellingen veel nesten heeft weggespoeld. Maar toch blijft er nog een onverklaarbaar verschil. Het is zeker noodzakelijk om een zeer ruime foutgrens aan te nemen.

3B² Biotoop

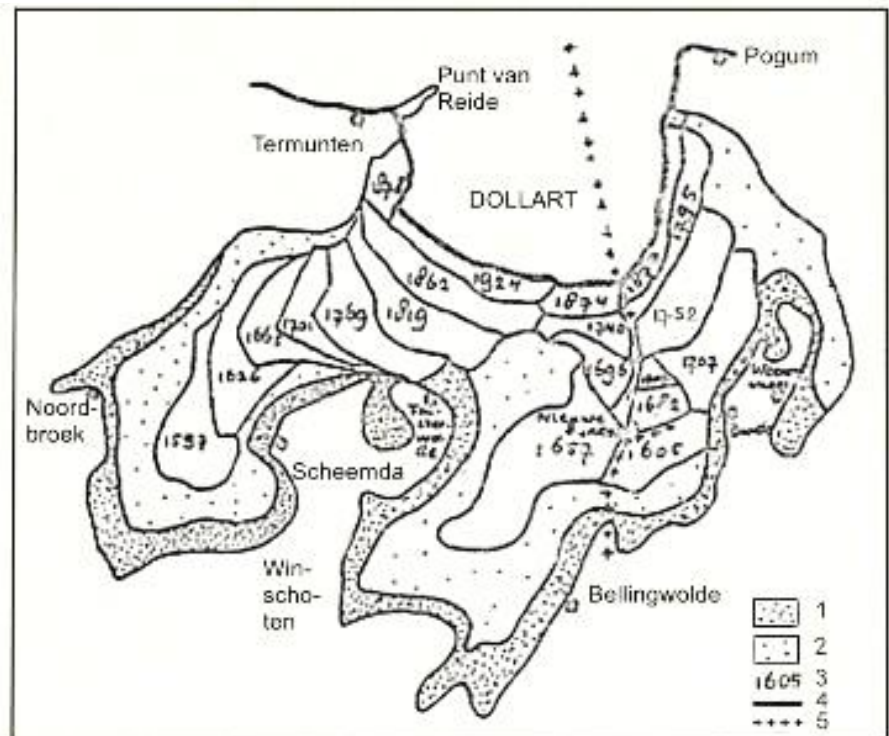
Het grootste deel van de Dollart is buitendijkse kwelder en behoort daarbij tot het biotoop waar 56% van de Nederlandse kluten broedden in 1969 (Tjallingii 1970). De kwelder is doorsneden door 23 slenken, welke gegraven zijn in de dertiger jaren als werkvoorziening om volgens de SchleswigHolstein methode de landaanwinning te versnellen. Bovendien liggen er buiten de kwelder rand lage dammetjes die met Engels slijkgras (*Spartina townsendii*) begroeid zijn. Deze dammetjes kunnen stukken slik omsluiten, omdat zij, behalve loodrecht ook evenwijdig op de kust liggen. Het westelijke deel van de kwelder is slechts ong. 200 meter breed, maar meer naar het oosten ter hoogte van Kamp, is de kwelder tot ong. 1100 meter breed. Nog meer naar het oosten neemt de breedte van de kwelder weer af tot ong. 400 meter bij Nieuwe Statenzijl. De vegetatie is vrij uitvoerig beschreven door L.F.M. Fresco (1966). Alleen de voor de klutenbelangrijke aspecten zal ik aanhalen. De Dollartvegetatie wordt gekenmerkt door een sterke zonering, waarbij onder invloed van een verschil in zoutgehalte (polyhaline, mesohaline en oligohaline), in hoogte en dus in overspoelingsduur, in slibgehalte en andere eigenschappen van de bodem, verschillende vegetatietypen zijn ontstaan. Er is een belangrijk verschil tussen de vegetatie ten westen en ten oosten van de Nieuwe Buitengeul van Reiderland. Ten oosten wordt de contactstrook tussen kwelder en slik gevormd door een hoge vegetatie van riet (*Phragmites communis*) en zeebies (*Scirpus maritimus*). Ten westen wordt deze strook gevormd door Engels slijkgras en zeeaster (*Tripolium pannonicum*; oude naam: *Aster tripolium*). De zeeasters groeien pas in de loop van de zomer uit tot de twee meter hoge zeeasterbossen. Meer naar het oosten wordt riet en zeebies belangrijker, maar tot aan de Nieuwe Buitengeul van Reiderland nemen deze geen overheersende positie in. Deze grensstroken kunnen tot 100 meter breed zijn. In mei bieden zij een levenloze aanblik. Alleen op de plaatsen waar riet staat is de vegetatie hoog door de dode stengels van het vorige jaar. Op de andere plaatsen ligt een vrij dikke laag dode planten, die op ongeveer 20 cm boven de grond op omgeknakte stengels rust. Het is deze laag die aan verreweg de meeste kluten een nestplaats biedt. Bovendien worden vaak nesten gebouwd op vloedmerken die uit dezelfde plantenresten bestaan als de onderliggende laag. De vloedmerken liggen echter los op de vegetatie, terwijl de laag dode plantenresten verbonden is met de bodem door de geknakte stengels. Meer naar de dijk toe, in het gedeelte waar slechts sporadisch de vloed komt, is een geheel andere vegetatie. Van het wad naar de dijk toe komen zowel in het oostelijke als in het westelijke deel achtereenvolgens gezelschappen voor waarin resp. overheersen: kweldergras (*Puccinellia maritima*), rood zwenkgras (*Festuca rubra*), fioringras (*Agrostis stolonifera*), strandkweek (*Elytrigia pungens*) en Engels raaigras (*Lolium perenne*). Alle Dollartkwelders worden begraasd door jongvee, schapen en paarden. In het begin van het seizoen blijft het vee voornamelijk op de dijken en binnendijks, maar naarmate de bodem verder uitdroogt en steviger wordt, komt vooral het jongvee tot in de zeeasterzone. De factor begrazing lijkt mij voor de kluten dan ook alleen maar gunstig omdat zij de vegetatie kort houdt. Bij het wegvallen van de begrazing zouden de meeste kluten hiervan echter niets merken, omdat de kwelderrand slechts in drie stukken waar de kwelders zeer smal zijn af en toe door vee betreden en begraasd wordt. Zoals uit figuur 2 blijkt broedden er geen kluten in het oostelijke deel. Er zijn hiervoor twee verklaringen mogelijk. De eerste is dat zoals blijkt uit

de biotoopbeschrijving van de randzone, in het oostelijke deel het riet een overheersende plaats inneemt en dat dit riet ongeschikt als nestplaats is vanwege het gebrek aan uitzicht.

Ook de kapmeeuwen, die in vele duizenden paren in het westelijke deel broeden laten vermoedelijk om deze reden in het oosten verstek gaan. De tweede verklaring is dat or voor de kwelder in het oosten slechts een zeer smalle strook slik ligt omdat de vaargeul naar Nieuwe Statenzijl, die hier het Schanskerdiep of Buiten A heet, hier vlak onder de kust stroomt. Het slik dat hier ligt staat bovendien sterk bloot aan overspoeling met het zeer sterk verontreinigde water, zodat door zuurstofgebrek de wadfauna hier waarschijnlijk bijzonder arm is. Hier zijn echter geen gegevens van bekend. Deze beide verklaringen zullen er ook de oorzaak van zijn, dat op de kwelder zelf in de lage vegetaties van grassen geen enkele kluut broedde, terwijl dit in het westen wel het geval was. Meestal broedden deze kluten bij plasjes of ondiepe geultjes, die echter later in het broedseizoen kunnen uitdrogen, zodat ze niet volledig in de voedselbehoefte kunnen voorzien.

Naast de kwelders zijn er twee andere biotopen waarin kluten broedden. Het zijn de Punt van Reide en het bouwland van de Johannes Kerkhovenpolder. de Punt van Reide is een ongeveer 1600 meter uitstekende landtong, die als restant van de vroegere oeverwal van de Eems een fluviatiele oorsprong heeft. De Dollart (tegenwoordig met als Dollard geschreven) is ontstaan door meerdere overstromingen en stormvloed en in de late Middeleeuwen. De genadeklap kwam in 1509 met de tweede Cosmasen Damianusvloed. Een groot stuk van de oeverwal van de Eems werd hierbij weggeslagen. De zo ontstane zeearm wordt sindsdien de Dollart genoemd, volgens sommigen afgeleid van de 'dolle aard' van de zee. Figuur 3a geeft aan in welke jaren er telkens een nieuw opgeslibde kwelder werd ingedijkt.

Figuur 3a



- 1 Randgebied van de Dollart
- 2 Polder die voor ca. 1600 ingedijkt werd
- 3 Polder die in het jaar wat aangegeven is ingedijkt werd
- 4 De huidige zeedijk
- 5 Grens tussen Nederland en Duitsland

Hieruit kan de hoge ligging (ong. 2 meter + NAP) en de relatief zandige bodem verklaard worden. De hele punt van Reide wordt tegen afslag beschermd door een bazaltglooiing en in het noorden door enkele dammetjes die de golven moeten breken. Omdat het land alleen in geval van extreem hoge vloed onderloopt, vinden we er vrij weinig zoutplanten. Het grootste deel van het terrein wordt ingenomen door vegetaties van Engels raaigras, roodzwengras en veldgerst (*Hordeum secalinum*), die een gesloten en kort vegetatiedek vormen. De uiterste punt wordt uitsluitend als hooiland gebruikt en daarom neemt hier naast het Engels raaigras ook beemdgras (*Poa pratensis*) een belangrijke plaats in. Tenslotte is het bouwland een geheel afwijkend biotoop. De zeer grote kavels, met bieten, graan, mais en bonen van de Johannes Kerkhovenpolder, zijn in mei nog vrijwel kaal. Pas in de loop mei en juni wordt het gewas groter waarbij het graan het eerste de ertussen broedende kluten aan het gezicht onttrekt en dan pas de bieten en de bonen. Uit de bijgevoegde bodemkaart (figuur 28) blijkt dat de kluten die op de kwelder broeden een brede strook slik in de nabijheid van hun nesten hebben. Dit is een strook met een lutumgehalte van meer dan 17%, (dat is hot gewichtspercentage deeltjes kleiner dan 1 mu). Ook valt hierbij op dat deze strook onder de Punt van Reide vrij smal is. De Punt van Reide wordt echter doorsneden door een slenk, waarin het lutumgehalte waarschijnlijk ook erg hoog is.

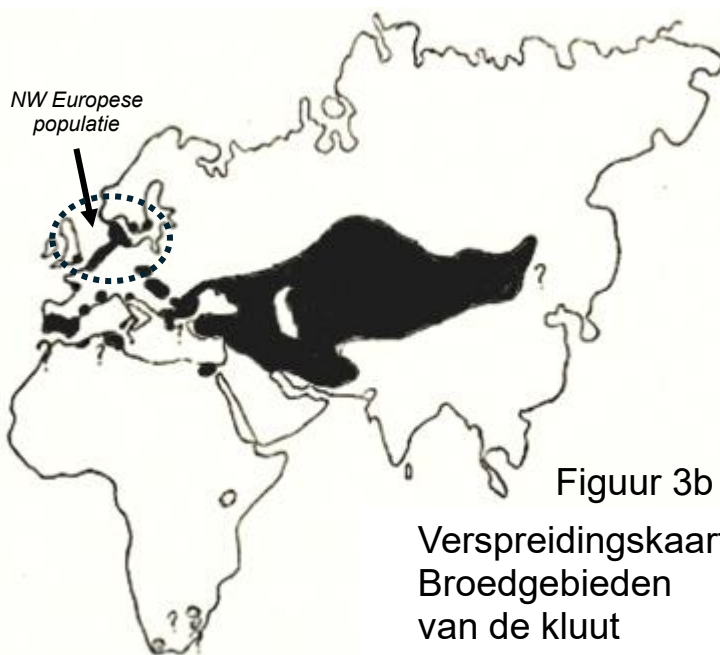
3B³ de Dollart in vergelijking met andere klutenbroedterreinen

Bij de inventarisatie van alle Nederlandse klutenterreinen (Tjallingii 1970), bleek dat, behalve de Dollart, alleen de gebieden aan de zuidkant van de Waddenzee in dezelfde orde van belangrijkheid liggen, wat betreft het aantal broedpaar. Aan de Friese wadkust, de Lauwerszee en de Groningse kust broedden in totaal 1100 paar kluten, terwijl op alle Waddeneilanden samen slechts 390 paar broedden. Ook in West-Duitsland vinden we deze verschillen. Er broedden op de waddenkwelders aan de zuidkant 945 paar (Oost-Friesland, Jadebusen en verder oostelijk tot Hamburg), op de Duitse Waddeneilanden broedden slechts 100 paar (diverse waarnemers). Aangezien de totale kwelderoppervlakte of kustlengte van de Nederlandse Waddeneilanden samen, verre die van de zuidelijke gebieden overtreft, moet de verklaring in een andere richting gezocht worden dat een verschil in nestgelegenheid (kwelder kustlengte eilanden: ong. 60 km; kwelder Friese, Groningse kust en Lauwerszee: ong. 40 km.). Het ligt voor de hand om de verklaring te zoeken in het verschil in foerageermogelijkheden. Om redenen die in hoofdstuk 4 behandeld worden, lijkt mij de samenstelling van de bodem essentieel voor de foerageermogelijkheden. Beschouwen we de kaart die is bijgevoegd bij het boekje van de Glopper (1967) over de bodemgesteldheid van het waddeengebied, dan komen de verschillen in bodemsamenstelling zeer duidelijk naar voren. De gronden aan de zuidkant hebben allen een lutumgehalte van meer dan 12%, terwijl de gronden direct ten zuiden van de eilanden bijna allemaal geen hoger lutumgehalte hebben dan 5%. Ook bij het beschouwen van de bodemkaart die Linke (1939) geeft voor de Jadebusen valt het hoge slikgehalte op.

In hoeverre de Dollart als biotoop voor de kluut representatief is moet wat betreft het gehele Euraziatische verspreidingsgebied een open vraag blijven. Voous (1960) geeft een verspreidingskaart van de kluut waarin blijkt, dat het grootste deel van de kluten rondom de Zwarte zee, de Kaspische zee, in Zuid-Rusland, Midden-Oosten, Perzië, en West China broedt (fig. 3b). Daarnaast zijn nog broedgebieden in Spanje, Portugal, Tunesië en Hongarije, in Afrika en in N.W. Europa. Aangezien mij van de aantalssterkte van deze broedgebieden niets bekend is, kan ik geen uitspraak doen over het belang van de N.W. Europese populatie. Het ligt voor de hand dat vele van deze gebieden sterk van karakter in vergelijking met de Dollart verschillen. Het is n.l. te verwachten, dat vooral het verschil tussen eb en vloed in het middellandse zeegebied, de Zwarte zee en Kaspische zee veel minder zal zijn, dan in de Dollart, hetgeen verstrekkende gevolgen voor begroeiing, slikgehalte en bodemfauna heeft.

Uit deze verspreidingskaart blijkt ook dat de N.W. Europese populatie een vrij sterk geïsoleerde positie inneemt ten opzichte van de rest. Behalve in Nederland bevindt zich de populatie hoofdzakelijk in West-Duitsland en Denemarken. Daarnaast komen ook nog kleine aantallen voor in Zweden, Oost-Duitsland, België, Engeland en West Frankrijk. Van Oordt (1926) geeft een overzicht over de N.W. Europese populatie en schat het aantal broedparen omstreeks 1925 op max. 1850. Het is mogelijk dat deze schatting niet volledig

geweest is, omdat bijv. wat Nederland betreft gebieden als de Lauwerszee en de Dollart niet genoemd worden. Zij waren waarschijnlijk vrij onbekend, hoewel voor de Lauwerszee door G. Bosch (in lit.) omstreeks 1920 al bekend was dat er kluten broedden (Timmerman 1970). Over veranderingen in het biotoop van deze gebieden, die tot gevolg zouden kunnen hebben gehad, dat er omstreeks 1920 geen en nu wel kluten broedden is niets bekend. Voor de Friese waddenkust geldt dat het rapen van eieren sterk verminderd is (med. v. Dobben). Het is wel waarschijnlijk dat er in die tijd minder kluten in Nederland hebben gebroed. Voor West-Duitsland en Denemarken geldt in elk geval dat er meer kluten zijn gaan broeden in vergelijking met voor de tweede wereldoorlog. Preuss (1966) schat bijv. in 1966 de Deense populatie op 1800 paar, terwijl Oordt in 1926 voor Denemarken een aantal van 700750 geeft. In de inventarisatie van 1969 (Tjallingii 1970) wordt een schatting van ca 10350 broedpaar voor de hele N.W. Europese populatie gegeven. We mogen dan ook aannemen dat in 50 jaar tijds de populatie zich sterk heeft uitgebreid. Deze conclusie wordt ook door Wolff (1968), Geuthe (med.), en Preuss (med.) getrokken.



Figuur 3b

Verspreidingskaart
Broedgebieden
van de kluut

Aangezien over de Dollart alleen vrij recente gegevens bekend zijn, (Braaksma en Timmerman 1969), is het niet goed mogelijk om na te gaan in hoeverre het jaar 1969 een bijzonder jaar is geweest. Maar in aanmerking genomen de schatting van de broedvogels van diverse gebieden van diverse auteurs over verschillende jaren, is het verantwoord om te stellen dat 1969 een vrij goed kluten jaar geweest is. De Dollart neemt als broedgebied van de kluut in Nederland een belangrijke plaats in omdat 14% van de Nederlandse kluten er broedt. Van de twee biotopen die de Dollart omvat, behoort de buitendijkse kwelder, waartoe ook de Punt van Reide gerekend wordt, tot het belangrijkste biotoop in Nederland, omdat 56% van de kluten er broedt. De 34 paar die op het bouwland broedden hebben een biotoop waar maar 7% van de Nederlandse kluten broedde. Het tweede belangrijke biotoop, de binnendijkse inlagen en afgedamde kreken waar 27 % van de Nederlandse kluten broedde is niet vertegenwoordigd in de Dollart. Ook de vijf andere minder belangrijke biotopen zijn niet vertegenwoordigd. (Tjallingii 1970). Na deze plaats bepaling ten opzichte van het verleden en andere biotopen kunnen we stellen dat de Dollart een zodanig belangrijke plaats inneemt dat zij een nader onderzoek naar de habitatkeuze van de kluut wettigt.

3C Balts

Door de late start van het onderzoek (half mei) is er weinig te zeggen in hoeverre de balts een rol speelt bij de biotoopkeuze. Makkink (1936) zegt dat copulaties gewoonlijk in ondiep water uitgevoerd worden, Omdat dit vooral op hun Foerageergebieden is. De twee copulaties welke ik zag waren eveneens in ondiep water op een plaats waar gevoerageerd werd. Het lijkt het meest waarschijnlijk dat de balts geen grote rol speelt bij de bepaling van het milieu, omdat het meer voor de hand ligt dat de foerageermogelijkheden van het voedselgebied veel verder gaande eisen aan het milieu stelt dan de balts vermoedelijk doet. Met andere woorden, dat het biotoop waar foerageermogelijkheden zijn ook voldoet als biotoop om te baltsen.

3D Nest

Bij de eisen, die in de periode dat het nest gebouwd wordt en de eieren bebroed worden gesteld worden aan het biotoop, lijken mij drie factoren van belang n.l. de veiligheid van het nest en de broedende adulte kluten, de afstand tot het foerageergebied van de adults en de afstand tot het territorium dat de ouden zodra de jongen uitkomen gaan bezetten.

3D¹ veiligheid van nest en ouden ten opzichte van:

3D¹a) predatoren

Hoewel ik geen systematische waarnemingen verricht heb naar de invloed en de reactie op predatoren, heb ik toch wel enkele waarnemingen gedaan, die hierop betrekking hebben. Zoals ook Makkink (1936) al beschrijft, heeft de kluut verscheidene mogelijkheden om op predatoren te reageren. Het ligt voor de hand dat de functie van dit gedrag is de veiligheid te vergroten van elk individu, de kolonie en de nesten. De causatie zal gezocht moeten worden in de meestal zichtbare land of luchtpredator.

Het ' kluut, kluut, kluut ' is een goede klanknabootsing van de normale roep van de kluut, die ze laten horen bij het zien van elkaar. Het is een hoge fluittoon, die bij het begin even door een lagere toon wordt voorafgegaan. Het geluid is met de mond na te bootsen door bij het begin met de tong iets omhoog te komen, waardoor een snelle korte afscheiding van het lage en het hoge deel verkregen wordt. Enigszins te vergelijken met de kl van kluut. Bij gevaar klinkt deze roep voor mijn oren hetzelfde, alleen gaat de toon omhoog en wordt de opeenvolging van het kluut, kluut, kluut sneller als de vogel meer opgewonden raakt. Zodra er predatoren in zicht komen kan men deze roep horen. Dit geldt zowel voor een mens, een haas on een konijn, als voor kraaien, kapen zilvermeeuwen, bruine kiekendief en torenvalk.

Daarnaast komt een andere roep voor, die Makkink uitvoerig beschreven heeft als de ' gullcry ', omdat zij uitsluitend geuit wordt bij het naderen van een meeuw. Ook belangrijk voor de verdediging tegen predatoren is het simuleren van mankementen en het groepsgewijs aanvallen, zoals ook kapmeeuwen en sterns dat wel doen. Het simuleren heb ik alleen gezien voor de mens en voor koeien. De vleugels en de staart worden half of helemaal uitgespreid en de poten worden over de grond gesleept, terwijl de kop vaak op en neer gaat (bobbing), daarmee wekt hij de indruk kreupel en vleugellam te zijn. Ook laat hij wel vliegend de lange poten over de grond slepen. Hoewel dit door Makkink niet genoemd wordt maken de kluten tijdens het simuleren een laag knorrend geluid wat een beetje aan menselijk kreunen doet denken. Het groepsgewijs aanvallen heb ik o.a. gezien tegen hazen, die in de kolonie terecht gekomen waren. Hoewel ik dit zelf niet bij andere

'landpredatoren' dan een haas heb gezien, vermeldt Braaksma (1966) dat een vos eveneens een dergelijk gedrag opwekt. Het aanvallen gaat nooit zo fel en intensief als kapmeeuwen en sterns doen, die ook mensen aanvallen in groepsverband. Vaak blijven kluten alleen alarmerend rondvliegen als een mens door de kolonie loopt. Als predatoren komen in aanmerking: landpredatoren: mens, vee, rat, hermelijn en wezel, lucht-predatoren: kapen zilvermeeuwen, zwarte kraaien, bruine kiekendieven, torenvalken en scholeksters (?). Kruuk (1964) heeft voor kapmeeuwen aangetoond, dat het broeden in kolonies een beschermende werking heeft vooral tegen luchtpredatoren. Het is in dit verband de moeite waard om na te gaan in hoeverre dit voor de kluut kan gelden. Bij de kluut doet zich n.l. een, voor zover mij bekend, unieke situatie voor, doordat zij op sommige plaatsen in zeer dichte kolonies voorkomt en op andere in zeer verspreide kolonies, zelfs totdat de nesten zover uit elkaar liggen dat er nauwelijks nog van een kolonie sprake is.

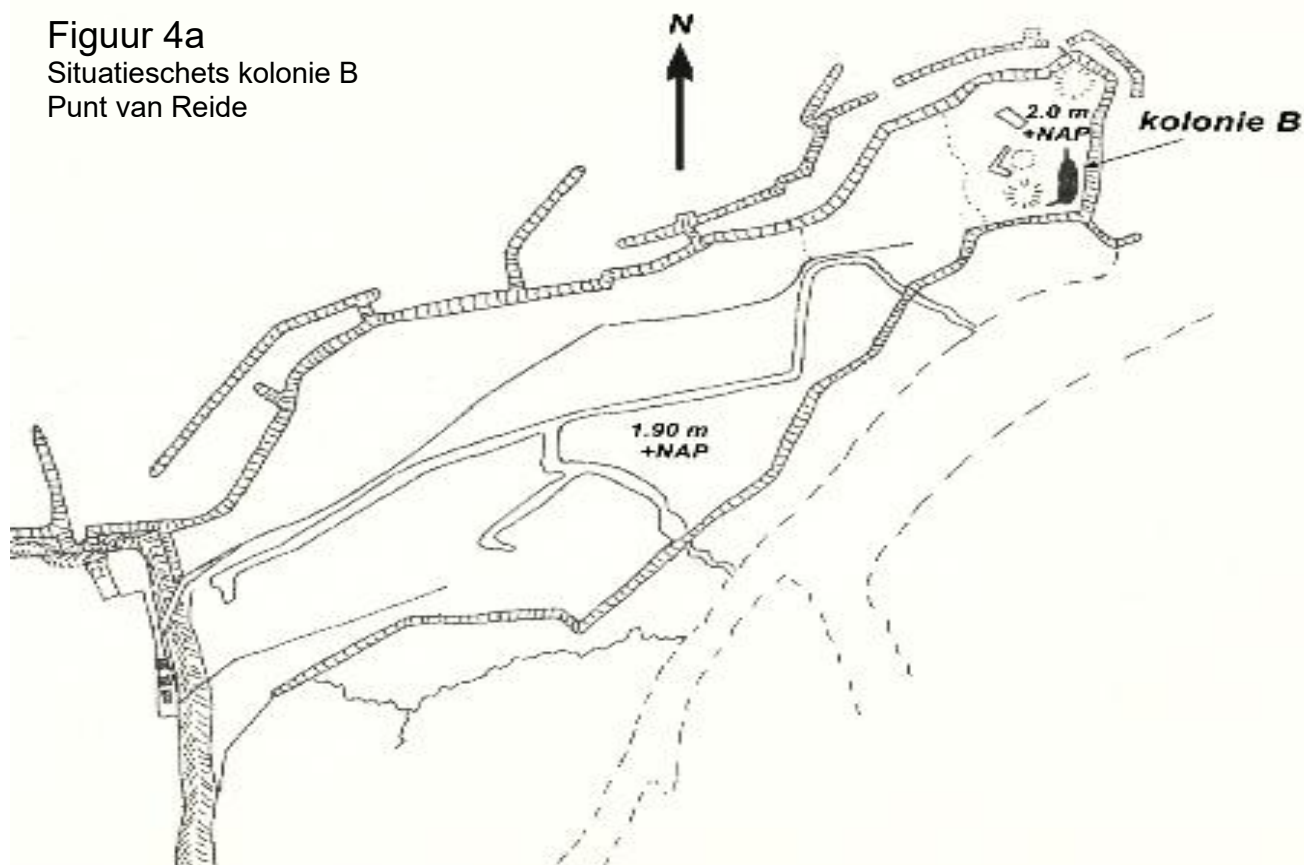
Dit is gebleken uit gegevens van enkele klutenbroedterreinen in Schleswig Holstein en Denemarken (Tjallingii 1969). Bovendien hebben nog vier andere waarnemers gegevens van andere gebieden in Nederland verzameld en samen met de gegevens uit de Dollart, vormen ze nu een overzicht over elf verschillende kolonies. Om een maat voor de dichtheid van de nesten in de kolonies te krijgen, werden van een aantal (minimaal 9) nesten die willekeurig uitgekozen waren, de afstand tot het dichtstbijzijnde nest gemeten. De zo verkregen minimale afstanden werden gemiddeld per kolonie. Deze gemiddelde minimale afstanden zijn een vrij betrouwbare maat voor de dichtheid van de kolonie en kunnen dus voor verschillende kolonies vergeleken worden. In tabel 1 is een overzicht te zien van deze gegevens. Er valt ons allereerst op dat er een zeer grote spreiding is tussen de verschillende kolonies. Hoewel wij over meer gegevens en nauwkeuriger begeleidende waarnemingen zouden moeten beschikken om deze grote spreiding te kunnen verklaren, is het toch wel mogelijk om enkele hypothesen te noemen. Het meest aantrekkelijk is de verklaring, dat de verschillen in kolonie vorming door predatoren veroorzaakt wordt. Het eilandje in het Nissumfjord is onbereikbaar voor landpredatoren en door de dichte kolonie kunnen ze zich tegen luchtpredatoren goed verdedigen. Ze kunnen gezamenlijk aanvallen zodat dan misschien de luchtpredator nog niet meteen weggejaagd wordt, maar hem het leven toch wel dusdanig zuur gemaakt wordt dat het zoeken en vinden van de eieren (die een goede schutkleur hebben hem ernstig wordt bemoeilijkt, omdat hij deze vanuit de lucht moet opzoeken).

Het bouwland van de Johannes Kerkhovenpolder is aan alle kanten open voor zowel lucht als landpredatoren. Vermoedelijk zullen ratten en wezels de belangrijkste potentiële rovers zijn. Aangezien deze ratten niet of weinig hinder zullen ondervinden van aanvallende kluten is het risico groter als de nesten dicht bij elkaar liggen dan veraf. Bij deze twee uitersten in minimale afstand (resp. 1,8 m en 62 m) liggen de mogelijkheden voor landpredatoren dus van nihil tot maximaal. Voor zover ik de andere gebieden ken, nemen zij een middenpositie in wat betreft hun bereikbaarheid voor landpredatoren. Bijv. op Schiermonnikoog zijn aanmerkelijk meer mogelijkheden voor ratten dan bijv. op Vlieland. Van Schiermonnikoog werd gemeld dat verschillende eieren werden opgegeten door ratten. Van allerlei vogels is het bekend (bijv. Nelson 1966) dat kolonievogels van jaar op jaar op precies dezelfde plaats terugkomen en dat hun jongen ook meestal weer in de buurt gaan broeden (philopatry). Het is dus mogelijk dat de gewoonte om al of niet in dichte kolonies te broeden, erfelijk wordt overgedragen. Met deze twee voorwaarden, selectie en overdracht via genen, zou dit gedrag uitgeselecteerd kunnen worden. Om het bewijs voor deze verklaring te leveren zou deze selectie aangetoond moeten worden en bovendien de erfelijke overdracht bewezen moeten worden. Men zou zich ook kunnen voorstellen dat elk individu in de loop van zijn leven leert dat als hij bijv. op bouwland in dichte kolonies broedt er minder kans op succesvol broeden heeft. Maar er zijn ook andere verklaringen mogelijk. Bijvoorbeeld kan de al of niet beschikbare oppervlakte nestgelegenheid bepalend zijn voor de afstand tussen de nesten. Het eilandje in het Nissumfjord was weliswaar niet helemaal met nesten bedekt, maar er was toch erg weinig geschikte ruimte over. Op het bouwland was de ruimte onbeperkt. Maar op de Nissumfjord oever was nog een overvloed aan ruimte daar de verschillende minimale afstand en van de nesten niet verklaard mee kunnen worden. Verder is het nog mogelijk dat geexponetheid van het terrein, grootte van de kolonie, samenbroeden met andere soorten e.d. een rol kunnen spelen. Hierbij moet het echter bij veronderstellingen blijven, omdat uit deze gegevens hier niets van blijkt. De eerste verklaring lijkt mij op grond van deze elf kolonies het meest aannemelijk.

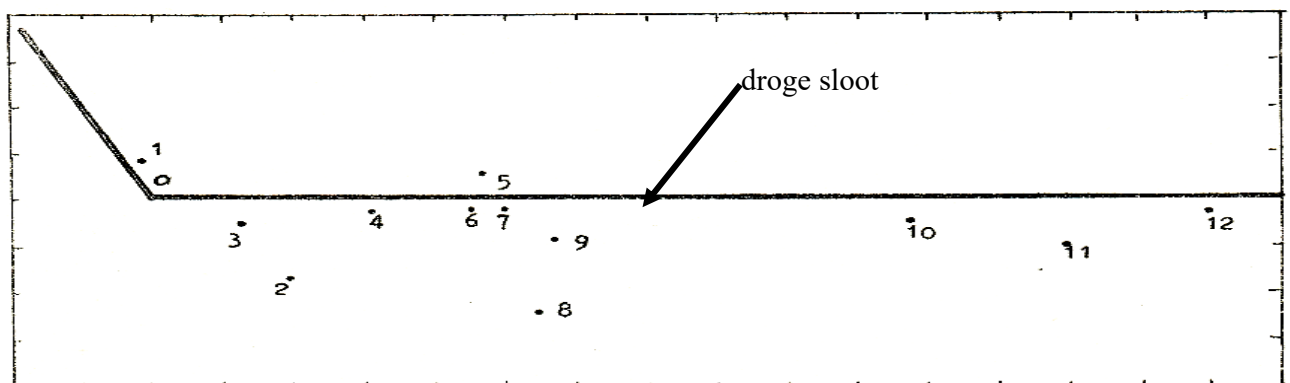
3D^{1b}) abiotische factoren

Om enkele gegevens te krijgen over invloed van overspoeling door golfslag en landbewerking werden een aantal nesten min of meer regelmatig gecontroleerd. Deze nesten lagen bijna allen in drie verschillende kolonies, maar ook lagen er enkele verspreid. In de volgende bladzijden wordt een overzicht gegevens van de gegevens die hierover werden verzameld.

Figuur 4a
 Situatieschets kolonie B
 Punt van Reide

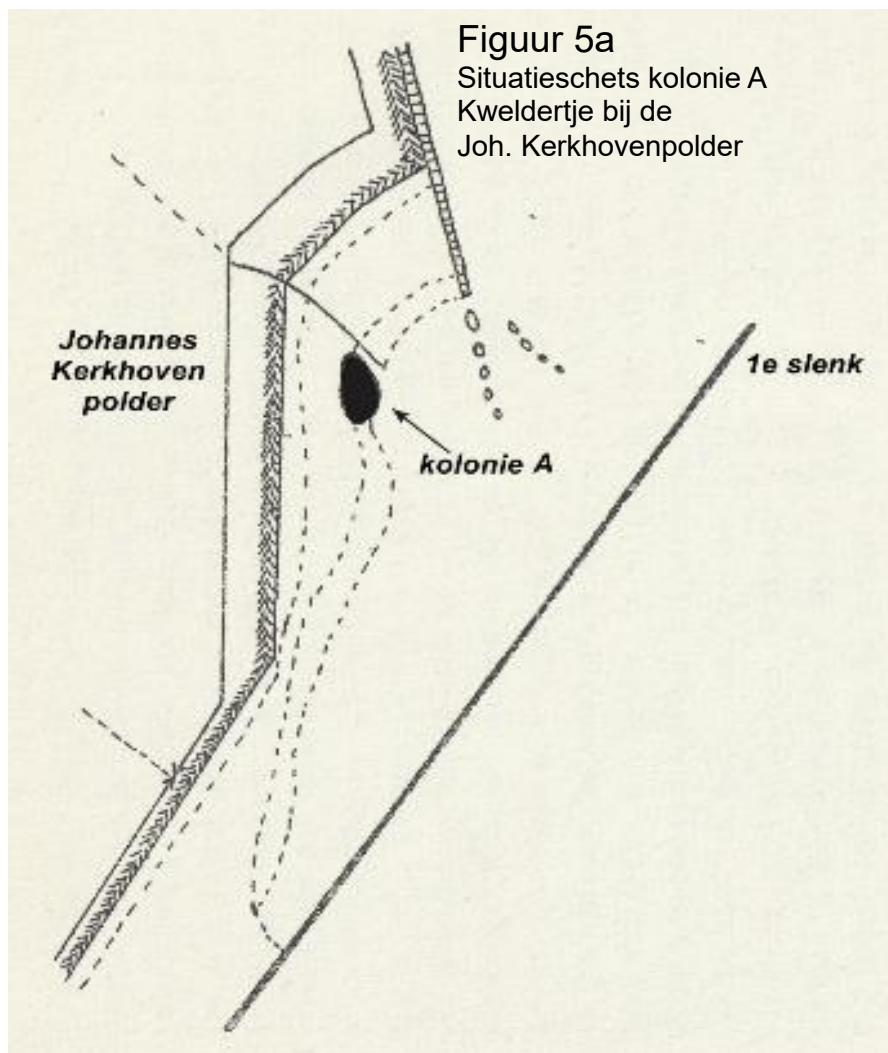


Figuur 4b
 Plattegrond kolonie B, Punt van Reide
 Schaal 1: 400



Kolonie B ligt op de uiterste noordoost punt van de Punt van Reide in het hooiland. Dit gedeelte ligt hoger dan het meer zuidwestelijke deel, dat ook groter is. Het ligt van + 2.00 tot 2.30 + NAP (topografische kaart blad 8). Het zuidwestelijke deel ligt van + 1.70 tot 2.00 + NAP. De vegetatie van de noordoost punt bestaat uit een gezelschap van *Lolium perenne* en *Poa pratensis* (opname nr. 7 Fresco 1966). De nesten bestaan uit een dunne laag dood gras. Op 20-5 was het gras kort en lagen de nesten betrekkelijk open. De gemiddelde hoogte van de vegetatie was toen niet meer dan ong. 5 cm. In de eerste helft van juni is het gras sterk gegroeid en op 2, 3, en 4 juli is het hooi gemaaid. Er is geen begrazing geweest gedurende het voorjaar. Op vrij dichte afstand bevond zich een kapmeewen kolonie van ong. 50 paar. De dichtstbijzijnde nesten bevonden zich op 7,7 meter van nest no 1 en 9 meter van nest no 4 (zie figuur 5b). Een tureluur bevond zich op 6 meter van nest no 13. Een nest van een scholekster bevond zich op ca 30 meter van nest no 1. Visdiefnesten lagen vermoedelijk binnen een omtrek van 50 meter. Omdat in de periode van 3-5 tot 28-5 de vloed niet hoger is geweest dan 183 cm + NAP (Nieuwe Statenzijl) is deze kolonie volkomen droog gebleven. Het lijkt daarom verantwoord om het leeg aantreffen van nesten, te wijten aan het uitkomen van de eieren. Als we onder broedsucces verstaan het percentage uitgekomen eieren, dan kunnen we aan de hand van de gegevens die vermeld staan in tabel 2, het broedsucces berekenen. Op 20-5 werden in totaal 36 eieren en jongen aangetroffen in 10 nesten. Op 25-5

kwamen hier nog de nesten 11 en 12 bij met ieder 4 eieren. Het totaal aantal eieren en jongen was dus 44 in 12 nesten. Gemiddeld per nest is dit 3,66. Het is vrijwel uitgesloten dat op 20-5 de jongen het nest al verlaten hadden, omdat van de drie nesten met minder dan 4 eieren er geen enkele een aangepikt ci bevatte. Van deze 44 eieren en jongen zijn er op 28-5 3 eieren teruggevonden: 1 uit een nest met 2 eieren, 1 uit een nest met 3 eieren en 1 uit een nest met eveneens 3 eieren. Dit is des te meer opvallend omdat dit de enige 'onvolledige' legsels waren. De andere 9 nesten bevatten allemaal vier eieren. Zeer waarschijnlijk is 41/44 93 % van de eieren uitgekomen. De mogelijkheid dat de kapmeeuwen uit de naburige kolonie al eieren die niet uitgekomen waren, zouden hebben uitgepikt, lijkt niet erg waarschijnlijk, omdat alle doppen die gevonden werden een uitwerpsel bevatten welke het jong voor het uitkomen produceert. De kolonie lag tegen een sloot aan die zich 35 meter van het water bevond (zie figuur 4a hiernaast en 4b op de volgende bladzijde).



Figuur 5a
Situatieschets kolonie A
Kweldertje bij de
Joh. Kerkhovenpolder

Kolonie A ligt aan de zuidkant van het hekje dat over het kweldertje aan de noordoost kant van de Joh. Kerkhovenpolder ligt (zie figuur 5a). Dit kweldertje is een restant van de hoek van de Joh. Kerkhovenpolder die in 1883 daar doorbrak. Door het leggen van een inlagedijk is toen een buitendijks stuk grond ontstaan, dat beschermd wordt tegen afslag door de oude dijk die nu nog gedeeltelijk over is. Alle nesten bevonden zich in de zone van *Spartina townsendii* (gezelschap 1 Fresco 1966). De nesten liggen verspreid door de zone. De 'pollen' of eilandjes welke niet in verbinding staan met de rest van de zone, worden niet gebruikt als nestgelegenheid.

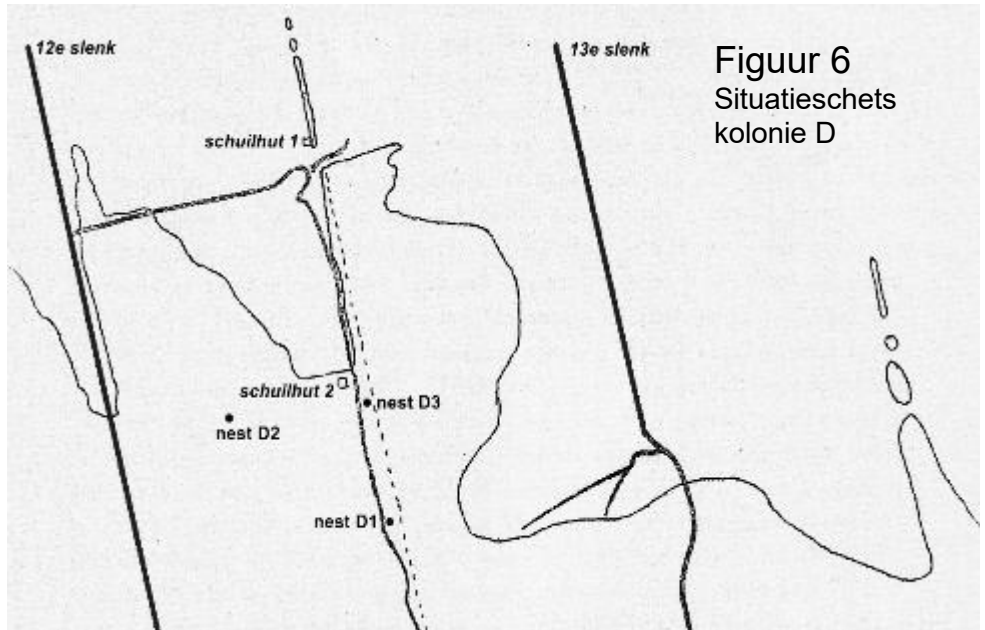
De nesten liggen niet op de grond maar deels op de dode *Spartina* die min of meer plat ligt (15-25 cm boven de bodem) en deels op de dode *Spartina* die door de vloed in lagen op de oude vegetatie is afgezet en welke dus geen verbinding met de bodem heeft. De nesten liggen op een hoogte die varieert van 1.60 tot 1.80 meter + NAF, berekend naar de vloedhoogte van de peilschaal te Nieuwe Statenzijl. De nesten bestaan uit een dunne laag dode *Spartina*. Op 19-5 werden alle kluten nesten die toen gevonden werden op een kaartje ingetekend. Op 23-5 werden nog 5 nesten meer gevonden en kon niet meer nagegaan worden welke nesten nieuw waren en welke oud. Toen werden een aantal nesten van stok, es voorzien, Op 28-5 bleken deze stokjes te klein om de nesten te kunnen terugvinden, zodat wederom de nesten niet individueel herkend konden worden. De oriëntatie in deze zone is erg moeilijk en de nesten zijn slechts zichtbaar binnen twee meter van het nest. Daarom werden op 28-5 gele steeketiketten van 30 cm lengte bij elk nest geplaatst. Omdat de bodem erg week is moesten de etiketten echter ong. 10 cm in het slik gestoken worden om wegspoelen te voorkomen. Op deze wijze verdwenen de etiketten volkomen in de dode vegetatie. Op 5-6 werd slechts een enkel etiket weer teruggevonden. De rest is of weggespoeld in de storm van 4-6 of was niet meer te vinden. Bij de latere twee nesten werden twee meter lange stokken geplaatst die voor 50 cm in het slik gestoken werden. Op 20-5 werd met hoogwater bij kolonie A waargenomen. Het water had om 14.30 zijn hoogste stand bereikt in Nieuwe Statenzijl 1.83 m + NAP. Om 15.00 was de hele kolonie nog omringd door water en dreef de dode *Spartina* in het water. Vier paartjes waren bezig met strootjes omleggen. Meestal waren de beide partners hiermee bezig,

maar ook wel eens eentje. Van nest ophogen kan men moeilijk spreken, omdat rondom het nest met de snavel strootjes (dode *Spartina*) beetgepakt en links en rechts van de kluut gedeponneerd waarbij slechts een deel van dit materiaal ook werkelijk op het nest terecht kwam. Soms stonden de beide partners wel twee meter uit elkaar strootjes om te leggen. Dit gedrag werd bij laagwater nooit waargenomen. Nemen we aan dat na 20-5 de eerste eieren van kolonie A zijn uitgekomen, dan moeten de eerste eieren na 25-4 gelegd zijn. Aangezien van de vloed van 20-5 geen merkbare schade werd opgelopen, kunnen we alleen van hogere vloed schade verwachten. Vloeden, hoger dan 1.80 + NAP in de periode na 25-4 waren: 17-5 (1.82 m.), 3-6 (1,80 m), 4-6 (1.96 on 2.09 m) en 27-6 (1,85 m).

De vloed van 17-5 heeft waarschijnlijk weinig schade aangericht, omdat 19-5 zeven voltallige legfels ongeschonden aangetroffen werden en 23-5 een aantal jongen. De vloed van 3-6 maar vooral van 4-6 zal praktisch alle nesten die er toen nog waren, weggespoeld hebben. Of het nest B1B nu werkelijk een nieuw nest was of dat alle herkenningstekens weggespoeld waren en door de vloed volkomen verplaatste lagen aanspoelsel de plaats bepaling onmogelijk maakte zodat het toch een oud nest is geweest, moet een open vraag blijven. Aangezien er slechts één ei per dag gelegd kan worden moeten er tenminste twee eieren van voor de hoge vloed van 4-6 van 2.09 m + NAP zijn geweest. Het blijft een raadsel hoe de eieren een overvloed van 30 cm met een flinke golfslag hebben kunnen overleven. Zoals blijkt uit de waarnemingen van 28-6 toen de twee eieren die nog over waren (tussen 5-6-en 13-6 was al een ei verdwenen is vermoedelijk met de vloed van 27-6 het nest weggespoeld of het is uitgekomen. Het laatste lijkt niet zo waarschijnlijk omdat het nest al een tijdje uit elkaar lag en een vervallen indruk maakte. Eenzelfde historie geldt voor het nest B2B welke 5-6 nog niet gevonden was en 13-6 3 eieren bevatte. 20-6 was er een ei bijgekomen, zodat we kunnen aannemen dat omstreeks 10-6 het legsel begonnen werd. Op 1-7 werd tijdens de vloed van 1.70 m +NAP het nest volkomen nat en dreven de eieren met de stompe kant (de luchtkamer) alleen nog boven. Het nestmateriaal hield de vier eieren bijeen. Ook toen werd één kluut waargenomen die strootjes omlegde in de buurt van een nest. Zes uur later bleek het nest weer in goede staat (niet opgehoogd, maar wel verstevigd) en de eieren warm. Op 2-7 stond er 20 cm water boven het nest door de vloed van 1.85 m + NAP. De eieren dreven nu ong. 30 cm uit elkaar tussen de dode *Spartina* waarin geen nest meer te herkennen was. Ook hier bleek bij laagwater de toestand weer volkomen hersteld te zijn. Op 3-7 bleek het nest s 'avonds eveneens de vloed van 1.83 m goed doorgekomen te zijn. Op 5-7 was er een vloed van 2.12 m met een storm uit het zuidwesten. Op 7-7 was er van de eieren niets te bespeuren en lag er een laag van 1 cm dik aangespoelde *Spartina* over het nest. Ook dit nest is dus uiteindelijk aan de vloed te gronde gegaan. Op 19-5 lagen alle nesten met 4 eieren in een goede nestkom. Op 23-5 bevonden zich in één nest vier eieren waarvan er eentje geheel onder het nestmateriaal lag. twee half en ééntje erbovenop. Deze laatste was geheel warm, de twee die half in de bodem lagen waren voor de helft koud en de onderste was geheel koud. Op 28-5 was de toestand van dit nest ongewijzigd. Op 5-6 was ook dit nest verdwenen. Het lijkt dus aannemelijk dat tussen 19-5 en 23-5 bij het bijwerken van het nest tijdens een hoge vloed, het ene ei volkomen in het nestmateriaal geraakt is en de andere twee half. Op 20-5 was er een vloed van 183 cm. Uit deze gegevens blijkt dat er waarschijnlijk vijf of zes nesten geheel of gedeeltelijk (op één ei na) zijn uitgekomen in kolonie A en dat de vloed van 4-6 vermoedelijk zeven nesten heeft weggespoeld met ieder vier eieren. Zie tabel 3. Dat betekent dat van de 46 eieren en jongen er vermoedelijk 28 weggespoeld zijn en minimaal 15 uitgekomen. Hierbij dient echter opgemerkt te worden dat er heel wat onzekerheden zijn. Het lijkt echter wel verantwoord het broedsucces op 30-40 % te schatten. In hoeverre er nog vervolglegels elders geprobeerd zijn, moet een open vraag zijn. Dit zouden B1B en B2B in kol A geweest kunnen zijn. Hier is echter niets van terecht gekomen.

De nesten D1, D2 en D3 werden resp. op 13-6 en 17-6 tussen de 12e en 13e slenk gevonden (zie figuur 6). (zie figuur 6) D1 bevond zich op ong. 1.70 + NAP, D2 op ong. 2.00 + NAP en D3 op ong. 1.45 m + NAP. D1 lag op een laag dode aangespoelde *Spartina*, van enkele cm's, D2 lag op een zeer dikke laag aanspoelsel en D3 op het slik tussen wat kweldergras plant es aan de kant van een slenkje. Nest D1 lag 19-6 met hoogwater net zover in het water dat de eieren van onderen nat waren. De vloedhoogte was toen 1.78 m + NAP. Tussen 19-6 en 24-6 zijn de eieren verdwenen. Als ze uitgekomen waren zouden ze voor de hoge vloed van 4-6 van 2.09 m gelegd moeten zijn. Op 24-6 werd slechts één stuk dop zonder uitwerpsel + 50 cm van D1 af gevonden. Het legsel is dus vrijwel zeker verloren gegaan. Nest D2 lag 19-6 nog een heel stuk boven het water. Dit nest is op 3-7 en 4-7 uitgekomen. De eieren moeten dus op ong. 8-6 gelegd zijn, dat is 4 dagen na de vloed van 4-6 van 2.09 m. (de broedduur is 25 dagen zie o.a. Sluiters 1958). Dit zou dus een paar kunnen zijn waarvan het eerste legsel door de storm van 4-6 verloren ging. Nest D3 lag 19-6 ongeveer 30 cm in het water. Toch werden er 24-6 vier warme eieren aangetroffen in een solide nest. Meegerekend met 17-6 toen D3 gevonden werd, is het nest tot 24-6 op de volgende dagen onder geweest in verband met de vloedhoogten: 17-6, 19-6, 20-6 en 21-6 (= 4 x). Op 2-7 bevatte het nest nog twee warme eieren (die niet waren aangepikt). Tussen 2-7 en 24-6 is D3

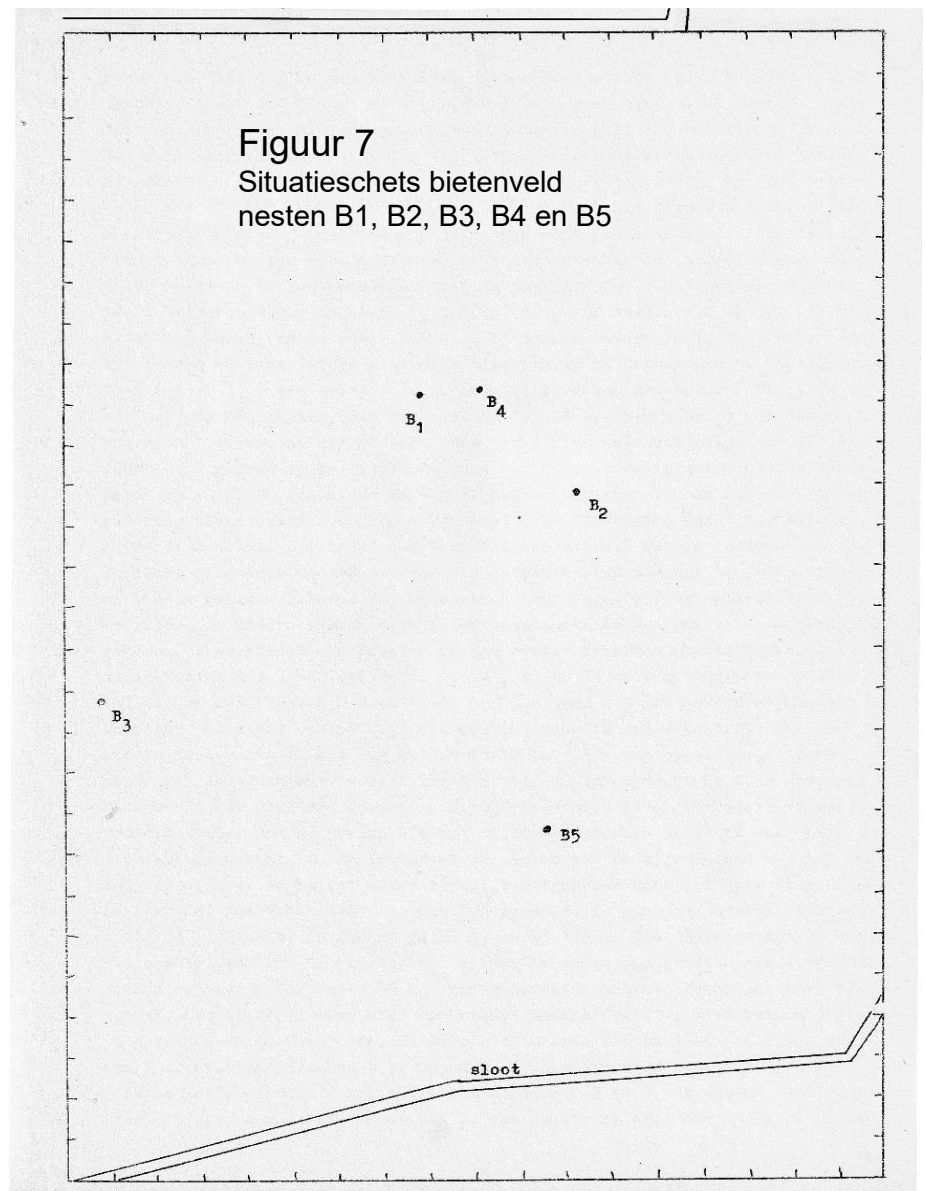
onder geweest op: 25-6, 27-6, 28-6 2 x, 29-6, 30-6 2 x, 1-7 2 x en 3-7 (= 12 x). Dus in totaal is dit nest 16 maal onder geweest. Op 7-7 was het gehele nest verdwenen en van de eieren geen spoor, zodat vermoedelijk de stormvloed van 5-7 D3 heeft weggespoeld. Uit de waarnemingen van overspoeling is niet gebleken, dat eieren die bij een overspoeling enige tijd in het water hebben gelegen uit kunnen komen. Gezien het vermogen van kluten om overspoelde nesten te herstellen lijkt het echter aannemelijk dat de eieren over een fysiologische aanpassing beschikken, die het mogelijk maakt de sterke afkoeling die bij overspoeling optreedt te overleven. Op 17-7 werd op grote schaal het ophogen van nesten door kapmeeuwen gezien. Op 18-6 werd bij D3 vanuit de schuilhut geen ophogen gezien, alleen als aflossingsritueel werden ong. vijf strootjes verplaatst. Het water kwam ong. 10 cm beneden het nest. De gegevens van de nesten D1, D2 en D3 staan in tabel 4.



Figuur 6
Situatieschets
kolonie D

3D^{1c}) Conclusies over het ophogen

Uit deze waarnemingen blijkt dat het ophogen van de nesten in het gebied van de kwelderrand van de Dollart, weinig functioneel is in de zin van echt ophogen. Door de vorm van het estuarium wordt al bij een kleine toename van de wind, de vloed enkele tientallen cm's opgestuwd. Als het ophogen werkelijk functioneel zou zijn, dan zouden de nesten in enkele uren tijds tien, twintig en soms dertig of meer cm's opgehoogd moeten worden. Aangezien geen der nesten op de kwelderrand een laag nestmateriaal bevatte die dikker was dan 1 à 2 cm, kunnen wij niet spreken van ophogen. Beter is het te spreken van verstevigen. Zodra de eieren gaan drijven, bestaat het gevaar dat ze door het water naar een andere plaats worden gedreven en zodoende verloren gaan. Door het nestmateriaal kunnen ze al drijvende bij elkaar gehouden worden, zodat ze weer in het oude nest zakken als het water weer zakt. Een voorwaarde is daarbij dat er geen of bijna geen golfslag is. Aangezien de vloed nooit erg hoog is zonder een krachtige wind, vanwege de opstuwning, is een beschutte ligging van de nesten van groot belang. Het geval dat Makkink



Figuur 7
Situatieschets bietenveld
nesten B1, B2, B3, B4 en B5

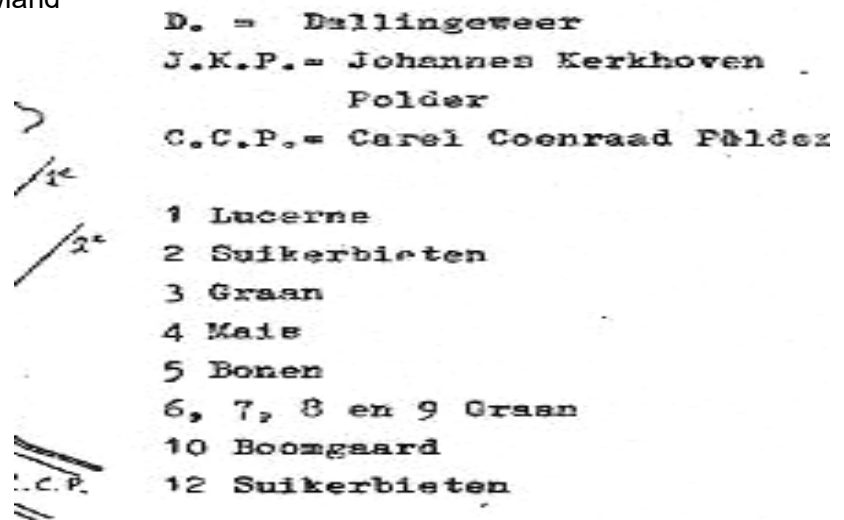
(1936) beschrijft van ophogen, door kluten op Vlieland is binnendijks en het water dat de nesten bedreigt is regenwater. Het ligt voor de hand dat hier een verhoging van enkele cm's wel effectief kan zijn. Aangezien slechts op ogenblikken dat het water zich rondom het nest bevond 'ophogen' werd waargenomen, lijkt het aan de hand van de beperkte beschikbare gegevens het meest waarschijnlijk dat deze situatie (situatie nest in water) de prikkel tot het strootjes omleggen vormt. Bij een bedreiging van de nesten door regenwater houdt deze prikkel vele uren stand, bij een bedreiging door een vloed, komt het water veel sneller op dan bijgehouden kan worden met ophogen en houdt de prikkel slechts 2 tot 3 uur stand (van 1 tot 11 uur voor en na HW). Makkink haalt uit de literatuur nog enkele gegevens. Boon (1935 p.58) heeft klutennesten gezien die door zware regenval bedreigd werden en die met klei opgehoogd waren. Wetmore (1925) en Bent (1926) beschrijven voor de Amerikaanse kluut dat deze voor plotselinge vloedten zijn nest 30 tot 40 cm zou verhogen met, planten, hout, beenderen, gedroogde dode eenden of andere vogels, veren en wat vorder aanwezig is. Het is duidelijk dat alleen systematisch waarnemen vanuit een goede hut hier voldoende gegevens over kan verschaffen om een uitspraak te doen over de effectiviteit van het ophogen resp. het verstevigen. Deze effectiviteit is van uiteindelijk belang voor het voortbestaan van de soort in dit milieu.

3D^{1d}) Bouwland

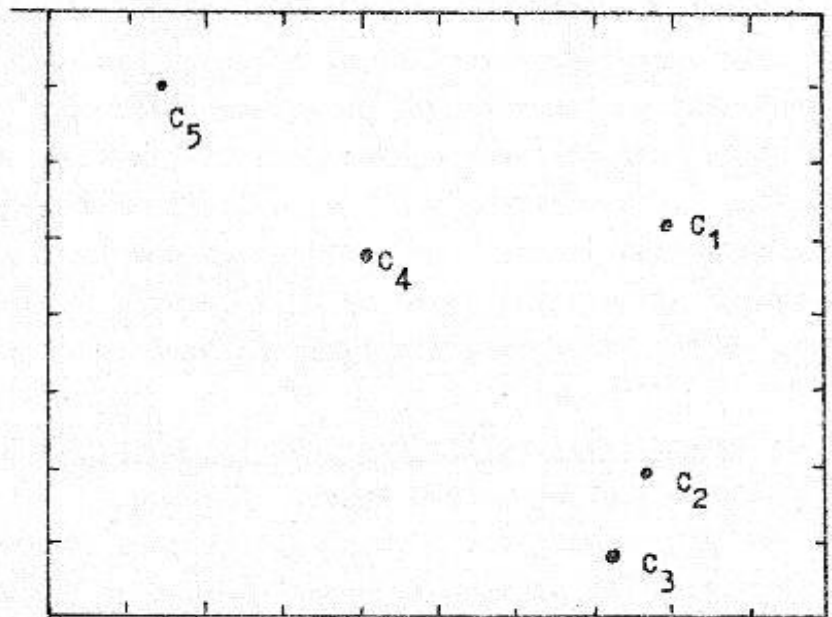
Op het gebied dat het eigendom is van de Johannes Kerkhovenpolder N.V. is het bouwland regelmatig onderzocht door mij. De in totaal 32 ex. (dus minimaal 16 paar) zijn op de percelen 6 en 8 gezien (zie figuur 8) op 19-5 en 20-5 in het toen nog lage graan gezien. Omdat een haas die over het veld liep fel aangevallen werd, is het vrijwel zeker dat ze hier gebroed hebben. Het ligt voor de hand dat deze kluten nesten eveneens tussen 20-5 en 25-5 zijn uitgekomen evenals de nesten op de Punt van Reide en het eerste deel van kolonie A. Absoluut zeker is dat niet, omdat eind mei het koren 21 al zo hoog was dat eventuele kluten niet gezien zouden zijn. Makkink (1936) beschrijft ook dat kluten in het koren broeden, waarin ze later geheel verdwijnen. Hij voegt eraan toe dat het biotoop mogelijk gekozen wordt vanwege het kale voorkomen van de bodem ten tijde van de nestkeuze. Ook van Zeeland is het bekend dat ze in het bouwland broeden (Wolff 1968). Op 23-5 zitten er ong. twintig kluten op de percelen 2,3 en 4 (zie figuur 7), waar resp. suikerbieten zijn geplant en graan en mais zijn ingezaaid. Op diezelfde dag werden vermoedelijk alle nesten welke aanwezig waren op perceel 2 weggeschoffeld. Op 11 en 12 juni werden in het bietenveld 5 nesten gevonden. Hiervan is B1 uitgekomen tussen 21-6 en 23-6 (3 ei), B2 tussen 1-7 en 3-7 (1 ei is niet uitgekomen van de vier eieren), B3 tussen 3-7 en 10-7, B4 1 ei verdwenen tussen 28-6 en 1-7 en 2 ei niet uitgekomen, B5 uitgekomen op 26, 27 en 28-6 (3 ei) (zie tabel 5). Rekenen we 25 dagen broedduur (Sluiters 1958) en 1 ei per dag leggen, dan komen we op 23, 24 of 25-5 voor B1 als datum waarop het eerste ei gelegd werd. Het lijkt niet waarschijnlijk dat dit als reactie is gelegd op het verloren gaan van een eerder legsel door het schoffelen op 23-5. Om een nieuw legsel te kunnen beginnen moeten n.l. eerst copulaties plaats vinden en een nieuw nest gebouwd worden, wat zeker enkele dagen tijd neemt. Het lijkt dus waarschijnlijker dat het in aanbouw was en wellicht al enkele eieren bevatte die gespaard zijn doordat ze in de rij van de bieten gelegen hebben. Het mechanisch schoffelen gebeurt alleen tussen de rijen. De andere nesten zijn later uitgekomen en dus ook later gelegd en zouden dus eventueel als reactie op een eerder verloren gegaan legsel ontstaan kunnen zijn. Het eerste ei van B5, B2 en B3 moet gelegd zijn op resp. 1-6, 6,7 of 8-6, tussen 8-6 en 15-6. Op 19-6 werd het bietenveld nogmaals geschoffeld nu stond echter bij alle nesten welke ik onder controle had een steeketiket welke in het nog vrij kale bietenveld goed opvallen. Op deze wijze kon de bestuurder van de tractor alle nesten sparen. Op 12-6 werd het bietenveld met Dieldrin bespoten. Hier hebben de nesten geen merkbare schade van opgelopen. Ook de jongen van het bietenveld hebben de tocht naar het wad goed kunnen maken. Van de in totaal 17 eieren van de vijf nesten van het bietenveld zijn er 14 hoogstwaarschijnlijk uitgekomen omdat er drie eieren achter bleven. Het broedsucces is dus 80% geweest. De minimale afstanden waren: B1 28m, B2 66 m, B3 206 m, B4 28 m, en B5 166 m. Gemiddeld is dat 99 meter. Het oppervlakte van het bietenveld: 23,9 ha en de oppervlakte die tussen de nesten lag was 2,56 ha. Het gemiddelde aantal eieren per nest is 3,4 ei. Het maisveld werd niet mechanisch geschoffeld. Op 12-6 werden 4 nesten gevonden en 18-6 nog één. C1 kwam uit tussen 14-6 en 18-6 (4eieren waarvan 1 ei niet uitgekomen is), C2 en C3 zijn uitgekomen tussen 3-7 en 10-7 (beide met 4 eieren), C4 is niet uitgekomen (3 ei), C5 tussen 19-6 en 22-6 (3 eieren waarvan 1 niet uit). Het eerste ei moet dan ongeveer gelegd 22 zijn in C1 tussen 17-5 en 21-5, in C2 en C3 tussen 4-6 en 11-6, in C5 tussen 25-5 en 28-5. Totaal 17 eieren (gemiddeld 3,6 per nest), waarvan er vijf niet zijn uitgekomen. Het broedsucces is dus 70% geweest. Het oppervlakte van het maisveld was 4,8 ha en de ruimte tussen de nesten 300 m. De minimale afstanden waren C1 16 m, C2 6 m, C3 6 m, C4 17 m, C5 17 m. gemiddeld 12 meter, Tussen 19-6 en 25-6 hebben de kluten alle nog in gebruik zijnde nesten geheel van een bodem van doodgras voorzien, zowel in het bietenveld als in de mais, bij enkele nesten was er zelfs wat groen materiaal. Vanaf 17 -

6 heeft het meer geregend dan daarvoor, zodat dit mogelijk de oorzaak is geweest van het uitbreiden van het nestmateriaal. Een andere oorzaak zou het snel groeien van de bieten kunnen zijn, waardoor de omgeving sterk veranderd was. Dit laatste lijkt echter onwaarschijnlijk omdat het maisveld nog nauwelijks veranderd was en ook hier de nesten van een laag gras voorzien waren. De hoeveelheid neerslag in de periode van tiendagen na 17-6 en tiendagen voor 17-6 was resp. 0,1 cm en 32,8 cm. Op perceel 5 (fig. 8) hebben ong. 8 paar gebroed, hiervan zijn geen nesten gezocht. Op 5-5 zijn er door een arbeider al jongen in het bouwland gezien, wat vermoedelijk wel betrouwbaar is. Op 19-6 en 20-6 werd een aflossing gezien van één van de nesten. De gemiddelde minimale afstand van het bouwland is 62 meter. Zie voor plattegrond figuur 8b en 7.

Figuur 8a
situatieschets
bouwland



Figuur 8b
plattegrond maisveld schaal 1: 500



3D² Afstand tot het foerageergebied van de ouden

Tijdens het broedseizoen dient de strook wad die direct aan de kwelder grenst, als foerageergebied voor de ouders. De strook wad ten zuiden van de Punt van Reide biedt waarschijnlijk onvoldoende voedsel voor de adulte kluten, die daar broeden. Hoewel ik dit niet door waarnemingen kan bevestigen lijkt het mij waarschijnlijk dat zij althans voor een deel in de zuidwesthoek van de Dollart foerageren. Hier foerageren ook de kluten die in het bouwland van de Joh. Kerkhovenspolder broeden. De kwelderstrook is dus in de voordeligste

positie omdat de afstand tussen nest en foerageergebied hier het kleinste is. Deze afstand is bij het bouwland 100-500 m en bij de Punt van Reide 100 1000 meter. Aangezien deze afstanden vliegend afgelegd worden, zijn zij niet van zodanig belang dat verwacht mag worden dat ze een beperkende factor bij de keuze van de nestplaats vormen. 3Dafstand tot het toekomstige territorium Omdat de jongen niet gevoerd worden moeten ze met de ouden naar een plaats waar ze dit voedsel zelf kunnen vinden. Omdat ze na het uitkomen nog enige tijd op de dooier kunnen leven, hebben de jongen waarschijnlijk ongeveer een dag de tijd voordat ze wat binnen moeten krijgen. Zoals in de volgende hoofdstukken zal blijken wordt in de eerste weken na het uitkomen door elk paar een territorium gevestigd op een stuk wad, waar zowel de ouden als de jongen hun voedsel zoeken. Deze territoria werden bijna uitsluitend waargenomen langs de kwelderrand vanaf de uitstekende hoek van de Joh. Kerkhovenspolder tot aan e Nieuwe Buitengeul van Reiderland.

Alleen in de slenk die de Punt van Reide in tweeën deelt heb ik in de laatste week van mei enkele paren met erg kleine jongen gezien, in de eerste week van juni waren dit nog maar twee paar. Omdat er op de Punt van Reide ca 75 paar gebroed hebben lijkt het mij het meest waarschijnlijk dat verreweg de meeste ouden met

jongen naar de Dollart gelopen zijn. Dit verklaart ook de grote concentratie van paren in de zuidwesthoek van de Dollart en de waarnemingen van kluten met jongen enkele honderden meters uit de kust op het wad ten noorden van de uitstekende hoek van de Joh. Kerkhovenpolder. Rechtstreekse waarnemingen heb ik hier echter niet van. Deze heb ik wel van een aantal paren die op het bouwland broedden en met hun jongen via de sloot, het hooiland en de dijk die met hoog gras begroeid was naar de kwelderrand gingen. Ter illustratie hiervan zal ik de beschrijving geven van één van deze waarnemingen:

Na twee dagen koud weer met af en toe regen is het zaterdag 28 juni droog en zonnig weer, maar door de forse wind wordt het pas tegen de middag een beetje warmer. Vanuit een schuiltentje dat ik de avond tevoren boven op de dijk geplaatst had, kon ik zowel de Joh. Kerkhovenpolder als de kwelder goed overzien. Om 8.55 merk ik een paartje in het bietenveld op die af en toe alarmerend opvliegen. Met een ander paar dat zich ook in het bietenveld bevindt, wordt enkele keren 'gevochten', bovendien worden overvliegende meeuwen aangevallen. Jongen zijn tussen de hoge bieten nog niet te zien. Eén van de beide ouders (we noemen hem A1) vliegt over de loot en strijkt in het hooiland neer. De ander (A2) verschijnt intussen aan de slootrand met twee kleine jongen. A1 vliegt op en vliegt alarmerend rond boven de sloot en het hooiland, de dijk en de kwelder. A2 loopt met de twee jongen de slootkant af. A2 strijkt even in de sloot neer maar vliegt dan weer samen met A1 op. De jongen zijn nu niet meer te zien. A1 en A2 blijven neerstrijken en opvliegen, doch veranderen steeds hun plaats naar de dijk toe. De jongen zijn eerst door de hoge slootkant en later door het hoge gras niet meer te zien. A1 gaat aan de dijkkant van de sloot zitten en loopt na enige tijd het hooiland in, vermoedelijk met de jongen achter zich aan. A2 vliegt laag over het hooiland en strijkt af en toe enkele meters van A1 neer om dan even later weer op te vliegen. Het is inmiddels 10.00. Op deze manier loopt A2 langzaam naar de dijk toe terwijl A1 af en toe voor A2 neerstrijkt. Het alarmeren is opgehouden. Om 10.26 bevindt zich A1 op de top van de dijk terwijl A2 nog in het hooiland is. Pas om 11.00 is ook A2 met de jongen, die nu weer te zien zijn, op de top van de dijk. A2 loopt nu in de kwelder richting kwelderrand, A1 volgt met de jongen 24 en op ong. 50 meter afstand. Het duurt echter tot 11.50 voordat A1 en A2 met hun jongen de kwelderrand bereiken hebben, vanwege vele territoriumgevechten, die eerst geleverd moeten worden voordat paar A zich ertussen kan dringen. Dit zal nog uitgebreider behandeld worden in het volgende hoofdstuk. Op diezelfde morgen waren er nog twee paartjes die met hun jongen van het bouwland naar de kwelderrand liepen. Het is dus zeker dat de tocht van het nest naar het toekomstige territorium enkele uren duurt en dat de jongen in die tussentijd niet opgewarmd worden en ook zelf geen voedsel kunnen vinden.

Zeker bij koud weer of regen zal daarom de afstand een beperkende factor zijn bij de keuze van de nestplaats. Dit is dan ook waarschijnlijk de reden, dat er in de Carel Coenraadpolder geen kluten op het bouwland hebben gebroed. De kwelder is hier n.l. veel breder en de afstand tussen nest en toekomstig territorium dus te groot. Om deze reden is waarschijnlijk ook de Punt van Reide als broedplaats niet zo gunstig als de kwelderrand van de Dollart. Hoewel de Punt van Reide vroeger als broedgebied veel belangrijker geweest is voor de kluut (Braaksma en Timmerman 1969 geven voor 1947 t/m 1957 350 paar) is een vergelijking met de kwelderrand van de Dollart in die tijd niet mogelijk wegens het ontbreken van gegevens over de kwelderrand uit die periode. Samenvattend kunnen wij de voor- en nadelen van de Punt van Reide, de kwelderrand van de Dollart en het bouwland van de Joh. Kerkhovenpolder in het onderstaande weergeven:

<i>geen risico = ++</i>	<i>weinig risico = +</i>		<i>vrij veel risico = -</i>		<i>veel risico = --</i>
	landpre- datoren.	luchtpre- datoren.	overspoe- ling	vee en landbe- werking	afstand. tot territorium
Punt van Reide	-	-	+	+	--
Bouwland Joh. Kerkhoven Polder..	--	--	++	--	-
Kwelderrand D.	++	-	--	++	++

3E Jongen

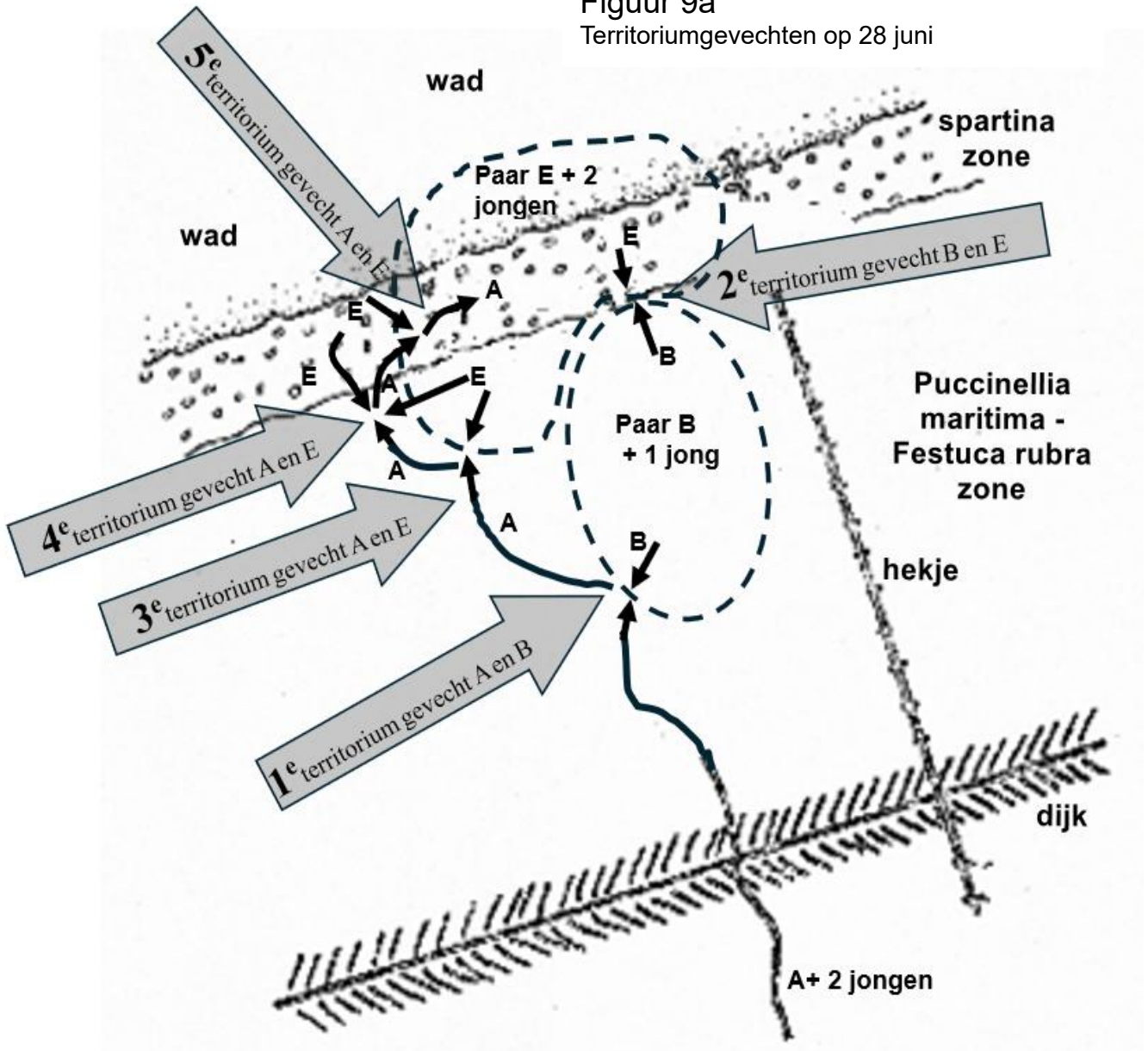
Bij de eisen die aan het biotoop van de kluut gesteld moeten worden in de periode dat de jongen uitkomen en opgroeien lijken mij twee factoren van belang n.l. de veiligheid en de foerageermogelijkheden van ouden en jongen. Omdat beide factoren een grote rol spelen in het vestigen van een territorium, bespreek ik eerst de waarnemingen aan territoria, vervolgens komt de veiligheid ten opzichte van de kou aan de orde en tenslotte volgt een overzicht van de gegevens die over het foerageren verzameld werden.

3E¹ territoriumgedrag.

Aangezien van de kluut nog niet bekend was, dat hij een territorium, waarin de jongen hun voedsel zoeken vestigt, zal ik eerst een aantal waarnemingen geven waaruit dit blijkt:
op 30 mei vanuit de schuilhut bij kolonie A

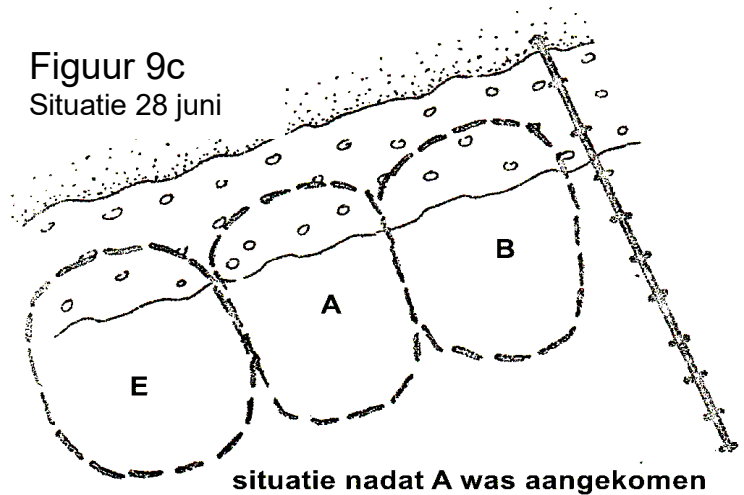
Figuur 9a

Territoriumgevechten op 28 juni

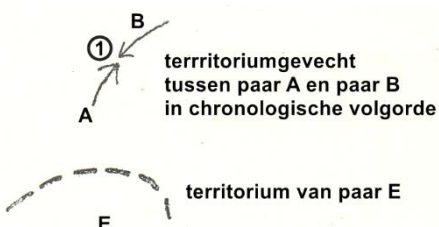


Figuur 9c

Situatie 28 juni



Figuur 9b legenda



Vanaf 5.00 zit een paar ongeveer 150 meter uit de kust op het wad in de buurt van een fuik. Het paar heeft drie jongen die met tussenpozen van ongeveer tien minuten telkens tien á vijftien minuten opgewarmd worden. Op enige afstand hiervan zitten nog enkele paren. In de korte foerageerperioden lopen ze langzaam naar het oosten. Om 7.22 jaagt één van de ouden een tureluur weg die al foeragerend dicht bij de jongen was gekomen. Bovendien wordt ook een andere volwassen kluut weggejaagd. De andere oude houdt zich af en toe ook met tureluurs weggagen bezig. Ook om 7.43 wordt het opwarmen van de jongen onderbroken om andere kluten weg te jagen. Omdat het water de fuik al heeft bereikt lopen de ouden met hun jongen in de richting van de kwelderrand. Hierbij blijven ze af en toe in de waterlijn staan foerageren. Bij een Spartinapol komen nog twee jonge bij de drie andere jongen. De ouders van deze jongen raken in hevige gevechten gewikkeld met de ouders van de drie jongen. De jongen foerageren gewoon door. Na enige tijd komen de families toch weer in hun oorspronkelijke samenstelling. Er wordt nog verscheidene keren gevochten, terwijl het water hun naar de kwelderrand drijft. Ze komen daarbij ook nog met andere paren in conflict. Maar na enige tijd zitten de ouders op enige afstand van elkaar langs de kwelderrand, terwijl er nog maar af en toe gevochten wordt. Het is mij niet bekend in hoeverre dit paar een uitstapje had gemaakt of dat zij hier vreemd was.

op 6 juni vanuit de schuilhut op de kwelderrand ter hoogte van de 17^e slenk.

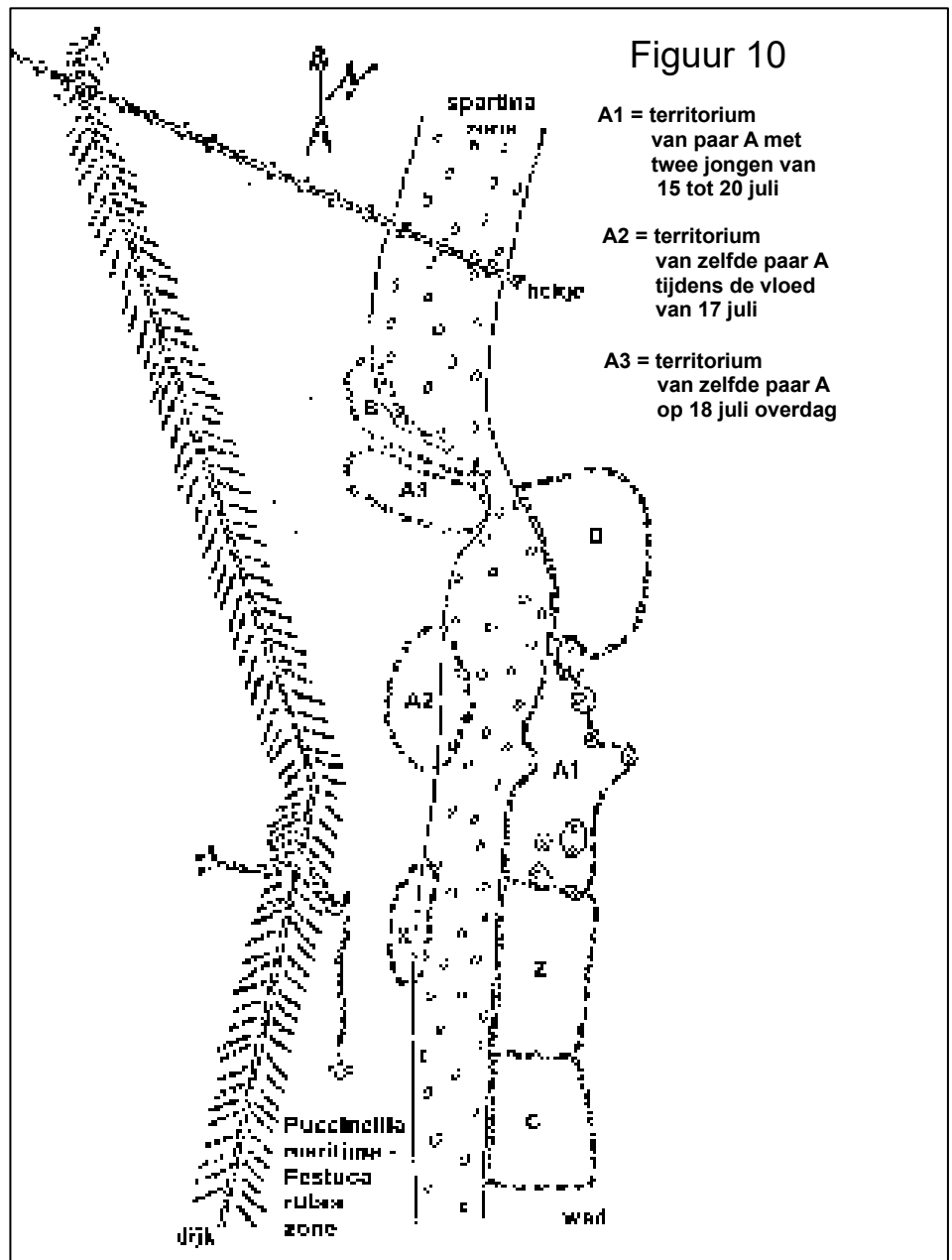
Deze waarnemingen geven een heel ander beeld. Er verbleven drie paar kluten met elk één jong op een stuk wad aan de kwelderrand ter hoogte van de 17^e slenk. Vanaf 4.00 s 'morgens tot 9.35 blijven deze op hetzelfde wad zitten, terwijl zij af en toe hun burens bevechten en bovendien alle andere vogels in dat stuk weggagen.

Door het nauwkeurig aantekenen waar zich deze govechten voordeden, kon heel gemakkelijk een territoriumgrens worden bepaald. Deze was onafhankelijk van de plaats waar de jongen zich op een bepaald moment ophielden. Deze waarneming wordt versterkt door datgene dat ik op 9 juni op dezelfde plaats kon

zien. Op dezelfde plaats zaten weer drie paar met elk één jong en de territorium grenzen lagen nog precies zoals op 6 juni. Op 10 juni was echter één paar met hun jong verdwenen en was er een stuk 'niemandsland' ontstaan waar vreemde kluten af en toe ongestoord konden foerageren. De territoriumgrenzen van de andere twee paren waren gelijk gebleven.

1: op 28 juni van het bouwland van de Joh. Kerkhovenpolder naar de kwelderrand. Bij aankomst op de kwelderrand, werden er, zoals al gezegd, diverse territoriagevechten geleverd, die na een uur leidden tot een opschuiven van de bestaande territoria en het vestigen van een nieuw territorium door het nieuwaangekomen paar. In figuur 9 is aangegeven hoe dit in zijn werk ging.

2: van 14 juli tot en met 19 juli op het kweldertje van de Joh. Kerkhovenpolder. In deze periode heb ik elke dag een groot aantal uren het territorium gevolgd van een paar waarvan ik de jongen met een kleurring gemerkt had. Gedurende deze zes dagen



bleef het territorium op dezelfde plaats, ondanks het feit dat de jongen en ouden één dag ongeveer op 150 meter afstand van het oorspronkelijke territorium foerageerden (zie figuur 10). De oude vogels vlogen die dag tussen hun jongen en het oude territorium heen en weer, waarbij ze zowel het oude territorium als de ruimte om hun jongen heen tegen indringers verdedigden.

Naast bovenstaande waarnemingen werden nog verscheidene waarnemingen gedaan langs de kwelderrand waaruit bleek dat kluten een vrij vastomlijnd gebiedje waarin zich meestal hun jongen bevinden, tegen soortgenoten en andere vogels verdedigen. Wij definiëren het begrip territorium als een ruimte waarbinnen voedsel wordt gezocht en waarin soortgenoten anders dan hun eigen jongen of partner, niet geduld worden. Deze ruimte is althans gedurende enige tijd plaats gebonden.

Gezien de bovenstaande waarnemingen is het verantwoord om bij de kluut van een territorium te spreken. Maar gezien de waarnemingen op 30 mei is het duidelijk dat het territorium vrij flexibel is. Makkink (1936 p. 18 e.v.) geeft een vrij uitvoerige beschrijving van het vechten van de kluut. In dit verslag kan daarom een gedetailleerde beschrijving achterwege blijven. Hoewel Makkink het bestaan van een territorium ontkent, meen ik dat ik, op grond van bovenstaande waarnemingen, welke veel systematischer gericht waren op kluten met jongen dan die van Makkink, het bestaan van een territorium toch niet meer in twijfel behoef te trekken. Het vechten welke Makkink noemt, kunnen wij voor de territoria beschouwen. Het 'grouping' heb ik slechts bij de nesten in de kolonies gezien. 'bobbing' is een veel voorkomende beweging tijdens het territorium gevecht. Verder zien we ook 'pursuing', 'springing and flapping', 'pecking at each other', 'sitting down', 'treading upon each other' en 'the pseudosleeping attitude'. Het vechten heeft echter niet altijd de door Makkink beschreven vorm. Soms naderen twee rivalen elkaar terwijl ze aan het maaïen zijn. De frequentie is echter veel hoger dan normaal en de maaïbewegingen worden veel feller, dus met meer kracht, uitgevoerd. Soms loopt het dan nog op andere vechthandelingen uit, maar het kan ook zijn dat beiden hun koers veranderen en rechtsomkeert maken. De frequentie van het territoriumvechten kan soms aanzienlijk zijn. Vooral als de uiterlijke omstandigheden veranderen, verplaatsen de kluten zich. Bijvoorbeeld op 14 juli (zie figuur 10), werd er tussen paar A en C (paar Z was toen nog niet gearriveerd) bijna voortdurend gevochten tussen 15.45 tot 16.10, waarbij soms beide partners betrokken waren en soms één van hen beiden. Opvallend was ook dat het gevecht af en toe onderbroken werd om een tureluur uit het territorium weg te jagen. Vermoedelijk was één van de oorzaken van dit hevige vechten, dat er nogal wat beweging in de kluten zat omdat het wad net begon droog te vallen. Van vele andere soorten werd waargenomen dat ze niet geduld werden in een territorium. Tureluur en kapmeeuw werden het meest weggejaagd. Tureluurs hebben zelf ook veel jongen langs de kwelderrand lopen, soms worden daarom zeer felle gevechten geleverd. Kapmeeuwen zitten vaak in troepen langs de waterlijn. Ook zo'n hele troep kapmeeuwen kan met succes door een kluut verjaagd worden. Een wulp viel bij een aanval van een kluut vanuit de lucht plat op zijn buik languit in het slik en vloog meteen weg! Verder werden met succes bergeend, wilde eend, wintertaling, visdief, spreeuw, zwarte ruit, stormmeeuw en kievit weggejaagd. Minder succes hadden de kluten bij een scholekster, die met zijn jong in een territorium zat. Deze werd telkens bedreigd maar tot een vechtpartij kwam het niet. Het merkwaardige is dat geen van deze vogels als een reële bedreiging voor de kluten gezien kan worden. Ze zouden alleen voedselconcurrent kunnen zijn. Veel feller reageren de kluten op vogels die wel een reële bedreiging voor hun jongen kunnen vormen. Dit zijn bijv., blauwe reiger, zilverbmeeuw, torenvalk en bruine kiekendief. Op 25 juni wordt genoteerd hoeveel maal een paar kluten op een blauwe reiger dook die in het territorium stond te vissen op ongeveer 5 meter van de plaats waar de jongen zaten. Gedurende 19 minuten werd in totaal 95 maal gedoken. De blauwe reiger ving na enige tijd een forse paling en vloog weg. Om een idee te geven van de frequentie waarmee het wegjagen voorkomt geef ik enkele voorbeelden uit de lange reeks van waarnemingen. Op 9 juli nemen we een willekeurig uur uit de waarnemingen van vijf uur vanuit een schuilhut langs de kwelderrand bij de 17e slenk. Van 18.00 tot 19.00 werd één territoriumgevecht geleverd met een buurman, er werd een kapmeeuw weggejaagd en een troep kapmeeuwen die in het opkomende water al stootduikend aan het foerageren waren, werd aangevallen, tenslotte werden verscheidene tureluurs weggejaagd. Op 15 juli (zie figuur 10) worden door A van 11.30 tot 12.00 vier kapmeeuwen, twee tureluurs en een stormmeeuw die overvloedig aangevallen en naar een scholekster die in het territorium zat en zijn jong daar voerde werd zonder succes voortdurend bedreigd. Op 16 juli werden van 20.10 tot 21.10 door A (zie figuur 10) negen kapmeeuwen, drie kieviten, één vreemde kluut met een vliegvlug jong weggejaagd, terwijl naar de scholekster en zijn jong en naar een wulp bedreigd werd. Het is duidelijk dat de frequentie van wegjagen, dreigen of vechten afhankelijk is van het aantal invallers in het territorium per uur.

Na 30 mei heb ik geen paren met kleine jongen meer gezien, verder dan honderd meter van de kwelderrand af het wad op. Het vermoeden bestaat dat de jongen en ouden die op 30 mei zo ver uit de kust waren, afkomstig waren van de Punt van Reide en dus nog geen vast territorium bezet hadden. Ook op vier en zes juli heb ik geen ouders met kleine jongen aangetroffen op andere plaatsen dan tot honderd meter uit de kust. Ik ben toen tot aan de noordelijkste rand van de Heringsplaat geweest. Ongeveer één kilometer uit de kust waren wel enkele jonge bergeenden, die waarschijnlijk andere eisen stellen aan het biotoop, vooral in verband met de vloed. Eén van de redenen dat de kluut met zijn jongen niet verder van de kust af komt, is waarschijnlijk dat de jongen en in mindere mate de ouden, niet lang kunnen zwemmen. Dit geldt vooral als er tijdens de vloed veel golfslag staat. Hier blijkt de kluut in een duidelijke tussenpositie tussen eenden en steltlopers te verkeren. Op 30 mei zag ik tweemaal een kluten-paar met jongen ongeveer tien minuten zwemmen. Omdat bijna alle territoria zo dicht tegen de kwelderrand aan liggen, stromen de territoria meestal slechts gedeeltelijk onder of worden soms met een klein laagje bedekt. In het territorium dat ik van 14 tot en met 19 juli waargenomen heb, kon ik nauwkeurig noteren hoe laat het water de buitenste grens bereikte. Hierdoor kon ik op de getijdecurve, van de peilschaal te Nieuwe Statenzijl vinden dat het territorium 105 cm boven NAP lag. Bovendien heb ik aan de hand van deze curven de gemiddelde overstromingsduur kunnen berekenen en de maximale waterdiepte bij vloed boven het territorium. Ook heb ik hieruit het aantal op elkaar volgende dagen waarin het territorium helemaal niet onderstroomde. Dit is van belang voor het uitdrogingsgevaar van het territorium. Omdat het territorium op een vrij sterk hellend wad lag moeten we een maximale overstromingsduur, waarbij de maximale de tijd is die de laagste grens onder water is en de minimale de tijd is die de hoogste grens onder water ligt. In de waarnemingsperiode stond op 17 juli max. 83 cm water boven het territorium. Slechts drie achtereenvolgende vloed bleef het territorium droog (15-7, de 2e en 16-7 de 1e en de 2e vloed). De maximale overstromingsduur is 2 uur en 15 min (gemiddeld) en de minimale is 1 uur en 37 min. (gemiddeld). Een moeilijkheid bij het territorium A was dat de jongen door de Spartinazone heen moesten als de vloed hen uit het territorium dreef. Door de hoge vegetatie bestaat het gevaar dat ze hun oriëntatie kwijtraken. Hierbij helpen echter het piepen van de andere jongen en de roep van de oude kluut om de juiste koers te houden. Bij een enkele hele hoge vloed zitten de families tegen de dijk met hun jongen, waarbij veel territoriumgevechten voorkomen. Meer naar het oosten is de dijk echter op sommige plaatsen één kilometer van de kwelderrand af. Op deze plaatsen is een hoge vloed een belangrijke sterftfactor. Hiervan getuigen de drie jongen die dood in de vloedlijn gevonden werden aan de kwelderrand. Zij waren niet ouder dan één week. Het belang van deze sterftfactor wordt mijns inziens vaak overschat. Vooral het feit dat de kluut zich de laatste tien jaar op diverse buitendijkse terreinen sterk heeft uitgebreid, wijst erop dat het sterftcijfer kennelijk niet zo groot is als het geboortecijfer (o.a. Braaksma en Timmerman 1969, Goethe med, A., Timmerman Jr. med.).

De stabiliteit van de families is vrij groot. Van bergeend is bijv. bekend, dat de jongen van verscheidene families vaak bij elkaar komen en samen door één of enkele ouden beschermd worden. Hier is dus nauwelijks meer van een hechte familieband sprake. Het ligt voor de hand dat een territorium een meer stabiele samenstelling van een familie waarborgt. Door het aanleggen van kleurringen aan jongen konden enkele interessante waarnemingen hieraan gedaan worden. Hoewel in totaal elf jongen werden voorzien van een kleurring, werden er slechts vijf weer één of meer keren teruggezien. Dit is voornamelijk te wijten aan de verstoring die het merken met zich meebrengt, omdat bij het vangen van de jongen op het wad zeer diepe sporen achterblijven, die het aanzien van het hele territorium veranderen. Bovendien kon pas zonder verstoring waargenomen worden, toen ik uit mijn auto vanaf de dijk waarnam. Toch bleek uit de waarnemingen aan deze vijf jongen, die tot drie verschillende families behoorden al enigszins hoe het met de families is gesteld. De twee jongen van familie A (zie figuur 10) die op 15-7 werden gemerkt, werden ook 16-7, 17-7 en 18-7 weer teruggezien met hun ouders. Zij waren toen naar schatting één week oud. Maar tot mijn verbazing stond de oude A op 18-7 s 'avonds na het opwarmen, van drie jongen op waarvan er maar één gemerkt was. Dat het niet helemaal in de haak was, bleek ook wel uit het gedrag van A. Hij of zij liep n.l. achter de twee ongemerkte jongen aan, terwijl hij af en toe in hun richting pikte. Eén van hen was duidelijk groter dan de andere en was special het mikpunt van de agressie. Even later ging A de twee overgebleven jongen (het kleinere ongemerkte jong is weer teruggelopen) opwarmen. Op 30 figuur 10 is te zien dat dit gebeurd is bij het uitstapje van de familie A naar A3. Even later zag ik het grote ongemerkte jong onderlangs de dijk naar het zuiden rennen. Daar verscheen plotseling een kluut die ik Y genoemd heb. Deze warmde het grote jong op. Bij Y was al een ander jong van dezelfde grote als de zwerver. Ongeveer een uur later kroop het zwervende jong weer onder A, maar werd weer weggejaagd toen de opwarmtijd ten einde was. Later kwam hij weer terug en werd weer gepikt. Ook op 19-7 werd dit grote jong af en toe weer door A opgewarmd en verdreven. Toen er op 19-7 een territorium gevecht tussen de ouden van paar A en Z plaats vond, ging zowel paar A als Z met de jongen door de Spartinazone, (hoewel het opkomend water was) naar het wad. Het ongemerkte jong wat enkele dagen onder de hoede van A geweest was heb ik niet weer gezien. Eén van de

jongen van Z echter bleef in de Spartina, die een grote hindernis voor de jongen vormt, steken en liep al piepend en helemaal nat van onderen na een tijdje weer naar de kwelder terug. Al struikelend en met zijn buik in het water vallend, liep het langs de Spartinazone in oostelijke richting. Pas na een hele tijd kwam één van beide ouders Z om hem op te warmen. Hierdoor begonnen de donsveren weer een beetje uit te staan en hield het piepen op. Later is Z echter verdwenen en heb ik nog een hele tijd het piepen gehoord, zodat ik vrees dat het jong in de steek gelaten is. Het lijkt dan ook gerechtvaardigd dat obstakels in het terrein, via de afkoeling die de jongen bij isolatie ondergaan, een selectie op de groot wordende jongen uit oefenen.

Uit het bovenstaande mogen we de conclusie trekken, dat de stabiliteit van de familie waarschijnlijk van belang is voor de levenskansen van de jongen. Komt het jong in een onstabiele familie terecht, dan is er een gevaar aanwezig dat hij bij het verlaten van de familie verstoten wordt door burens of als hij geaccepteerd wordt later toch ook weer het pleeggezin kwijtraakt. Het enkele uren verstoken zijn van de ouders, kan al een te grote afkoeling betekenen, wat noodlottig kan zijn.

Gezien het hier al gesignaleerde gevaar voor afkoelen is het de moeite waard om bij hot opwarmgedrag en het verband met de habitat, uitvoeriger stil te staan.

3A² Veiligheid van de jongen ten opzichte van afkoeling inleiding

Het wad is een erg open terrein, waar een sterke daling van de temperatuur door de vloed, de wind of de regen, kan plaats vinden. Kleine jongen zullen hier een grote kans lopen om sterk af te koelen. Bij het groter worden van een jong neemt zijn oppervlakte bij benadering met de tweede macht toe, terwijl zijn inhoud of gewicht met de derde macht toeneemt. De oppervlakte is o.a. bepalend voor de mate waarin een jong kan afkoelen. Een ouder jong heeft beter ontwikkeld dons dan een klein jong en heeft daardoor een beter isolerende laag. Een groot jong zal dus minder snel afkoelen dan een klein jong.

De kluut heeft tegen dit afkoelingsgevaar een effectief gedrag. Er waren daarbij twee problemen. Het eerste probleem is dat het lichaam van de volwassen kluut zich door zijn lange poten hoog boven de jongen bevindt. De jongen kunnen in hun geheel hier in de eerste weken onderdoor lopen. Zonder dat de oude ' naar beneden komt ' is dus het warm houden van de jongen niet mogelijk. Veel vogels houden hun jongen warm door met de buik op de grond te gaan liggen, zodat de jongen onder hun vleugels kunnen kruipen. Het tweede probleem is daarom dat de kluut niet in het water of het slik kan gaan liggen omdat dit de buik veren van de oude nat zou maken, waardoor de oude vogel zelf te veel zou afkoelen.

Deze problemen worden opgelost door de tarsometatarsus horizontaal op het slik te leggen en de tibiotarsus verticaal te houden. De hoogte van de buik boven het wadoppervlak wordt hierdoor van 13 tot 4 cm gereduceerd. De jongen gaan in deze houding onder de vleugels staan. Op deze wijze kan het dus voorkomen dat men een kluut ziet met tien poten! (zie figuur 11). Dit werd al door Makkink (1936) beschreven. Het opwarmen zou ook een functie kunnen hebben bij een goede ontwikkeling van het gedrag van de jongen. In dit verband is de term ' opwarmen ' die suggereert dat dit gedrag slechts één functie zou hebben, n.l. het op temperatuur brengen, niet geheel juist. Maar aangezien we in de volgende bladzijden tot de conclusie zullen komen dat het op temperatuur waarschijnlijk wel de belangrijkste functie is, blijven wij de term 'opwarmen' gebruiken.

Door een aantal waarnemingen heb ik kunnen nagaan, dat zowel het wijfje als het mannetje hun jongen opwarmen. Een mooi voorbeeld hiervan was een waarneming op 4 juni op de Punt van Reide. Er was een paartje met vier jongen die tussen het opwarmen door, aan de oever van een slenk in het hoge gras aan het pikken waren. Nadat het water in de slenk wat gezakt was, viel aan de andere kant van de slenk, dan waar zij zaten, een strook slik droog. Twee van de vier jongen zwommen op eigen initiatief de slenk over. Eén van de ouders volgde hen daarna. Er brak toen plotseling een zware stortbui los. Elk van de ouders nam twee jongen onder hun vleugels, de ene in het gras en de andere op de slikrand aan de overkant van de slenk.

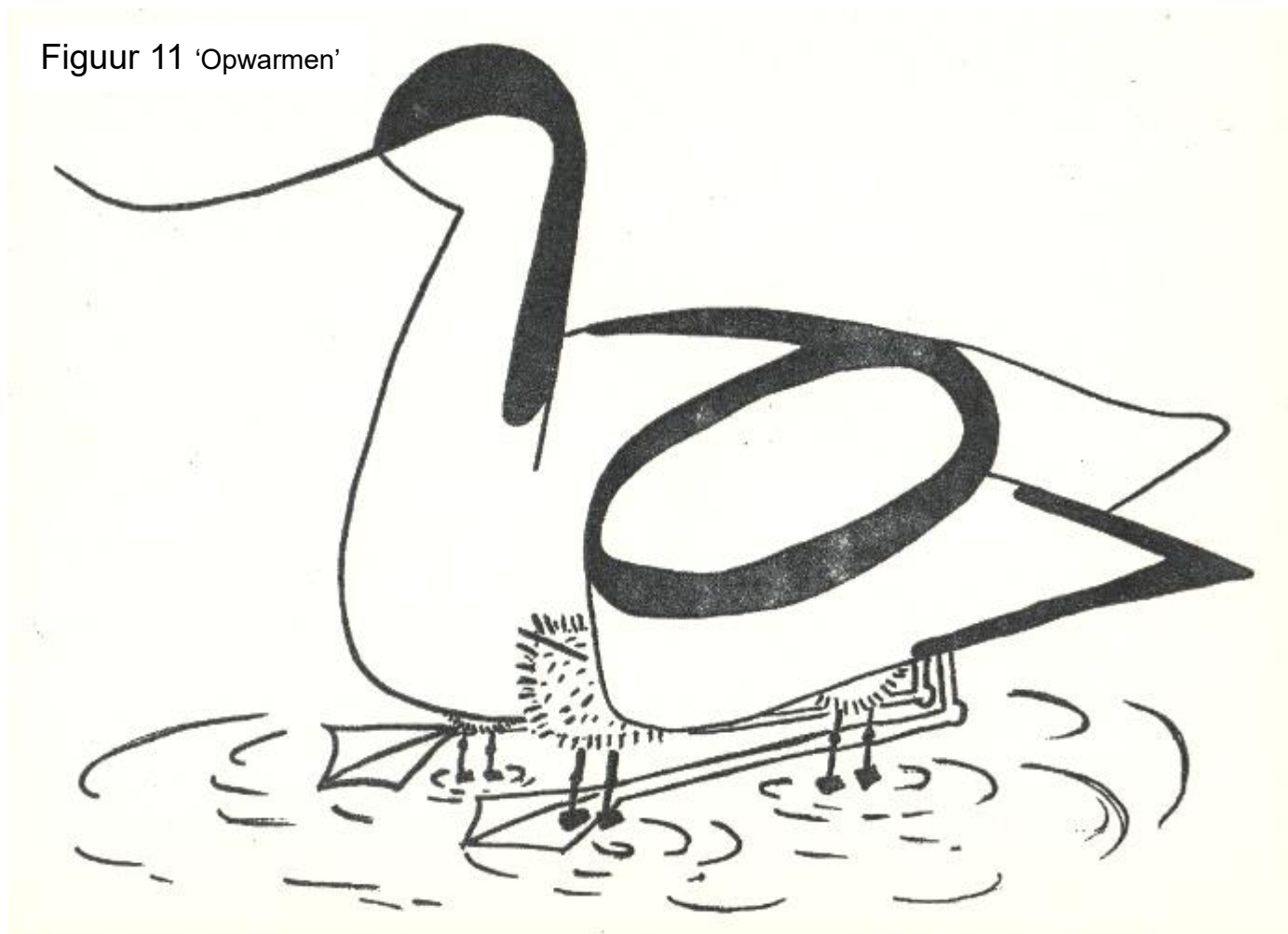
Over het algemeen wordt door één van de ouders belangrijk meer opgewarmd, dan de helft van de tijd die aan opwarmen besteed wordt. De andere houdt zich meer bezig met het verdedigen van het territorium. Het is aannemelijk dat de eerste het wijfje en de laatste het mannetje is. Ik heb dit niet kunnen kwantificeren, omdat het moeilijk is om telkens één individu in het oog te blijven houden.

Coördinatie

Het opwarmgedrag vergt een activiteit van twee partijen: de ouders en de jongen. Ze moeten hun gedrag zoveel mogelijk op elkaar afstemmen, wil het effectief zijn. Als de jongen koud zijn moeten ze dat aan de ouders kenbaar kunnen maken en als één van de ouders bereid is om op te warmen moeten ze dat aan de jongen kunnen tonen. Aan de ene kant bestaat het gevaar, dat de jongen niet genoeg opgewarmd worden, waardoor ze te veel warmte zouden verliezen, aan de andere kant, bestaat het gevaar, dat de jongen te veel

opgewarmd worden, waardoor zowel de jongen als de ouders niet genoeg tijd zouden vinden om voedsel te zoeken. Bovendien komt er nog de moeilijkheid bij dat als de jongen niet tegelijk opgewarmd worden, de oude vogel tijd verspilt door maar één of twee jongen op te warmen in plaats van alle vier tegelijk. Daarom moeten de jongen hun gedrag dus ook op elkaar afstemmen. De belangrijkste bewegingen die een rol spelen, bij het op elkaar afstemmen van het gedrag, zijn bij de jongen het toelopen en bedelen en de oude vogel de aandacht, het voorspel en het aannemen van de opwarmhouding.

Figuur 11 'Opwarmen'



Niet alle bewegingen zijn altijd nodig om het opwarmen tot stand te brengen. In twee figuren (fig. 12 en 13) is aangegeven welke de volgorde is van het gedrag en, volgens mijn hypothese, welke bewegingen van de ene partij de bewegingen van de andere stimuleren. Het is niet de bedoeling om op de ethologische details hiervan in to gaan. Alleen de belangrijkste punten welke van belang zijn voor de functionele aspecten zullen genoemd worden. De gegevens zijn voor een gedetailleerde behandeling niet toereikend.

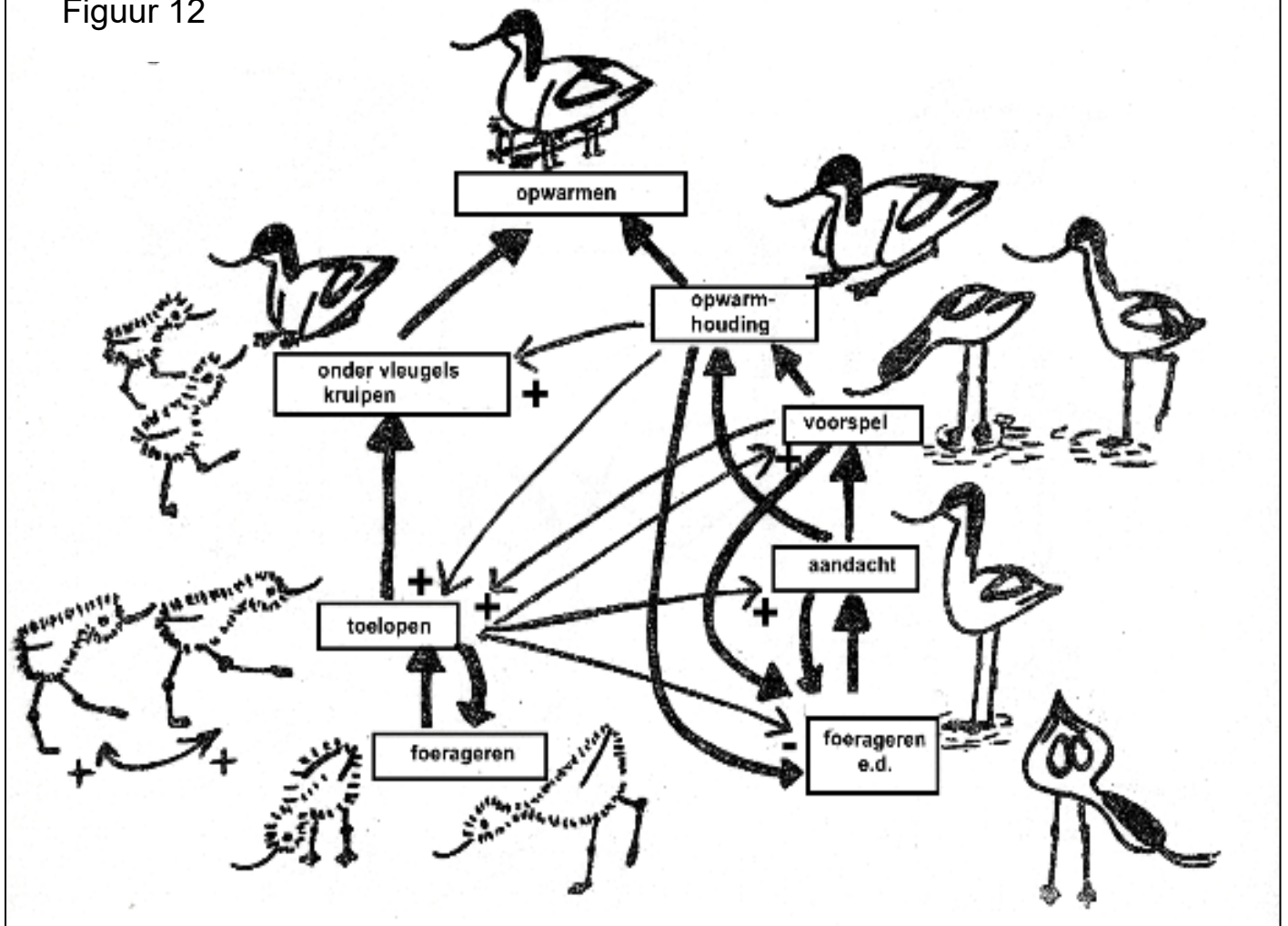
toelopen: Omdat een oude vogel vrijwel alleen dicht benaderd wordt door zijn jongen als deze zich willen laten opwarmen (ze worden immers niet gevoerd) is het vaak al voldoende als de jongen naar hem toelopen. Als één jong toeloopt volgen de andere jongen vaak ook, waarbij ze elkaar waarschijnlijk stimuleren. Het toelopen kan de oude vogel stimuleren om aandacht te hebben. We kunnen dus stellen dat het toelopen het foerageren of poetsen onderdrukt en de aandacht bevordert. Het toelopen kan de oude vogel stimuleren om meteen in de opwarmhouding te gaan zitten, maar meestal vertoont de oude vogel nog een voorspel.

Aandacht: Als de oude vogel niet foerageert of poetst en hij heeft een lange nek dan noemen we dit aandacht.

Voorspel: Er worden enkele dribbelende pasjes gemaakt, die een enigszins stijve indruk maken, doordat de poten hoger opgetrokken worden dan normaal en de pasjes kleiner zijn. Ze zijn vrij duidelijk van het normale lopen te onderscheiden. Aangekomen op de plaats waar het opwarmen plaats zal vinden doet de oude enkele pasjes op de plaats, terwijl hij enkele onvolledige pikbewegingen doet. Het voorspel kan het toelopen stimuleren. Na het voorspel kan de oude vogel in de opwarmhouding gaan zitten, als de jongen dicht bij zijn gekomen. Als de jongen niet reageren kan de oude weer gaan foerageren o.i.d. Reageren de jongen wel dan gaan ze niet bedelen maar kruipen, na het toelopen onder de vleugels van de ouden. Deze gedragsvolgorde is geschetst in figuur 12.

Bedelen: Als na het toelopen van de jongen, de oude vogel alleen aandacht heeft en geen voorspel laat zien of in de opwarmhouding gaat zitten, dan kunnen de jongen bedelen. De oude stopt dan wel met foerageren en blijft dus in de aandacht houding, maar laat geen voorspel zien. Na het bedelen kan de oude vogel zonder voorspel in de opwarmhouding gaan zitten, maar ook weer doorgaan met foerageren. In dit laatste geval kunnen de jongen blijven staan kijken tot de oude wel bereid is op te warmen of ze gaan weer door met foerageren. Deze gedragsvolgorde is geschetst in figuur 13.

Figuur 12

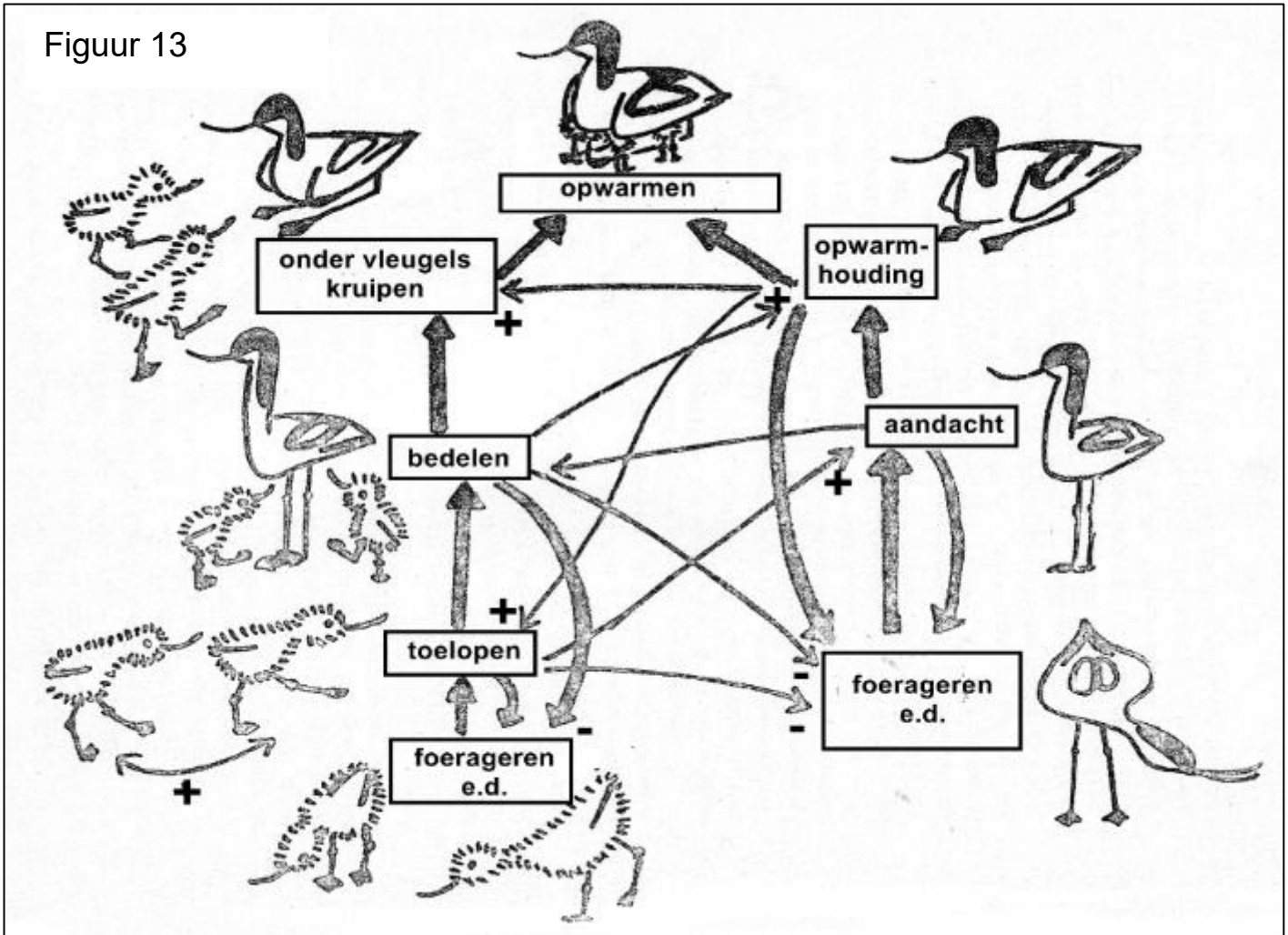


Opwarmen: Het opwarmen kan dus op een aantal manieren tot stand komen.

Aan de ene kant kunnen de jongen het initiatief nemen door toe te lopen en ook door te bedelen. Dit laatste alleen als de oude slechts aandacht heeft en geen voorspel geeft en geen opwarmhouding aanneemt. Is de oude vogel in de opwarmhouding gaan zitten, dan kunnen de jongen onder de vleugels kruipen, waarmee het opwarmen tot stand gekomen is. Aan de andere kant kan de oude vogel het initiatief nemen door uit de aandacht situatie een voorspel te geven of rechtstreeks in de opwarmhouding te gaan zitten, de jongen kruipen dan direct na het toelopen onder de vleugels en bedelen niet. Tenslotte is er nog de situatie dat van beide partijen ongeveer evenveel initiatief uitgaat. De oude vogel geeft uit zichzelf aandacht en de jongen lopen toe. Eventueel via een zwak voorspel kan de oude vogel in de opwarmhouding gaan zitten, waar a de jongen zonder bedelen onder de vleugels kunnen kruipen. In alle gevallen neemt de oude vogel de opwarmhouding pas aan als de jongen dicht i de buurt zijn. Het komt dan ook zelden voor dat de jongen niet onder de vleugels kruipen als de oude in de opwarmhouding is gaan zitten. Dit werd op 15 juli gezien bij een paartje dat met één jong uit het bouwland naar het wad aan het gaan waren (6 keer resp. 0.10; 3.10; 0.02; 0.10; 0.10; 3.00 min), en op 18 juli van een ander paar met twee jongen (2 keer resp. 0.10 en 0.25 min).

Als de jongen onder de vleugels kruipen worden ze soms door de oude met de snavel iets geholpen. Deze duwt dan zacht de snavel tegen het achterste van het jong, terwijl deze onder de vleugels aan het wurmen is. Als een jong erg wild te werk gaat en zich met een ruk tegen de buik drukt kan de oude vogel weleens bijna achteroverslaan. Als er vier jongen zijn verdelen ze zich meestal twee aan twee over de beide vleugels. De plek waar het opwarmen in het territorium plaats vindt is niet steeds dezelfde, al worden sommige plekken

Figuur 13



vaker gebruikt. Meestal gaan ze niet midden op een open stuk zitten, maar zoeken ze een beschut plekje bij een Spartina pol op. Ze zitten nooit in een Spartinapol maar meestal wel op korte afstand ervan. Eén keer werd gezien dat enkele families hun jongen aan het opwarmen waren midden in de slenk van de Punt van Reide waar op dat moment ong. 3 cm water in stond. Ook op het weggetje van de Punt van Reide vond het opwarmen plaats. Een opwarmperiode kan beëindigd worden, doordat de oude vogel opstaat of doordat de jongen er onderuit lopen. Meestal staat de oude vogel op als de helft van de jongen er onder uitgelopen zijn. Een jong kan dus eerder dan de andere jongen onder de ouderlijke vleugels uit kruipen. Het zal hem echter niet makkelijk lukken om de oude te bewegen ook weer eerder met opwarmen te beginnen, dan deze voor de andere jongen die er later onderuit gekropen zijn, zou moeten doen. Zodra deze andere jongen ook beginnen toe te lopen of te bedelen zal de oude in de meeste gevallen weer opnieuw tot opwarmen overgaan. De andere jongen zullen zich niet zo makkelijk laten stimuleren door het ongeduldige jong als ze nog weinig hebben kunnen foerageren.

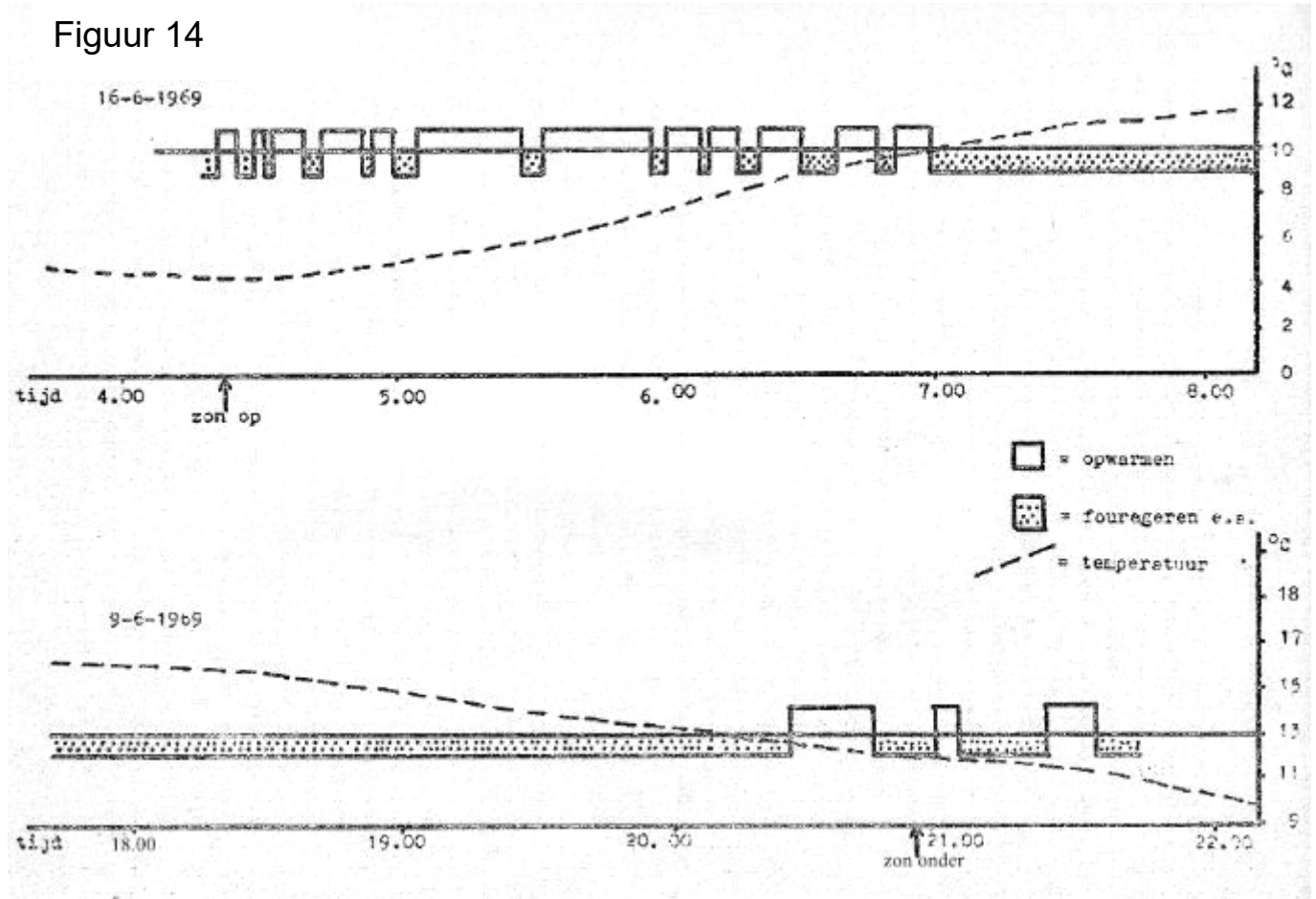
Dit zijn de belangrijkste veronderstellingen die na hot vele malen waarnemen van opwarmen bij mij opkwamen.

Een opwarmperiode duurt gemiddeld 10.02 min. met een maximum van 39.00 en een minimum van 0. 10 min. Er zijn in totaal 118 opwarmperiodes waargenomen op 13 verschillende dagen aan tien verschillende paren met 1, 2, 3, of 4 jongen.

De waarnemingsperiodes zijn op verschillende delen van de dag, ze beginnen vanaf de eerste ogenblikken voor zonsopgang wanneer al kluten onderscheiden kunnen worden tot de laatste ogenblikken van de dag na zonsondergang wanneer de kluten nog net waar te nemen zijn. In tabel 6 is een overzicht gegevens van deze waarnemingen. In totaal werd 76 uren waargenomen. In figuur 14 is het opwarmgedrag van 6 en 9 juni als voorbeeld gedetailleerd weergegeven. Deze figuur is bedoeld om te laten zien dat het opwarmgedrag in korte perioden gebeurt. De andere waarnemingsdagen geven ongeveer eenzelfde beeld. Deze korte periodes vallen meestal s 'nachts van één uur voor zonsondergang tot twee uur na zonsopgang. Er zijn dus twee soorten opwarmperiodes. De korte perioden van gemiddeld 10 min, waarin de oude vogel de jongen zonder onderbrekingen onder de vleugels houdt. En de lange periode, meestal s 'nachts van gemiddeld elf 35 die bestaan uit een serie korte opwarmperiodes, afgewisseld met korte foerageerperiodes of poetsperiodes.

Ik geef een hypothese over de mogelijke veroorzaking van het gedrag van het opwarmen door de oude vogel zowel in de korte als in de lange perioden. Eerst noem ik de factoren waarvan ik veronderstel dat ze het lange periode opwarmgedrag beïnvloeden. Ik kan uit mijn gegevens niet zien of deze factoren via de jongen of rechtstreeks op de oude vogel werken, ik neem ze daarom bij elkaar. Ik beschouw dus jongen en ouden als één systeem, wat door een aantal uitwendige factoren beïnvloed kan worden. De inwendige factoren kunnen zowel bij de jongen als bij de ouden optreden en via de invloed die ze op elkaar hebben tot een rektie van het systeem bijdragen.

Figuur 14



Factoren die de tijdsduur van het opwarmgedrag kunnen beïnvloeden:

A uitwendige:

- 1 temperatuur
- 2 regen rechtstreeks of via de temperatuur
- 3 wind
- 4 ouderdom jongen
- 5 aantal jongen
- 6 eb en vloed
- 7 rust of verstoring

B inwendige:

- 1 broedzorgritme, welke door een aantal uitwendige factoren beïnvloed kan worden:
 - a) zonsop en ondergang
 - b) temperatuurswisselingen
- 2 andere inwendige factoren, die ik broedzorgdrang zal noemen, zonder dat ik over de aard (bijv. hormonaal of neurale) ervan iets kan zeggen.

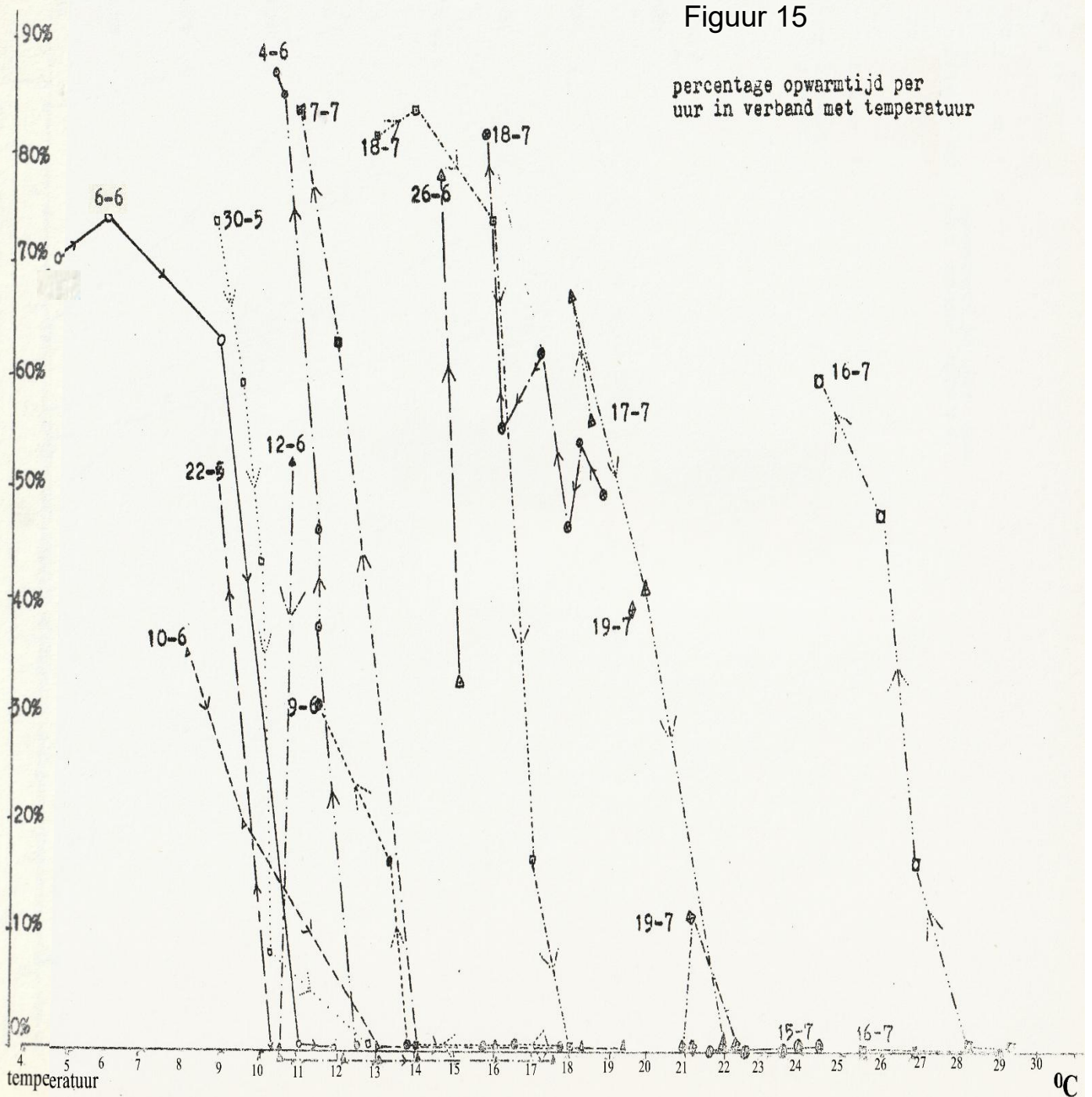
Het korte periode opwarmgedrag kan wellicht door dezelfde uitwendige factoren beïnvloed worden als het lange perioden opwarmgedrag. Het lijkt alleen waarschijnlijk dat hier andere inwendige factoren een rol spelen. We kunnen hier bijvoorbeeld denken aan vermoeidheid van het in de opwarmhouding zitten en het al of niet honger hebben.

Functie van het opwarmen

De meest voor de hand liggende functie van het opwarmen is het beschermen van de jongen tegen nadelige invloeden van factoren die het opwarmgedrag veroorzaken. In het kader van dit onderzoek is voor ons vooral de functie van belang omdat deze op bepaalde aspecten van de habitat betrekking heeft. Aangezien uit de kwantiteit van het opwarmen in beide veronderstellingen over de functie (een tweede mogelijkheid lag immers in het goed ontwikkelen van het gedrag van de jongen), kan blijken welke functie dit gedrag heeft, zullen we kwantitatieve gegevens over het opwarmen proberen te korreleren met enkele factoren, die al bij de veroorzaking genoemd werden. We moeten er echter rekening mee houden, dat de veroorzaking van het gedrag deze te verwachten correlaties kan beïnvloeden. kwantitatieve waarnemingen Het opwarmen is waargenomen van uit een schuilhut, waarbij met een stopwatch de tijdsduur van elke korte opwarmperiode gemeten werd. Aangezien er geen opvallende verschillen in de gemiddelde duur van de korte opwarmperiodes geconstateerd konden worden, die aan andere oorzaken dan aan verstoring te wijten waren, werden deze gegevens bewerkt tot één maat voor het opwarmen. Deze is het percentage opwarmtijd per uur. Dit percentage zullen we in verband brengen met een aantal factoren. Dit is op een aantal verschillende manieren gedaan:

Figuur 15

percentage opwarmtijd per
uur in verband met temperatuur

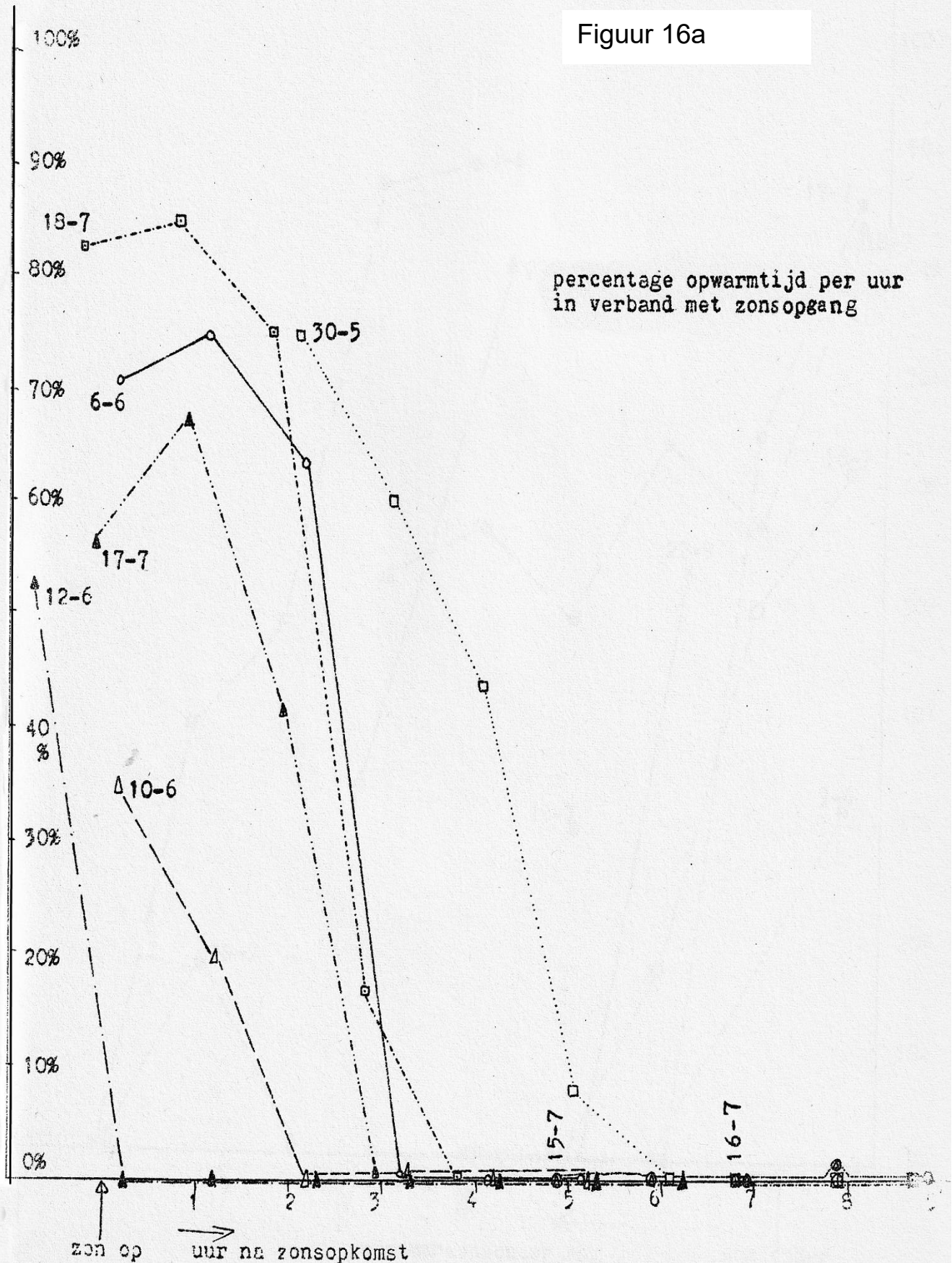


1) De percentages opwarmtijd per uur uitgezet tegen de gemiddelde temperatuur in die uren (figuur 15).

2) De percentages opwarmtijd per uur uitgezet tegen de tijd ten opzichte van zons open ondergang (figuur 16a en 16b).

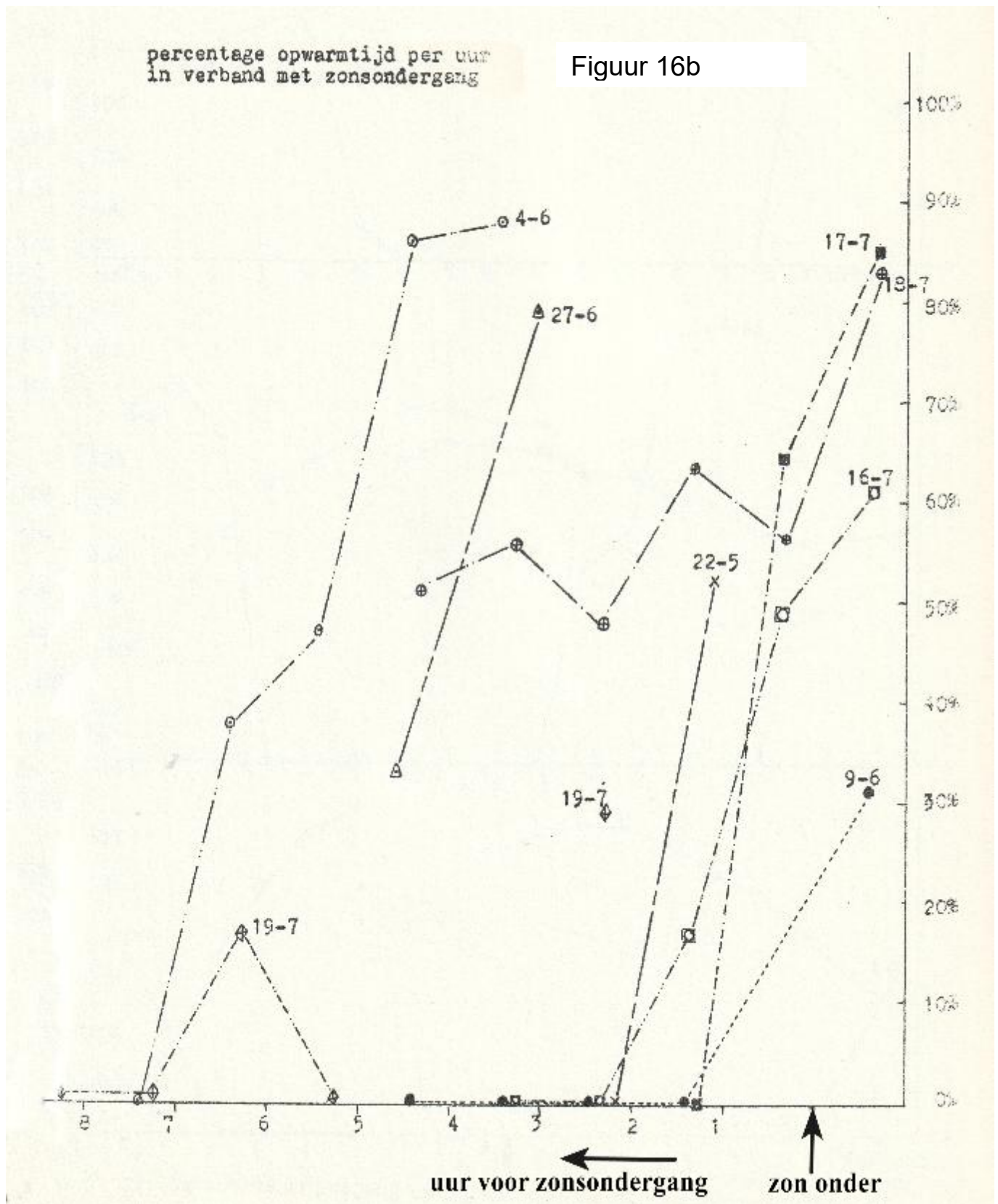
Figuur 16a

percentage opwarmtijd per uur
in verband met zonsopgang



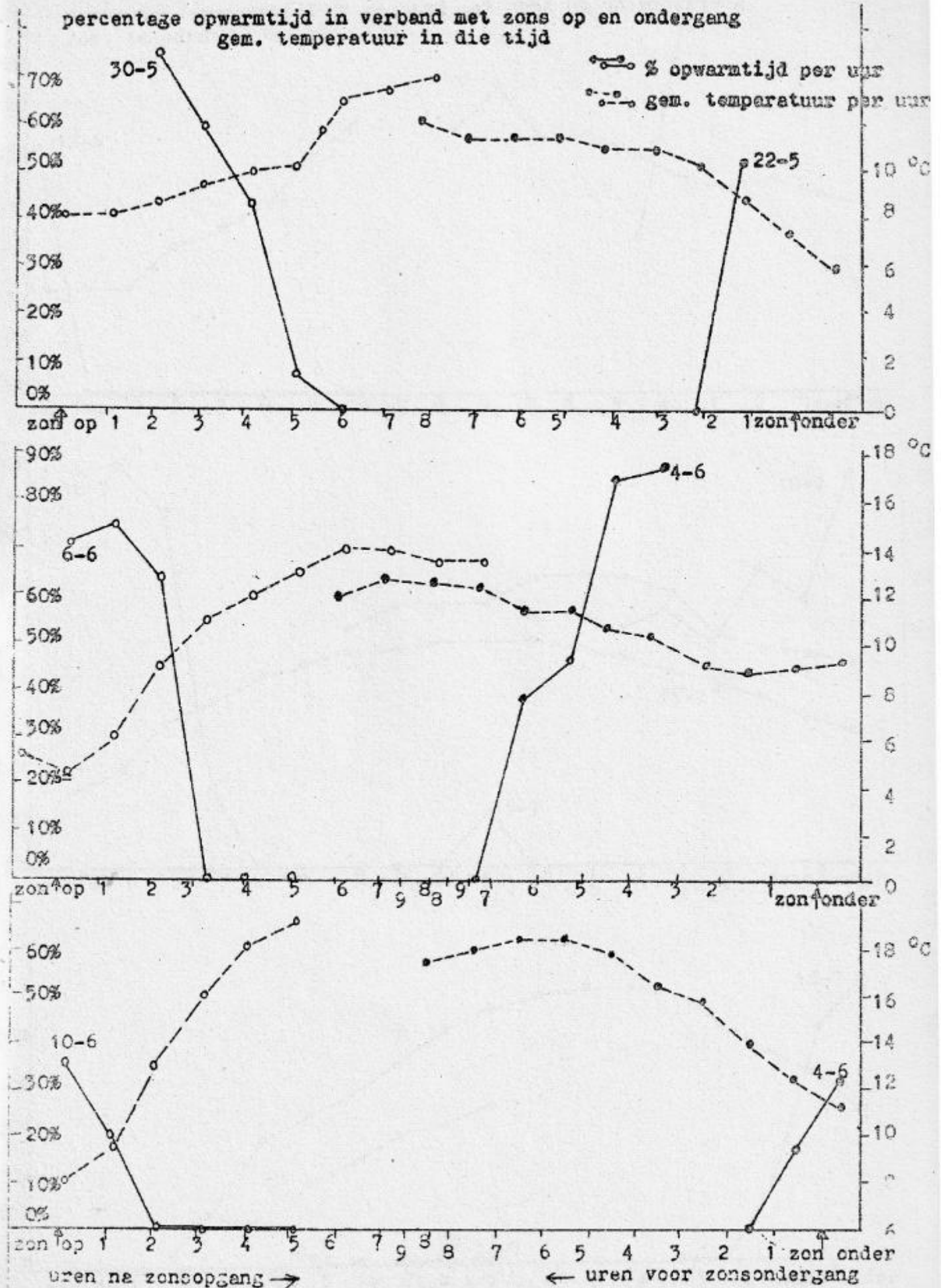
percentage opwarmtijd per uur
in verband met zonsondergang

Figuur 16b



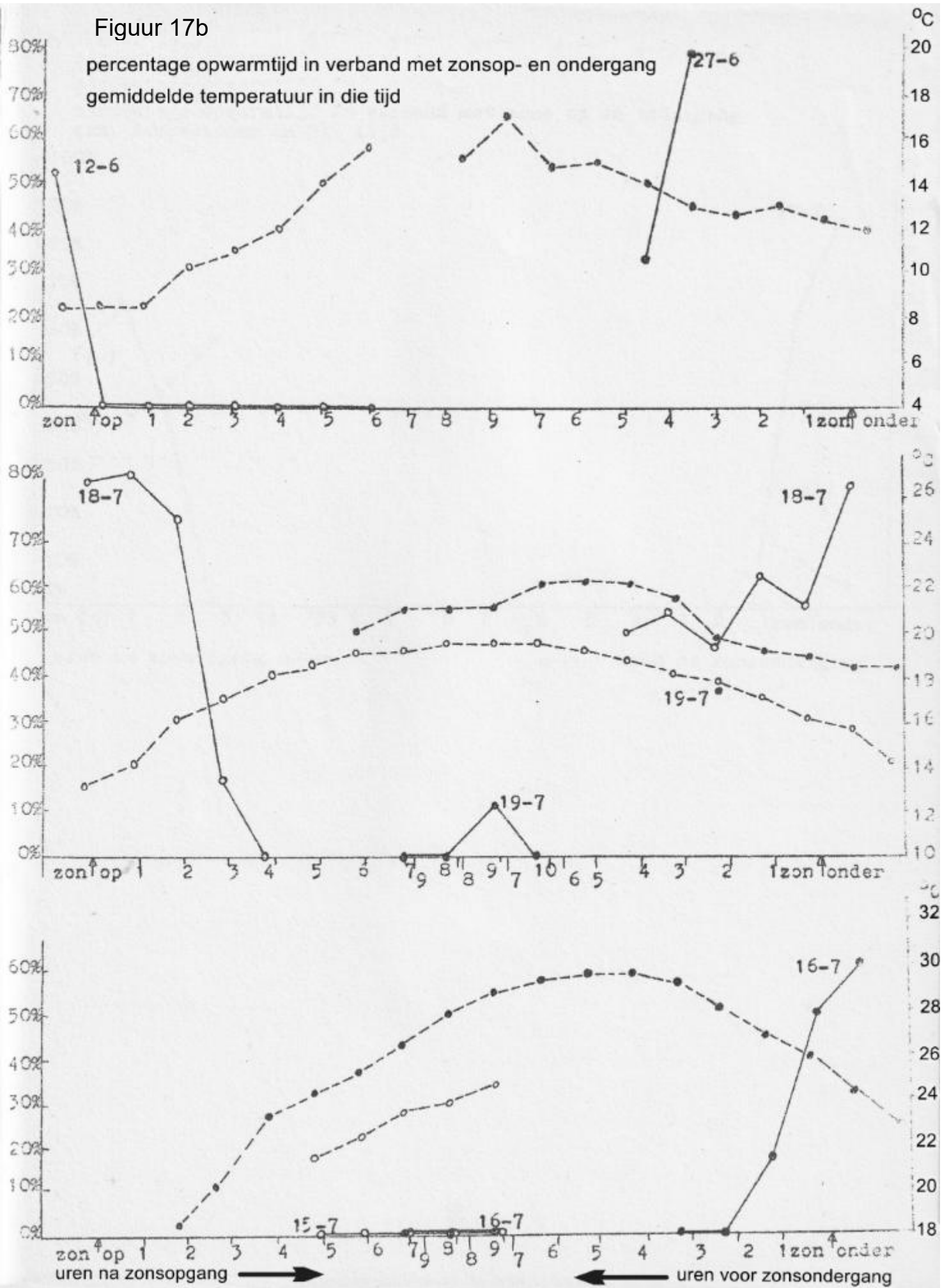
3) De percentages opwarmtijd per uur uitgezet tegen de tijd ten opzichte van zons open ondergang en de gemiddelde temperatuur in die uren eveneens tegen de tijd ten opzichte van zons open ondergang (figuren 17a, 17b en 17c).

Figuur 17a

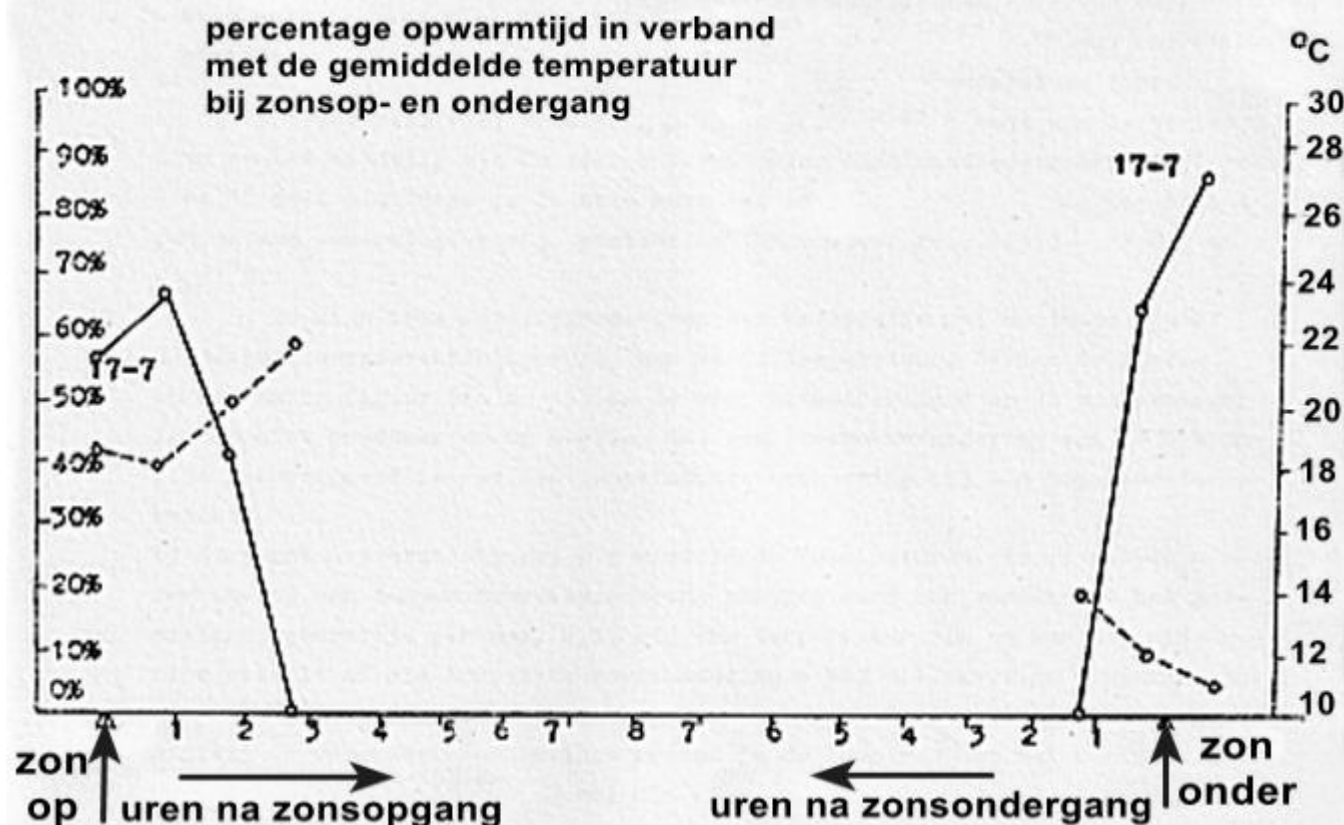


Figuur 17b

percentage opwarmtijd in verband met zonsop- en ondergang
gemiddelde temperatuur in die tijd



Figuur 17c



4) Het moment van sterke verandering van het percentage opwarmtijd per uur op een bepaalde dag in verband brengen met: het tijdstip in het seizoen, de temperatuur, het uur van de dag, de tijd ton opzichte van zons open ondergang en de weersgesteldheid (tabel 7).

Bij het onderzoeken of er korrelaties aanwezig zijn zullen we per factor de verschillende figuren en de tabel bekijken.

Temperatuur

Als maat voor de temperatuur werd genomen, de luchttemperatuur in de schaduw op één meter boven de bodem te Emden. Deze gegevens werden op verzoek welwillend afgestaan door de Deutscher Wetterdienst Aerologisch Station te Emden.

Deze gegevens zouden verschillen kunnen vertonen met de temperatuur op de plaats waar de geobserveerde kluut zat op te warmen. Door directe zonnestrallen kan bijvoorbeeld een plek uit de wind achter een Spartinapol sterk in temperatuur stijgen, terwijl de luchttemperatuur veel koeler zal zijn. Een aantal dagen werden ook temperatuurmetingen door mijzelf verricht. Daartoe werd een thermometer door een kijkgat aan de buitenkant van de hut gehangen. Deze metingen zijn echter niet erg betrouwbaar. Ten eerste vanwege de onnauwkeurigheid van de thermometer en ten tweede vanwege het meten tegen het tentdoek aan. Toch verschillen deze waarden meestal niet meer dan 1 à 2 graden Celsius en maximaal 3,5 C van de temperatuur in Emden. Deze laatste laatste zijn dan ook waarschijnlijk redelijk betrouwbaar.

In totaal werden er 16 lange perioden waargenomen. Hiervan waren er 13 waarin een sterke verandering van het percentage opwarmtijd per uur optrad. Acht maal viel deze sterke verandering bij een temperatuur tussen 9,5 en 13 C. Vier maal viel deze tussen 15 en 16,5 C. Eén maal kon de temperatuur en het tijdstip van de sterke verandering niet nauwkeurig bepaald worden (op 18 juli s 'middags). In drie gevallen zonder sterke verandering in het percentage opwarmtijd was de gemiddelde temperatuur resp. 23,3; 27,8; en 21,3 C.

Er zijn twee mogelijkheden van een korrelatie met de temperatuur:

- temperatuursveranderingen bij een vaste temperatuur. Gezien de sterke spreiding in figuur 16a en 16b en de vier uitzonderingen op 13 waarnemingen is het niet houdbaar om te stellen dat een sterke verandering van de opwarmtijd gecorreleerd is met een temperatuursverandering bij één bepaalde temperatuur.
- temperatuursveranderingen bij wisselende temperaturen. Er zijn twee manieren waarop een temperatuursverandering gecorreleerd kan worden met het percentage opwarmtijd per uur. N.l. bij een temperatuur die op een bepaalde manier wisselt en als temperatuursveranderingen bij willekeurige

temperaturen. In het eerste geval kan ik bijvoorbeeld veronderstellen, dat de temperatuur waarbij de veranderingen invloed hebben in de loop van het seizoen omhooggaat. Dit blijkt uit tabel 7 wel min of meer. In mei vond een sterke verandering van het percentage opwarmtijd per uur gemiddeld plaats bij 9,5 °C (twee waarnemingen) in juni was dit: 11,7 °C (zes waarnemingen) en in juli was dit: 18,9 °C (vier waarnemingen). Deze verschillen zijn niet in verband te brengen met de grootte of het aantal jongen omdat deze factoren zoveel mogelijk gelijk werden gehouden. Dat deze temperaturen echter toch niet zo vast bepaald worden door het seizoen blijkt wel uit de enorme verschillen tussen de vier waarnemingen in juli: 26,5; 12,5; 20,0; en 16,5 °C. De tweede mogelijkheid waarbij de verandering van het percentage opwarmtijd gecorreleerd zou worden met temperatuursveranderingen bij een willekeurige temperatuur is in twaalf van de dertien waarnemingen aanwezig. Alleen op 12 juni was dit niet zo (zie figuur 15). Wel moet worden opgemerkt dat de temperatuursverandering soms zeer miniem is, waarbij al zeer grote veranderingen in het percentage opwarmtijd kunnen optreden. De genoemde correlatie is negatief, omdat bij een verhoging van de temperatuur het percentage opwarmtijd af neemt en bij een verlaging van de temperatuur het percentage toeneemt. Een correlatie houdt echter nog geen bewijs voor een functie of oorzaak in. Dit is zeker niet het geval als enkele factoren onderling ook sterk gecorreleerd zijn. Dit is bijvoorbeeld tussen temperatuur en zonsop- en ondergang (fig. 17a, b, en c).

Zons op- en ondergang

In figuur 16 a en b is het percentage opwarmtijd per uur uitgezet tegen de tijd ten opzichte van zonsop- en ondergang. Een sterke verandering van het percentage opwarmtijd trad gemiddeld op 2 uur 12 min. na zonsopgang en 2 uur voor zonsondergang. De maxima en minima waren resp. 4 uur en 30 min. na zonsopgang en 6 uur en 30 min. voor zonsondergang. We kunnen hieruit dus concluderen, dat er een enorme spreiding is. Als we regen als een aparte factor beschouwen dan worden de verschillen bij zonsondergang kleiner n.l. met een maximum van 1 uur 30 min en een minimum van 30 min voor zonsondergang. Een sterke verandering van het percentage opwarmtijd komt dan te liggen bij 2 uur 12 min. na zonsopgang en 48 min voor zonsondergang. Aangezien uit waarnemingen is gebleken dat regen inderdaad een factor is waarop sterk gereageerd wordt (bij een bui rennen de jongen naar hun ouders), zullen we de verschillen tussen de tijdstippen van sterke verandering van het percentage opwarmtijd ten opzichte van zonsop- en ondergang moeten proberen te verklaren. De hoeveelheid licht is bij gelijke weersgesteldheid twee uur na zonsopgang ongeveer gelijk aan die van twee uur voor zonsondergang. De temperatuur is echter wel verschillend n.l. gem. 11,7 °C bij zonsopgang en gem. 15,1 °C bij zonsondergang berekend over de waarnemingsdagen. Dit is dus een duidelijk argument om de invloed van de temperatuur groter te achten dan die van het licht. Bovendien ligt het voor de hand dat in elk geval een deel van de invloed van de regen aan de temperatuur is toe te schrijven. Een globale invloed van dag en nacht mogen we waarschijnlijk toch wel veronderstellen. Uit figuur 15a en b blijkt immers dat het percentage opwarmtijd s 'nachts vermoedelijk erg hoog zal zijn, aangezien dit zowel bij het licht worden erg hoog is als ook bij het donker worden. Ook uit het feit dat de kluut in de broedtijd geen eb en vloed ritme heeft en dus waarschijnlijk een dag en nacht ritme wijst in de richting van een globale invloed van dag en nacht. Bij het slapen zal immers de kans op afkoelen bij jongen groter zijn dan bij het foerageren (beweging = warmte).

Overige factoren

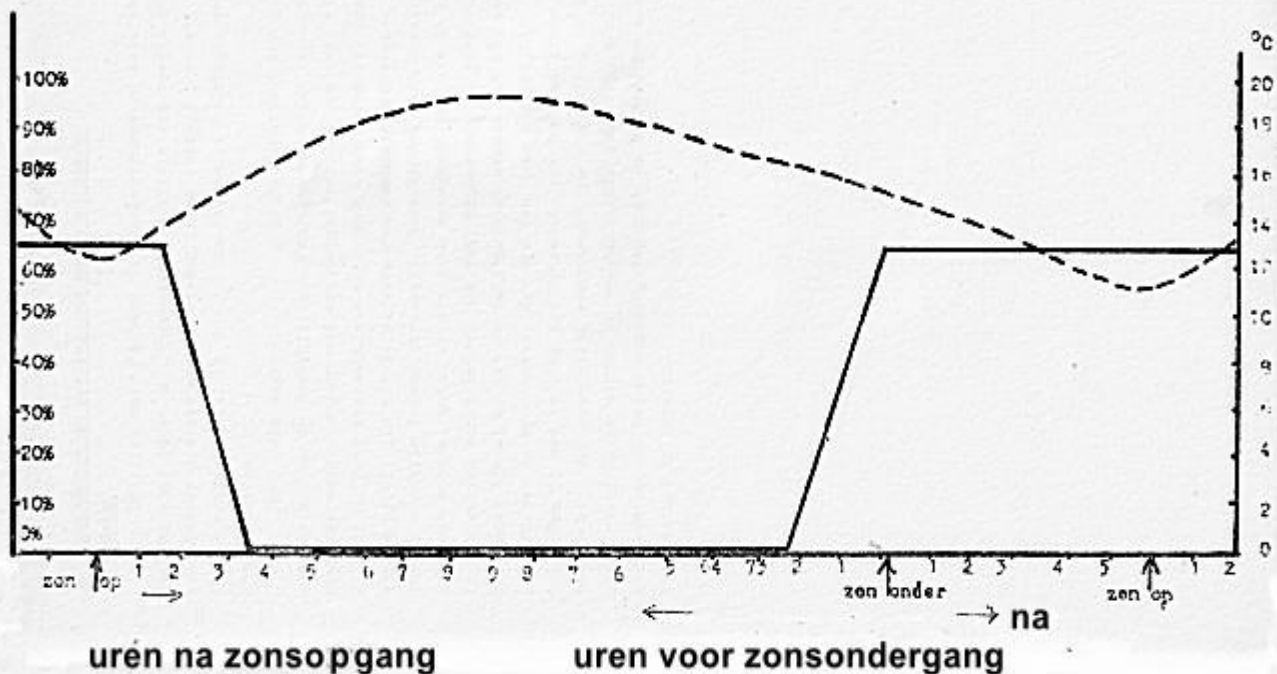
Al werd gezegd dat de grootte van de jongen bij de verschillende waarnemingen niet veel verschilde. Dat deze invloed heeft is dan ook slechts een veronderstelling. Zeker is echter dat jongen van meer dan drie weken oud zich niet meer laten opwarmen. Het aantal jongen verschilde soms wel sterk, maar deze verschillen zijn niet in verband te brengen met het percentage opwarmtijd. Regen en bewolking hebben een duidelijke invloed. Uit tabel 7 blijkt dat het op 4 en 27 juni regende en dat het op 18 juli bewolkt was, terwijl het op andere dagen zonnig en warm weer was. De eerste twee dagen verschillen opvallend van de andere dagen. Ook 18 juli s 'middags wijkt af van de rest 39 zoals in figuur 15 en 16a en b te zien is. De wind heeft slechts samen met de regen op 4 juni het gedrag sterk beïnvloed, de andere dagen was er slechts een zwakke of geen wind. Eb en vloed zijn op geen enkele wijze in verband te brengen met het opwarmgedrag.

Uit het voorgaande blijkt dat opwarmen waarschijnlijk belangrijke functie heeft bij het beschermen tegen afkoelen speciaal s 'avonds, s 'nachts, en s 'morgens. Uit de figuren 15, 16a en b en 17 a, b en c kunnen we de algemene grafiek afleiden die in figuur 18 staat. Deze is een generalisatie van de andere grafieken. Ik geloof daarom dat we het opwarmen als een goede aanpassing aan het geëxposeerdheid en natte biotoop, waar de kluut de eerste drie weken na het uitkomen van de eieren zich ophoudt met zijn jongen mogen beschouwen.

Figuur 18

generalisatie van figuren 15, 16 en 17

— % opwarmtijd
 -- °C temperatuur



3E³ foerageren en voedsel van ouden en jongen

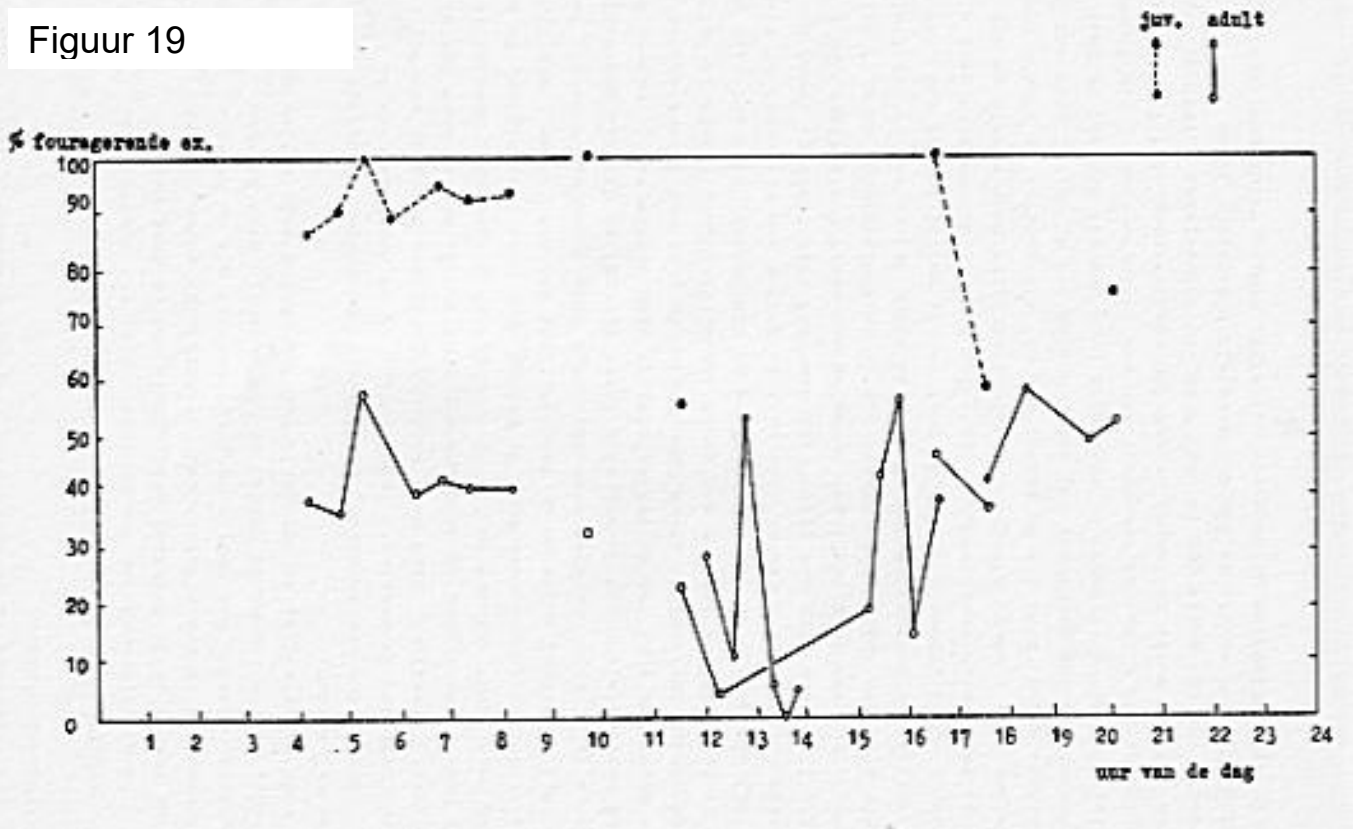
3E³a Inleiding

Het ligt voor de hand dat aanwezigheid en bereikbaarheid van voldoende voedsel voor ouden en jongen een essentiële rol speelt in de eisen die aan het biotoop gesteld moeten worden in de periode, waarin de jongen opgroeien. In dit hoofdstuk zal ik daarom nagaan, welke aanwijzingen hiervoor gevonden kunnen worden. Door vele waarnemingen vanuit de schuilhut kon een nauwkeurige beschrijving van de verschillende foerageermethoden gemaakt worden. Deze waarnemingen werden gedaan met een telekijker met een zeer sterke vergroting (36 x 70). Om deze waarnemingen te kunnen combineren met gegevens over de aard van de prooi, die met de diverse foerageermethoden worden bemachtigd, werden zoveel mogelijk faeces verzameld. Deze konden niet zomaar vanaf het wad opgescheept worden, omdat er dat geen zekerheid over de herkomst kon zijn. In het gebied komen immers ook veel kapmeeuwen en tureluurs voor. Met de kijker moest één kluit net zo lang gevolgd worden tot hij zo vriendelijk wilde zijn faeces te produceren. Het was dan vaak nog moeilijk om de plaats terug te vinden op het wad. Na het betreden laat het wad grote sporen na en alle vogels zijn dan natuurlijk verontrust. Om een indruk te krijgen van de mogelijke prooidieren werden op verschillende plaatsen, waar kluten foerageerden, monsters van de bodem genomen, om de bodemfauna zowel kwantitatief als kwalitatief te bepalen.

3E³b Aktiviteit

Zoals al uit het hoofdstuk over opwarmen blijkt, hebben de kluten met jongen een uitgesproken dag en nacht ritme (zie figuur 18). Dit in tegenstelling met zoals we verderop zullen zien de kluten in de trektijd, die een eb en vloed ritme hebben. Hoewel het foerageren misschien niet strikt tot de dag beperkt blijft, is het toch wel zeker dat het merendeel van het foerageren overdag plaats vindt. De waarnemingen die tot donker toe duurden, lieten tot op het moment dat ze niet meer te onderscheiden waren, een duidelijke afname in foerageeractiviteit zien, die begon bij het vallen van de schemering. Om zo precies mogelijk vast te leggen

Figuur 19



wanneer er het meest gevoerd werd zijn vanaf een punt op de dijk waar enkele tientallen paren met jongen konden worden gezien, z.g. aktivitetsprotokollen genomen. Hierbij werd op een bepaald moment het aantal foeragerende en niet-foeragerende ex. genoteerd. In figuur 19 werd het percentage foeragerende individuen tegen het uur van de dag uitgezet. Hoewel de resultaten niet erg eenduidig zijn, is er toch wel een algemene trend aanwezig, die versterkt wordt door de indruk die bij de vele waarnemingen aan de kluten met jongen werd verkregen. De volwassen kluten voeren vooral s 'morgens en s 'avonds veel. Overdag wordt er over het algemeen meer geslapen en gepoetst. De jongen besteden opvallend veel meer tijd aan voeren, dan de ouden. Ook de jongen voeren overdag minder vaak dan s 'morgens en s 'avonds. Het ligt voor de hand dat vooral het hete weer hier debet aan is. Als het zonnetje het wad warm gemaakt heeft is het heerlijk zonnen. Een meer gedetailleerde weergave van de gegevens is te vinden in tabel 8.

Uit deze gegevens is het mogelijk een schatting te maken van het aantal uren dat een kluut per dag voert. Ik deel daarvoor de dag in drie stukken van 4-8 uur s 'morgens, van 8-17 uur overdag en van 17-21 uur s 'avonds. Het gemiddelde percentage is dan resp. 44 %, 26 %, en 46 %, voerende kluten van het totaal aantal kluten dat geobserveerd kon worden. In elke periode voert de gemiddelde kluut dan 1,84 uur, 2,16 uur en 1,76 uur. Dat is over een hele dag gemiddeld genomen 5,76 uur is 5 uur en 45 min. Om bij de jongen hetzelfde te doen zijn er eigenlijk te weinig gegevens. Een ruwe schatting krijgen we door het totaal gemiddelde van 81 % op 17 uur te nemen, dat is 13 uur en 42 min. We nemen hierbij aan dat het voeren s 'nachts verwaarloosd kan worden.

3E³c Foerageren en voergedrag van de adulte kluut

De volwassen kluut heeft drie voermethoden: maaien, roeren en horizontaal pikken.

3E³c1 Maaien

De meest bekende en voorkomende manier van voedselzoeken is het maaien. (zie figuur 20) Omdat ik vooral in de trektijd gelegenheid had om deze methode nauwkeurig te bestuderen, kan ik een gedetailleerde beschrijving geven. De meer kwantitatieve aspecten, en ook het bewijs voor het verband met de horizontale

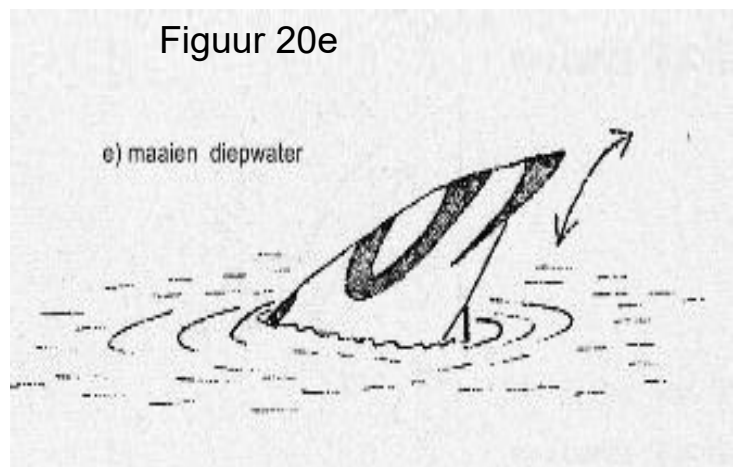
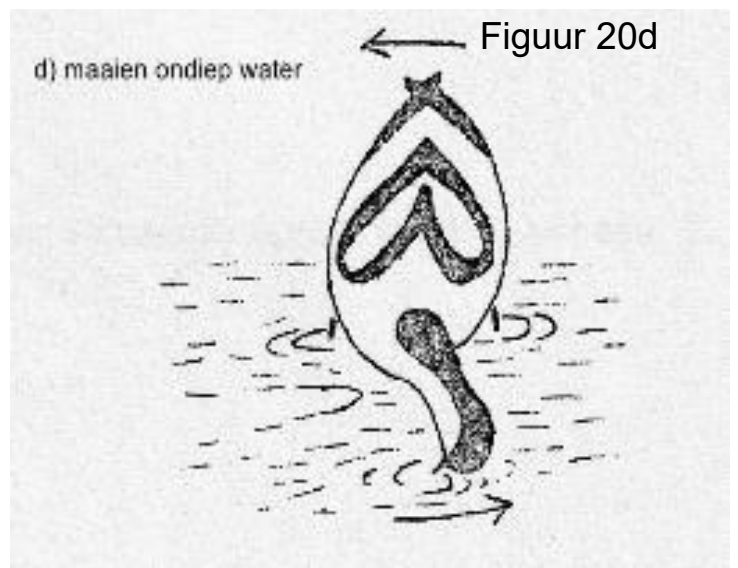
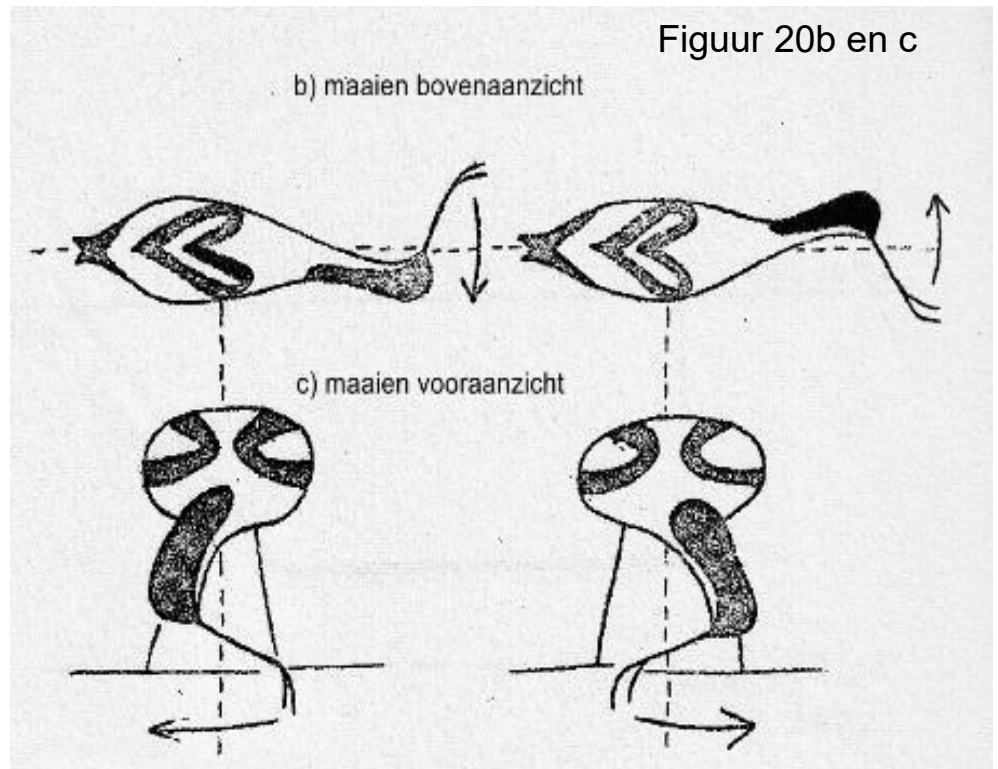


Figuur 20a

bodemweerstand, zullen behandeld worden in het gedeelte over de trektijd. De resultaten voor zover zij op de broedtijd van toepassing zijn zullen echter wel al gebruikt worden. Het maaïen is een langzaam, rustig voortbewegende, krachtige regelmatige foerageermethode. De constante looprichting en de regelmaat van de beweging zijn daarbij opvallend. Elke maaï is een zijdelingse beweging waarbij kop en snavel heen en weer gaan en de omgebogen punt van de snavel door het slik gaat. De maaï wordt telkens na één of twee pasjes uitgevoerd, meestal in hetzelfde ritme als de loopbeweging. De modder spat naar weerszijden. De kop wordt vrij verticaal gehouden in tegenstelling met het roeren (zie figuur 20 a en d). Er zijn hiervoor waarschijnlijk twee redenen. De eerste is dat bij een horizontale stand de kop zich lager bevindt en de hals gestrekt gehouden wordt. De punt van de snavel bevindt zich verder van de poten, dan bij een minder horizontale stand. Hoe verder de punt van de snavel van de poten is hoe minder kracht er mee gezet kan worden. Deze kracht is belangrijk omdat bij het maaïen de snavel zijwaarts en horizontaal door het slik getrokken wordt. Hierdoor kan men na elke maaï de modder van de snavel af zien druipen. Ik spreek hier met opzet over door het slik trekken, omdat de kop een groot deel van de zijdelingse beweging mee maakt (zie figuur 20 b en c).

Hierdoor komt een deel van de kracht uit de halsbuigspieren en niet alle kracht uit de halsdraaispijeren. De tweede reden dat de snavel verticaler dan bij roeren wordt gehouden is dat de punt van de snavel in het wad moet bewegen, bij roeren moet deze over het oppervlak bewegen. De beweging gaat altijd van buiten naar binnen, meestal afwisselend van links naar rechts en van rechts naar links. Aan de hoek die de snavel met het wad maakten de lengte van het stuk snavel dat nog zichtbaar is, kan men zien dat de snavel ongeveer 2 à 3 cm. diep door het slik gaat. De omgebogen punt beweegt daarbij vrijwel

horizontaal door het slik. Uit een spoor van een maaïende kluut (zie figuur 21c) kan men opmeten welke de lengte is van één maaïbeweging. Dat is ong. 10 cm. De breedte van het maaïspoor is ong. 3 cm. De oppervlakte welke met één maaïbeweging afgetast wordt, is dus waarschijnlijk ongeveer 30 cm. Het maaïen wordt in drie situaties uitgevoerd, nat slik, ondiep water en diep water.



Nat slik

Met opzet wordt hier van nat slik gesproken. Het slik moet zo nat zijn, dat het in de zon door het water dat het bevat een glanzende indruk geeft. Is het slik dof in de zon dan wordt het bij het maaïen gemedend.

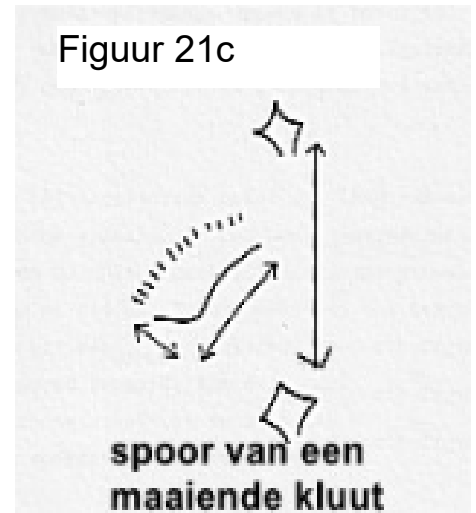
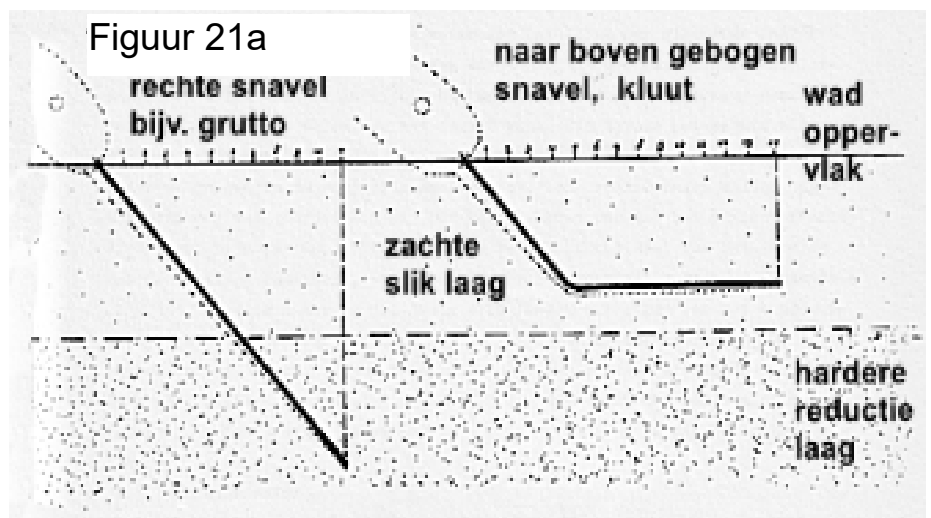
Verscheidene malen vond ik in mijn aantekeningen, dat er bij voorkeur gemaaid wordt in de laagste delen van het territorium, die ook het natste zijn. Als het water van de vloed het territorium binnen dringt, zien we meteen dat ouden en jongen in de waterlijn gaan maaïen. Deze waarnemingen werden opgeschreven nog ver voordat bij mij het idee geboren was dat het maaïen afhankelijk moest zijn van de zachtheid van de bodem. In het deel van het verslag dat de trektijd behandelt, wordt het bewijs hiervoor geleverd. Het is duidelijk dat nat slik roker is dan droog slik. Tegen het einde van het broedseizoen, was het slik zelfs zover uitgedroogd dat er krimpscheuren waren te zien en kon men op het slik lopen zonder ook maar een centimeter weg te zakken! De natste plekken van het territorium worden dus opgezocht om te maaïen, omdat hier de horizontale weerstand van de bodem kleiner is dan op drogere delen.

Ondiep water

Hoewel er meestal in de territoria geen ondiep (15 cm) water aanwezig is, wordt deze situatie zoals al hierboven gezegd is boven de 'nat wad' situatie geprefereerd. De beweging is in deze situatie identiek aan die in situatie nat wad. De snavel gaat ook hier 1 à 2 cm door het wad (zie figuur 20c). diep water Slechts een enkele maal staat het territorium onder een laag van meer dan 5 cm. Ook hierin wordt door de kluten gemaaid. De kop komt daarbij geheel onder water. Na elke maaibeweging wordt de hele snavel uit het water gehaald, Ook nu kunnen we het slik er nog aan zien zitten. De staart maakt een tegengestelde beweging als de kop, waaraan het maaïen te herkennen is (zie figuur 20g). Een enkele keer wordt ook zwemmend gemaaid. Aan de staart die dan evenals bij grondelende eenden recht omhoogsteekt is te zien dat er nu twee of drie maaibewegingen gemaakt worden voordat de kop weer boven het water uit komt.

Literatuur

Er bestaat niet veel literatuur over de foerageermethoden van de kluut. Makkink (1936) beschrijft het wel, maar heeft er erg weinig aandacht aan besteed. Hij zegt dat: 'The top of the bill is held horizontal and seems to ski the food from the surface of the mud or the water'. Ik heb geen enkele maal gezien, dat de snavel niet door het wad maar over het wad ging bij het maaïen. Bij het roeren gebeurt dit wel, maar dat heeft Makkink niet gezien. 44 omdat hij schrijft: 'it swings its bill with a quick tug from side to side'. Het maaïspoor is het absolute bewijs, dat de snavel door het wad gaat. De afhankelijkheid van de zachte bodem berust hierop. Ook het CJN-rapport (Streefkerk c.s. 1960), dat een veel gedetailleerdere beschrijving van het maaïen geeft, maakt deze fout. Dat hier stellig onnauwkeurig of van te grote afstand gekeken is blijkt uit het feit dat mijn waarnemingen uit andere terreinen (Lauwerszee, Jadebusen, Deltagebied, Zuid-Flevoland) precies hetzelfde als in de Dollart laten zien, wat betreft de vorm van de maaibeweging.



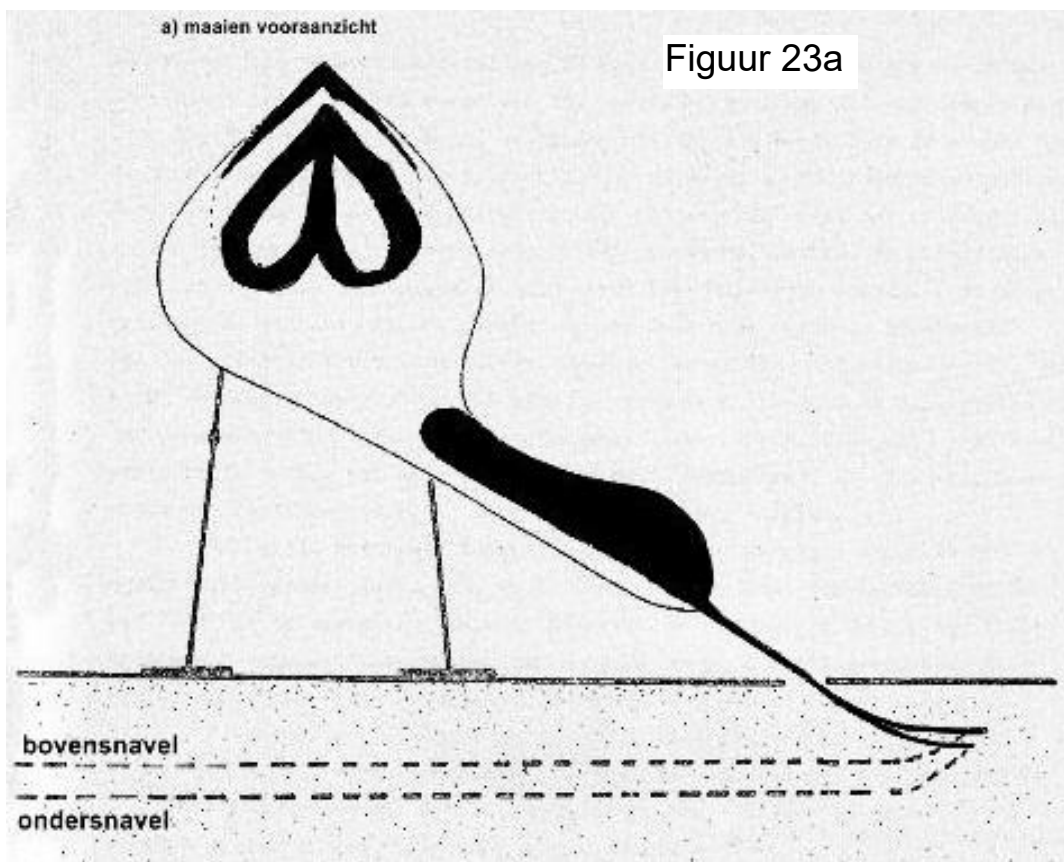
Prooi

Van de negen faeces die verzameld werden vond ik in alle negen kaken van de zeeduizendpoot, *Nereis diversicolor* terug (zie tabel 9). Aangezien echter in de territoria ook veel horizontaal pikken wordt gezien, zou het theoretisch kunnen dat *Nereis* niet met maaïen opgenomen wordt. De talloze waarnemingen van maaïende kluten, die zo dichtbij zaten, dat de prooi die ze vingen te zien was, wijzen echter uit dat met maaïen *Nereis* hoofdvoedsel is. Want omdat twee *Nereis* kaken betekenen dat er één volledige *Nereis* gevangen is, en *Nereis* kaken een groot bestanddeel vormen van de faeces is *Nereis* ook kwantitatief het belangrijkste voedsel. Door de grootte van de *Nereis* kaken in verband te brengen met het natgewicht van *Nereis*, kan men een schatting maken van de hoeveelheid *Nereis* die per faeces gegeten is. Aangezien echter het mij niet mogelijk was om enigszins betrouwbare schatting van het aantal faeces, dat per dag geproduceerd werd, te maken, heb ik deze gegevens niet verder uitgewerkt. De hoeveelheid opgenomen *Nereis* per dag zal nu ruw geschat worden aan de hand van intensiteitsprotocollen, waarin het succes van de foerageermethoden genoteerd werd.

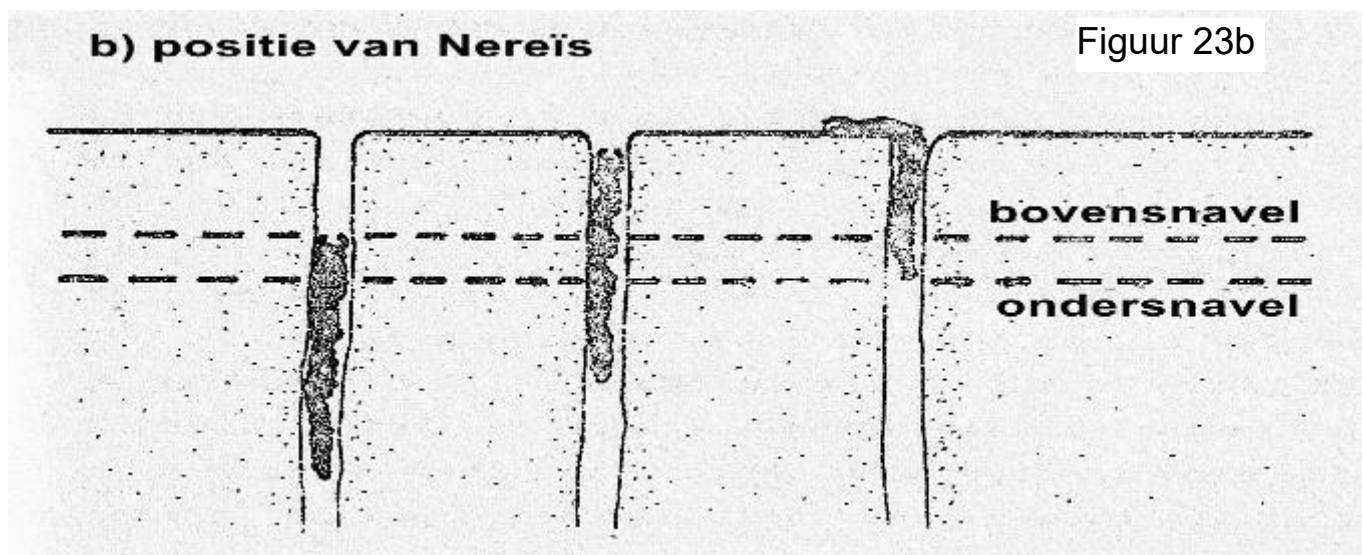
Figuur 22



Nereis diversicolor

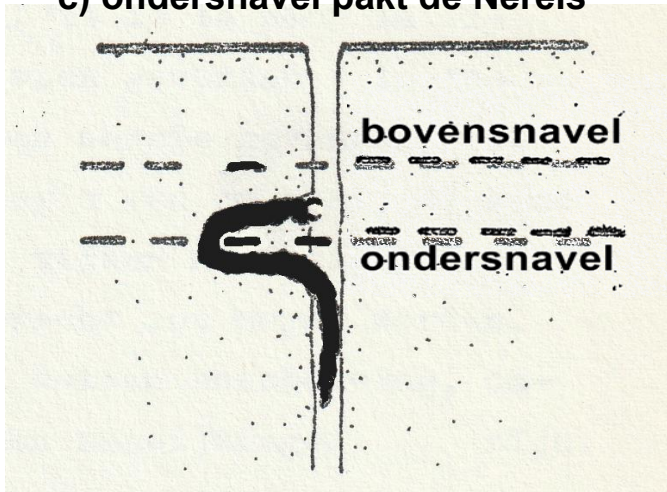
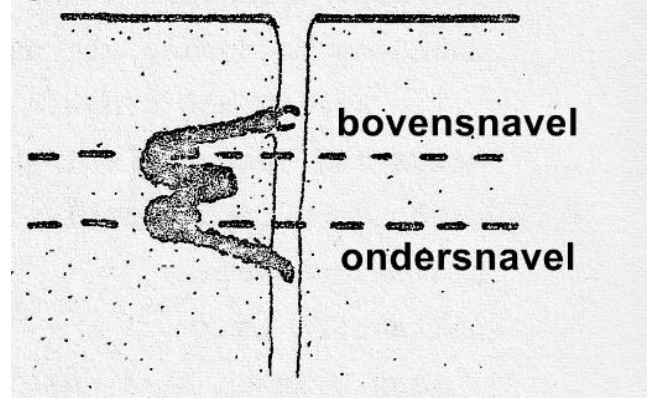
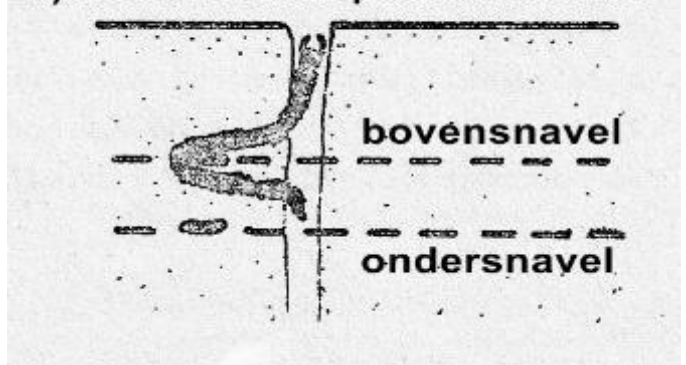


Figuur 23a



Figuur 23b

Figuur 23c, d en e

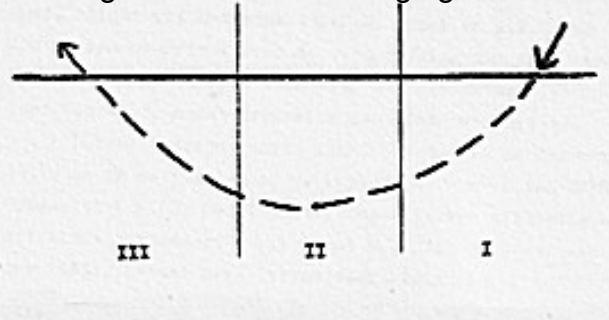
c) ondersnavel pakt de Nereïs**d) zowel boven als ondersnavel pakt de Nereïs****e) bovensnavel pakt de Nereïs**

Uit deze waarnemingen is het ook mogelijk een beschrijving te geven hoe Nereïs precies gevangen wordt.

Nereïs diversicolor is een worm die het merendeel van zijn tijd ingegraven in onregelmatig doch meestal min of meer verticaal lopende gangen leeft. Deze gaan in de Dollart tot ong. 25 cm. en bevinden zich dus voor het grootste deel in de zeer harde reductielaag. Van tijd tot tijd kruipt Nereïs uit zijn hol om voedsel te bemachtigen. Hierbij komt hij in de bovenste zeer weke laag of verlaat zelfs voor een deel zijn hol om te proberen aan de oppervlakte het daar bezonken organische materiaal te bemachtigen. Op foto fig. 22 kunt U de sporen zien die Nereïs hierbij maakt. In het schema van figuur 23 is een maaïende kluut van voren gezien. Het is daarbij duidelijk aangegeven dat de snavel geopend door het wad gaat. De onder en bovensnavel bevinden zich bij de punt ongeveer één cm uit elkaar. In deze figuur is ook aangegeven hoe de 45 snavel op drie verschillende wijzen in contact met Nereïs kan komen. De maaïende kluut stopt bij het raken van een Nereïs plotseling. Zit een Nereïs met zijn kopstuk op ong. 2 cm onder het wadoppervlak, dan wordt door de kracht van de zijdelingse beweging het kopstuk tussen de onder en bovensnavel getrokken. Raakt de geopende snavel de Nereïs in het midden, dan wordt het middengedeelte in een lus tussen de boven en ondersnavel getrokken. Bevindt de Nereïs zich voor een deel aan het oppervlak, dan wordt het staartstuk tussen de boven en ondersnavel gedrukt. Zit de Nereïs eenmaal tussen de boven en ondersnavel dan sluit de kluut zijn snavel, waardoor de Nereïs vastgeklemd wordt. Dan wordt de Nereïs voorzichtig uit zijn hol getrokken. Er bestaat n.l. de kans dat de Nereïs breekt als er te sterk aangetrokken wordt, omdat hij zich klem probeert te zetten met zijn borstels tegen de binnenkant van zijn hol. Soms wordt de Nereïs nog even gespoeld en dan volgt het slikken.

Figuur 23f

Indeling van één maaibeweging



Mijn conclusie is dat het maaïen hoogstwaarschijnlijk op de tast gaat.

Het lijkt het meest waarschijnlijk dat het vangen van Nereïs bij het maaïen niet visueel gaat, maar op de tast. De regelmaat van de beweging en het feit dat de snavel op een voor de kluut meestal onzichtbare prooi stoot zijn al argumenten hiervoor. Een visuele beweging wordt gekenmerkt door een onregelmatig karakter. Een beter argument is echter dat de aanraking met Nereïs op een willekeurige plaats in de maaibeweging plaats kan vinden.

Ik heb een aantal malen waargenomen in welk stadium van een maaibeweging de kluut plotseling stopte. Hiervoor had ik een maaibeweging in drie gelijke stukken verdeeld, het begin, het midden en het eind. Dit is te zien in figuur 24. Bij het waarnemen werden de volgende resultaten gevonden: In totaal werden 123 maaibewegingen waargenomen waarbij een Nereïs gevangen werd genoteerd. Hierbij stopte de kluut 43 keer bij het begin van de maaibeweging, 47 keer in het midden en 33 keer bij het eind. Deze getallen wijken niet significant af van een verdeling die op grond van het toeval verwacht zou mogen worden. We laten smaak en gehoor voorlopig als onaannemelijk buiten beschouwing, omdat ook bij andere steltlopers hiervoor weinig of geen aanwijzingen zijn.

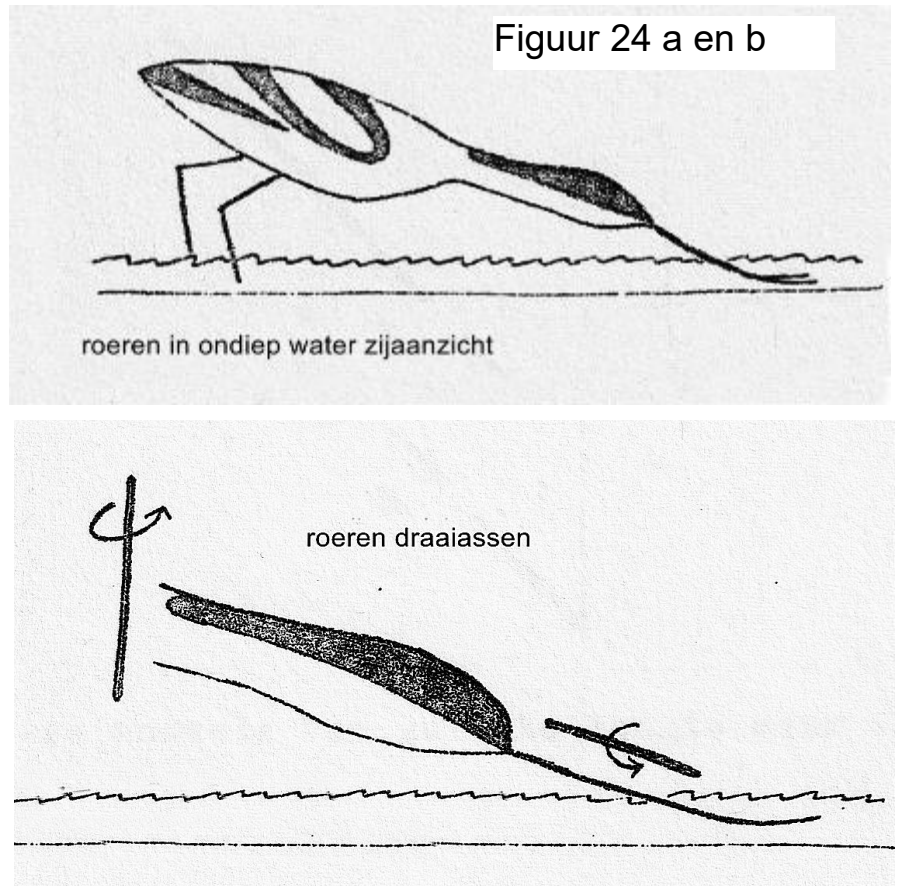
Behalve Nereïs, wordt bij het maaien vrijwel zeker *Corophium volutator* opgenomen. In alle faeces werden kleine of grote delen van *Corophium* gevonden. Meestal betrof het echter slechts enkele fragmenten. Slechts één faeces n.l. no 4 tabel 9 werd veel *Corophium* gevonden. Deze kan echter ook door het horizontaal pikken opgenomen zijn. Verder werd nog in drie faeces n.l. no 5, 6, en 7 vrij veel *Corophium* aangetroffen. Maar de faeces 7 en 7 werden verzameld van kluten waarvan was gezien dat ze tevoren aan het roeren waren. Alleen faeces 5 werd verzameld van een kluut die tevoren vrij lange tijd gemaaid had. de faeces no 1, 2, 8 en 9 bevatten allen enkele tot vele Nereïs kaken en waren afkomstig van maaierende kluten. Hieruit volgt dat *Corophium* niet zo'n belang

Roeren

Hoewel het roeren bij mijn weten nooit eerder van de kluut beschreven werd, is het een duidelijk van het maaien te onderscheiden

foerageerbeweging, die echter bij oppervlakkige waarnemingen ermee verward kan worden. Deze onbekendheid is vermoedelijk mede te wijten aan het feit dat het roeren veel minder voorkomt dan het maaien of het horizontaal pikken. Het roeren werd bij oude kluten voornamelijk bij niet-broedende ex. gezien. Verder waren er vrij veel jongen van diverse leeftijden die roerden. Bij adulte kluten met jongen werd het roeren erg weinig gezien. Het roeren is een rusteloze onregelmatige, vrij snel voortbewegende methode van foerageren. De sterk variërende looprichting en onregelmatige karakter zijn daarbij opvallend. Het roeren is een beweging waarbij de kop horizontaal heen en weer gaat. Hij wordt zonder onderbreking, dus zonder dat de kop omhooggaat tussen het heen en weer, uitgevoerd. Slechts af en toe wordt de kop omhooggetild om een gevangen prooi door te slikken. Minimaal vier, maar meestal tien tot twintig maal gaat de snavel heen en weer voordat hij uit het ondiepe water wordt gehaald. Dan volgt meestal een slikbeweging. De kop wordt onder het roeren schuin naar voren gehouden met een hoek tussen lichaamsas en wateroppervlakte van ong. 30°. Soms wordt de kop iets lager gehouden (praktisch horizontaal), het tempo wordt dan verlaagd. De hoek die de bovenkant van de snavel met het oppervlak van het water maakt is zodanig dat de omhooggebogen snavelpunt precies horizontaal op de bodem van het plasje komt. Door deze houding is de punt van de snavel ver van de poten en kan er dus weinig kracht mee gezet worden. Dit hoeft ook niet want in tegenstelling tot het maaien, gaat de snavel niet door het slik maar er over. De kop draait om twee assen: één verticaal op de nek staand en één in het verlengde van de nek (zie figuur 20e). De staart maakt slechts voor een klein deel de beweging mee. De snavel gaat open en dicht onder het roeren. Hij is dan vaak tot 0,5 cm aan de punt geopend. Omdat de snavel dus over het oppervlak van de bodem gaat, werd het roeren uitsluitend in ondiepe plasjes tot 2 cm waargenomen in de Dollart. In het Deltagebied zag ik eens dat twee kluten al zwemmend roerden. Droog slik zou te veel weerstand geven. Het roeren is waarschijnlijk een aftastende beweging, die mogelijk visueel wordt

Figuur 24 a en b



bijgestuurd, Op een plattegrond ziet de afgelegde weg van een roerende kluut eruit als in figuur 21b. De sporen die een roerende kluut achterlaat zijn behalve de pootafdrukken zeer vaag en bewijzen dat de snavel slechts het oppervlak beroert. De roerende kluten zitten in tegenstelling met maaierende of horizontaal pikkende kluten in groepjes van 5 á 6 tot vele tientallen. Ze foerageren soms erg dicht bij elkaar. In september heb ik zelfs gezien dat bij afgaand water, door kluten die van de hoogwatervluchtplaats opvlogen en op het wad neerstreken, plotseling groepjes van enkele tientallen ex. gevormd werden. Deze foerageerden zeer dicht op elkaar, zelfs zo dicht dat de vogels elkaar vaak moeten hebben geraakt. Ze waren duidelijk aan het roeren, alleen met dit verschil dat ze zich bijna niet verplaatsten. Na enkele minuten verspreidden ze zich. Later werd dit op een ander plaats van een grotere afstand gezien. Het gebruikelijke gedrag is dat vogels, die foerageren, zich verspreiden en vogels die slapen of poetsen voor langere tijd, zich concentreren. Daarom is het een opmerkelijk gedrag. Hoewel ook bij het maaien in de waterlijn in de trektijd een zekere concentratie plaats vindt, is het waarschijnlijk dat dit meer veroorzaakt wordt door de beperking van de foerageergelegenheid, dan door een sociaalgedrag. Zwarts (1968) beschrijft hetzelfde gedrag voor de kluten en zwarte ruiters op de Ventjagersplaten in het Haringvliet. Hij vermoedt dat de belangrijkste prooi Nereïs is, en dat het samenwerken van veel vogels en het trappelen van de poten de Nereïs loswoelt, waardoor hij makkelijk te grijpen zou zijn. Helaas heb ik in de Dollart te weinig waarnemingen aan dit ' sociaal roeren ' kunnen verrichten om na te gaan of de verklaring voor de Ventjagersplaten ook voor de Dollart geldt. Van andere steltlopers is een samenwerking tussen snavel en poot en met vele individuen meer bekend. Met name van zwarte ruiter en groenpootruiter, welke ik resp. in de Dollart en bij Schiermonnikoog een gelijksoortig gedrag heb zien doen. Ook kapmeeuwen vertoonden in de Dollart soms plotselinge concentraties stootduikende groepen. In Wadvogels en Bodemfauna (Swennen en c.s.. 1957), wordt de samenwerking tussen poten en snavel van een trappelende kapmeeuw beschreven. We moeten waarschijnlijk de verklaring in deze richting zoeken. Interessant is ook een passage van Pough (1951) over *Recurvirostra americana* o.a. op trek: 'Often a large group feeds shoulder to shoulder in a long evenly advancing linie;'

Prooi

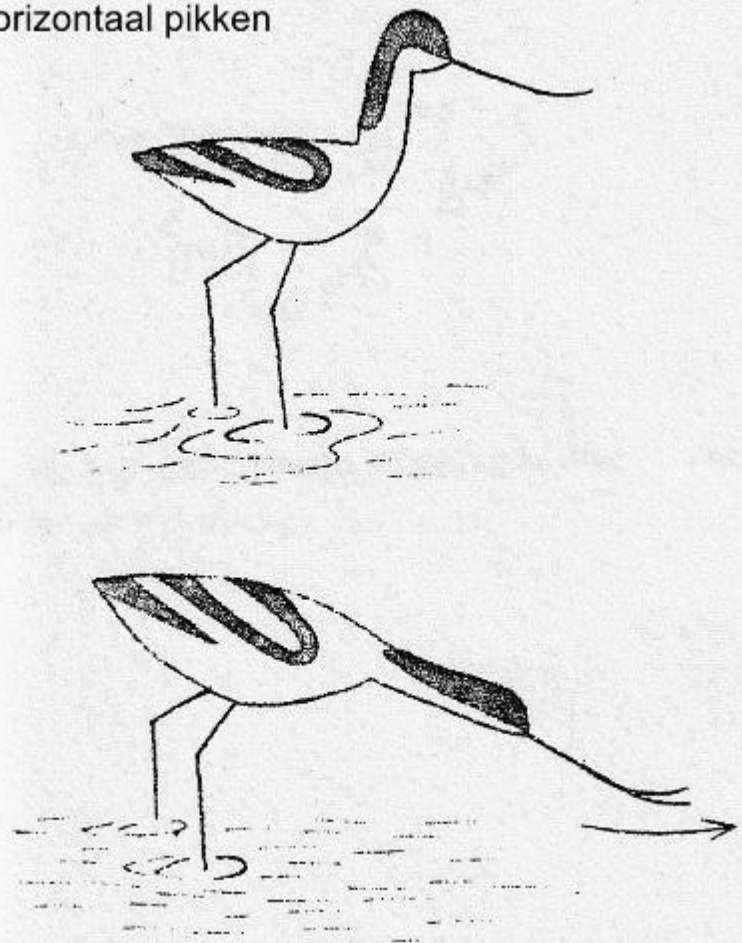
Uit de twee faeces (no 6 en 7 tabel 9), die van roerende kluten verzameld werden blijkt dat de belangrijkste prooi bij het roeren waarschijnlijk *Corophium* is, terwijl ook *Nereïs* mogelijk een rol speelt. Bij één van de weinige waarnemingen van roerende kluten, schreef ik op dat 80 tot 90 % van de slikken kleine prooien betrof, omdat deze op die afstand niet zichtbaar waren. Slechts 10 tot 20 % betrof *Nereïs*, die wel te onderscheiden was. Het ligt voor de hand dat deze kleine prooien voornamelijk *Corophium* waren, omdat ik zelf ter plaatse op het oog met een pincet van het oppervlak in tien minuten, 33 ex. *Corophium* en één *Nereïs* ving. Vooral *Corophium* bevindt zich vaak kruipend aan het oppervlak, zodat door het roeren, deze prooi gemakkelijk opgenomen kan worden. Ook zwarte ruiter vertoonden op dezelfde plaats het roeren, Dit werd van deze soort wel al beschreven door Streefkerk en c.s. (1960).

Horizontaal pikken

Een foerageermethode die over het algemeen goed bekend is van de kluut is het horizontaal pikken, ook wel scheppen genoemd. Verder in dit verslag wordt de afkorting hp gebruikt. Ik heb voor de naam horizontaal pikken gekozen boven scheppen, omdat deze beter de aard van de beweging weergeeft. Als hp als enige

Figuur 24 c en d

horizontaal pikken



foerageermethode wordt gebruikt voor een poosje, dan zien we een langzaam voortstappende kluut die de kop onder het stappen vrij hooghoudt. De punt van de snavel is dan bijna horizontaal. Plotseling wordt de beweging versneld en volgen een paar snelle pasjes, die in dezelfde richting als de oorspronkelijke kunnen zijn, maar meestal hier van min of meer afwijken. De kop wordt dan in dezelfde stand omlaag gebracht en in de richting van de prooi gedraaid. De snavelpunt wordt nu snel horizontaal of met een kleine hoek over het wadoppervlak bewogen of iets erin geprikt. De snavel is hierbij een beetje geopend. Als de prooi Nereïs is wordt de ondersnavel onder de Nereïs geschoven die aan het oppervlak zichtbaar is en de bovensnavel drukt hem vast bij het dicht doen van de snavel. Dan wordt de Nereïs voorzichtig uit het wad getrokken, omdat de kans op breken erg groot is, evenals bij maaïen. Soms wordt de Nereïs nog even gespoeld. Als het andere prooien betreft is het hp hieraan aangepast. Cok van *Corophium* werd waargenomen dat zij door hp werd opgenomen. Deze beschrijving van hp geldt uitsluitend voor de situatie droog slik. Het hp komt echter ook voor in alle andere situaties. Hiervan zijn minder waarnemingen. Het is echter waarschijnlijk dat de vorm van het pikken sterk afhankelijk is van de situatie. Zo maakt bijvoorbeeld in de diep water situatie het verschil of de prooi zich aan het oppervlak van het water, in de waterlaag of op de bodem bevindt. Dit is alle drie waargenomen. Vooral in het water heeft de pikbeweging veel meer een verticale richting. De tere punt van de snavel kan niet in het water blijven steken, bij het slik met een harde ondergrond kan dit wel het geval zijn. Aangezien het hp voorwaarts gericht is en niet zijdelings zoals het maaïen en roeren, is het horizontaal houden van kop en hals niet van zoveel belang voor de kracht die de snavelpunt kan uitoefenen, maar voor de grijpbaarheid van de prooi. Zoals al gezegd leeft Nereïs in een hol, welke aan de oppervlakte te herkennen is aan de stervormige sporen. Zie foto figuur 22. Deze sporen ontstaan doordat de Nereïs tijdens laagwater uit zijn hol kruipt en het oppervlak van het wad afzoekt naar voedsel. Hij kruipt hierbij voor een groot deel uit zijn hol en ligt daarbij horizontaal op het wad. Bij een kleine trilling trekt hij zich snel terug. Dit kan men gemakkelijk waarnemen bij het op het wad lopen. Het kan dan een hele tijd duren voordat de Nereïs weer naar boven komt. De kluut maakt van deze gewoonte van voedselzoeken van Nereïs gebruik om hem te bemachtigen. Het is dus alleszins aannemelijk dat deze manier van hp visueel is. Omdat het hp de enige foerageermethode is die op vrij droog slik nog uitgevoerd kan worden, is zij erg belangrijk in de broedtijd en wel vooral in de tijd dat de kluten een territorium hebben. Het grootste deel van de tijd liggen deze immers droog, zodat alleen nog plasjes e.d. die het zakkende water heeft achtergelaten, blijven staan. Bij moci weer kunnen daarom deze wadgedeelten vrij droog worden. Maaïen is dan niet meer mogelijk, zodat alleen hp overblijft. Het voordeel van hp is bovendien dat het gemakkelijk te combineren is met het bewaken van het territorium, vanwege het opgericht lopen en het visuele jagen. Vaak is het dan ook niet geheel duidelijk of de betreffende kluut aan het hp is of dat hij het territorium aan het bewaken is.

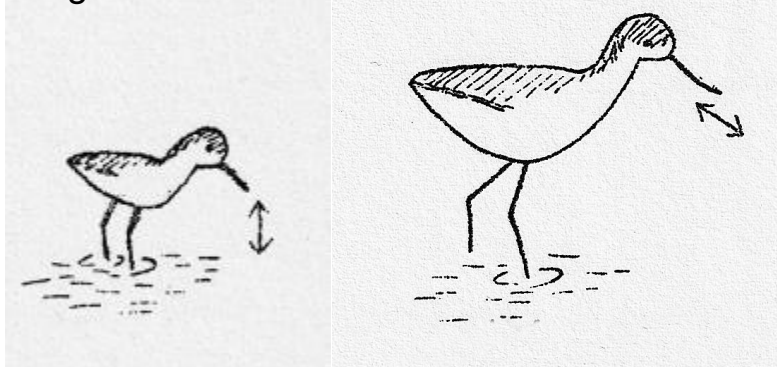
Literatuur

In het CJN-rapport (Streefkerk en c.s. 1960) wordt het scheppen beschreven als een opwaartse stoot. Voor hetgeen ik gezien heb, lijkt het me beter om te spreken van een voorwaarts gerichte stoot, die later in opwaartse richting wordt omgebogen. Uit het feit dat zij vooral waarnemingen verricht hebben aan kluten in de diep water situatie, kan waarschijnlijk een deel van dit verschil verklaard worden. Ik heb slechts enkele waarnemingen van kluten die zwemmend ('grondelend' Makkink 1936) het hp deden. Deze zijn te summier om een beschrijving p te baseren. Het is waarschijnlijk geen erg efficiënte manier van voedsel zoeken, bijv. in vergelijking met maaïen.

Foerageren van de jongen

Tot nu toe werd hoofdzakelijk gesproken over het foerageren van de ouden. Het is echter voor het vestigen van een territorium van groot belang dat ook de jongen er voldoende voedsel in kunnen vinden, omdat de jongen niet gevoerd worden door de ouden. We zullen daarom ook de foerageermethoden van de jongen achtereenvolgend beschouwen. maaïen Von Frisch (1959) beschrijft dat de maaibeweging al bij kuikens voorkomt, die eerst over de nestrand in de lucht een soort maaibeweging uitvoeren maar later, zodra ze kunnen lopen wordt de beweging 'ausgelost' over een gladde bodem. Hoewel ik geen duidelijke bewegingen aan jongen die zich nog in het nest bevonden, heb kunnen ontdekken, omdat zij nog moesten opdrogen en te zwak waren om te bewegen, heb ik het maaïen wel al bij de meest kleine jongen op het wad gezien. De snavel is dan

Figuur 24e



verschil in pikken tussen kleine en grotere jongen

nog vrijwel recht en erg kort. Bij het uitkomen van de jongen is de snavel van 1,6 tot 1,9 cm lang. De krommingshoogte, dat is de afwijking van de punt van de snavel van een rechte lijn getrokken evenwijdig aan het basisstuk van de snavel, is dan pas ong. 2 mm. Bij een volwassen kluut is de lengte van 8,4 tot 9,1 cm en de krommingshoogte 1,7 cm. De snavels van de jongen zijn ook erg dik vergeleken bij een volwassen kluut. Bij een volwassen kluut is de hoogte en breedte bij de snavelwortel gemeten en vandaaruit telkens bij 1 cm, 2 cm etc. weer opnieuw. Deze waarden zijn te vergelijken met dezelfde waarden van de jongen:

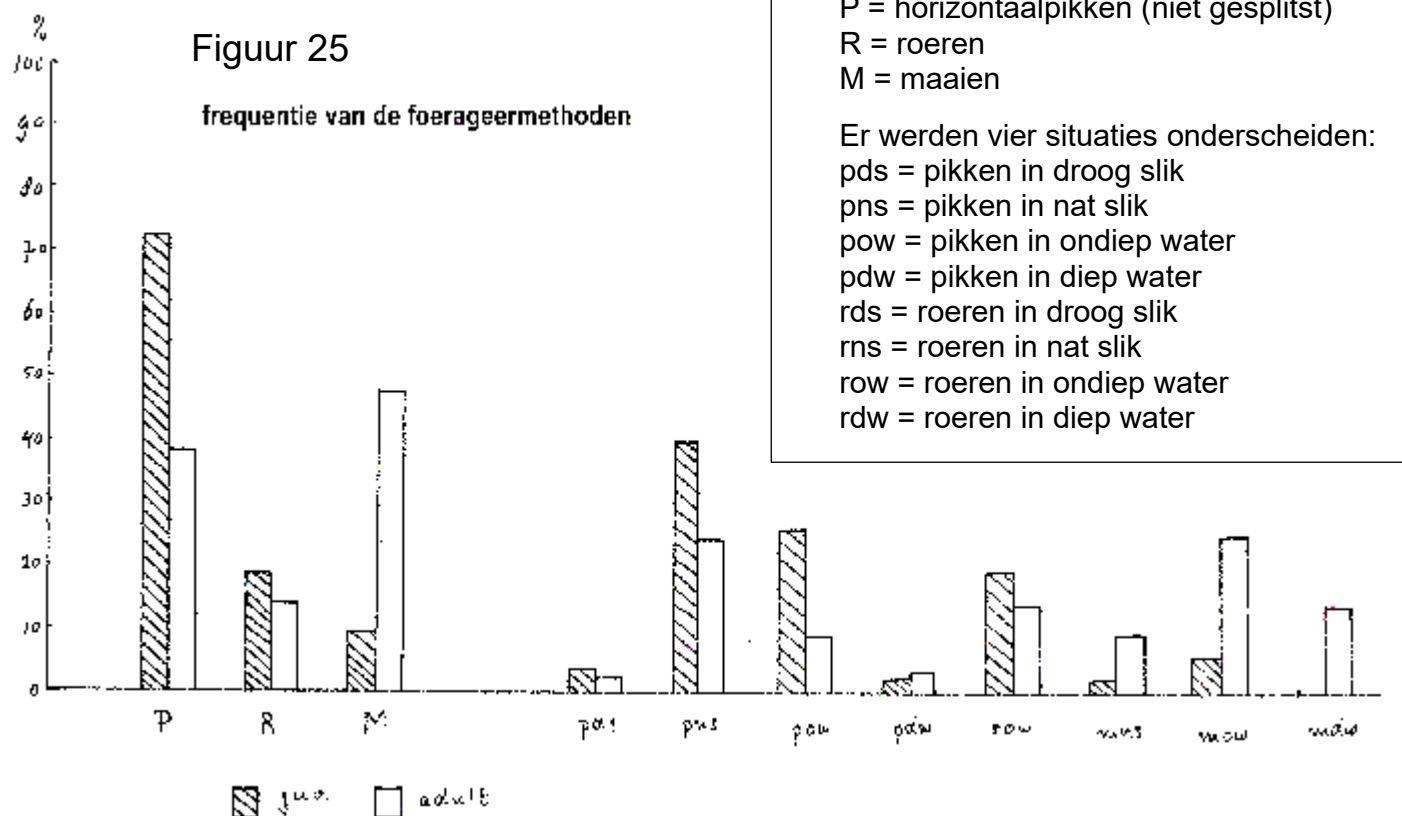
gemeten bij:	breedte		hoogte	
	adult:	juv.:	adult:	Juv.:
snavelwortel	0,95	0,45	0,74	0,48 cm
na 1 cm	0,7	0,22	0,32	0,18 cm
na 2 cm	0,6		0,30	
na 3 cm	0,52		0,29	
na 4 cm	0,43		0,27	
na 5 cm	0,35		0,24	
na 6 cm	0,30		0,22	
na 7 cm	0,22		0,17	
na 8 cm	0,12		0,02	
lengte	0,74			
	Lengte:			
	8,8 cm	1,8 cm		

De snavel van de jongen is dus nog weinig geschikt om te maaïen, vooral in het begin. De maaïbewegingen zijn dan ook vaak nog weinig regelmatig in tegenstelling tot bijv. het pikken, waarbij ze veel sneller tot goede resultaten komen. In principe verschilt het maaïen van de jongen niet met dat van de ouden. De kop wordt echter verticaler gehouden, de bewegingen zijn korter 52 en minder diep. Hetgeen natuurlijk ook komt door de geringe lichaams- en pootlengte. Mijn indruk is dat de jongen bij het ouder worden meer gaan maaïen. De bewegingen worden dan ook strakker en langer. Ook de jongen vangen door te maaïen voornamelijk Nereïs. Verder worden ook Corophium en diptera larven als prooi bij het maaïen in de faeces teruggevonden.

Roeren

De vorm van de snavel van de jongen is meer geschikt voor roeren dan voor maaïen. De iets opgewipte punt met de vroegere eitand kan gemakkelijk over de bodem bewogen worden. We zien de jongen van slechts enkele dagen dan ook al veel roeren in de plasjes van het wad. Want evenals bij de adults heb ik het roeren bij de jongen vrijwel alleen in ondiep water gezien. De snavel staat in ongeveer dezelfde verticale stand als bij het maaïen. Het is daarom soms moeilijker om het roeren en maaïen van de jongen uit elkaar te houden dan bij de adults. Soms komen er ook halve maaïbewegingen tussen het roeren door en wordt het een soort overgangsbeweging. Opvallend is het grote aantal Nereïskaken dat teruggevonden werd in faeces 1 van tabel 10. pikken Gezien het grote verschil in snavelbouw tussen jongen en ouden ligt het voor de hand dat dit vooral tot uiting zal komen in de wijze van pikken, Met opzet wordt hier niet van horizontaal pikken gesproken, omdat de snavel hiervoor de eerste weken te kort en te weinig omgebogen is. Jongen pikken niet alleen op of in het wad of in de plasjes, maar ook wel eens in het gras van de kwelders. Toen ik een jong van vier weken en een jong van één week bij elkaar in de buurt zag pikken, schreef ik de volgende verschillen op. Bij het jong van een week wordt de snavel vanuit een positie waarin de snavel een hoek van 45° maakt met de horizontaal, naar beneden gebracht, De hoek verandert hierbij tot ze 80° à 90° wordt. Bij het jong van vier weken wordt de snavel iets horizontaler gehouden in de uitgangssituatie (hoek 30°-40°) en bij een pik wordt de hele kop, terwijl de snavel in dezelfde positie blijft, naar beneden of naar voren gebracht. Dit lijkt dus veel sterker op het hp van de ouden (zie figuur 20 i).

Zoals uit het faeces onderzoek blijkt eten jongen behalve Nereïs en Corophium ook veel insecten. Deze leven vermoedelijk in de Spartina en vallen van daaruit op het wad. De jongen speuren ook vaak deze Spartinarandjes af.



Frequentie van de verschillende foerageermethoden

Bij het maken van de activiteitenprotocollen werd niet alleen genoteerd of er al of niet gevoerd werd, maar bovendien welke foerageermethoden en in welke situatie er toegepast werd. Er werden drie foerageermethoden gezien:

1. maaien (m),
2. roeren (r), en al of niet
3. horizontaalpikken (p), dit laatste werd niet gesplitst.

Er werden vier situaties onderscheiden:

1. droog slik (ds),
2. nat slik (ns),
3. ondiep water (ow), en
4. diep water (dw).

Een verschil tussen droog en nat slik is dat droog slik dof is en nat slik glimt. Ondiep water is water tot ong. 5 cm. Diep water is dieper dan 5 cm. Niet alle foerageermethoden werden in alle situaties gebruikt, zo kwam bijv. roeren alleen in de ondiep water situatie voor ($r+ow = row$). In tabel 11 zijn de resultaten van deze protocollen samengevat. Alleen de gemiddelde verdeling is interessant. Adulte kluten pikken voor 38 %, roeren voor 14 % en maaien voor 48 %. Over de verschillende situaties zijn deze percentages als volgt: pds 2%, pns 24%, pow 9 %, pdw 3%, row 14%, mns 9%, mow 25%, mdw 14%. Alle percentages op een totaal van 264 ex. = 100%. De niet foeragerende ex, zijn buiten beschouwing gelaten.

Jonge kluten (meestal niet ouder dan drie weken) pikken voor 72%, roeren 19% en maaien 9%. Over de verschillende situaties zijn deze percentages als volgt: pds 4%, pns 40%, pow 26 %, pdw 2%, row 19%, mns 2%, mow 6%, mdw 0. Alle percentages op een totaal van 193 ex. = 100%. (zonder niet-foeragerenden. Tussen oude en jonge kluten zijn opvallende verschillen in de frequentie van de drie foerageermethoden. Daarom zijn deze gegevens uitgezet in de grafiek van figuur 25.

De oude kluten hebben het maaien als meest frequente, de jonge kluten het pikken als meest frequente foerageermethode. Het roeren is voor de jongen iets belangrijker dan voor de ouden. Het pikken in diep water wordt vaker door ouden gedaan dan door jongen. Maaien in diep water heb ik in het geheel niet door jongen zien doen terwijl 14% van de ouden dit deed. Deze bijzonder opvallende verschillen zouden misschien te verklaren zijn uit de vorm van de snavel en verschil in poot en lichaamslengte tussen ouden en jongen. Zoals al gezegd is de snavel van de jongen vooral als zij erg jong zijn niet erg geschikt om te maaien. Dit komt duidelijk in de frequentie naar voren. Het roeren gaat de jongen heel goed af. Het is bij de jongen zelfs frequenter dan voor de volwassen kluten. Al moet hierbij worden opgemerkt, dat de duidelijk niet broedende oude kluten buiten de protocollen zijn gehouden, hoewel er onder hen meer roeren dan onder de broedvogels

werd gezien. We zien dus dat jonge kluten veel meer de foerageergewoontes hebben die overeenkomen met die van de grote ruiters, dan de oude kluten. De verklaring zoek ik dus in de morfologie van de snavel die bij de jonge kluten veel meer lijkt op die van ruiters dan op die van de oude kluten.

Verband tussen morfologie en foerageermethode

Uit de voorgaande beschrijvingen van de foerageermethoden, zijn een aantal aanwijzingen te vinden, die de vorm van de snavel en de andere opvallende morfologische kenmerken van de kluut in verband brengen met het milieu. Uit de morfologie blijkt dat de snavel vooral erg geschikt is voor het maaïen. De snavel is lang, dun horizontaal afgeplat en opgewipt, zodat weinig weerstand in het slik ondervonden wordt en de oppervlakte die bij elke maai op prooien wordt afgetast, is zo groot mogelijk. Een korte snavel zou een klein oppervalk betekenen. Een dikke te veel weerstand. Een verticaal afgeplatte (bijv. scholekster) zou alleen verticale beweging mogelijk maken. Tenslotte zou een rechte snavel meer weerstand bieden bij het in en uit het slik gaan, het oppervlak verkleinen en bovendien in te diepe lagen doordringen. Deze zijn meestal de hardere reductielagen. Dit is verduidelijkt in figuur 21a.

De lange hals en de lange poten maken het mogelijk om de maai zo lang mogelijk te maken. Dit heeft weer tot gevolg dat de oppervlakte per maai zo groot is. De zwemvliezen zijn onontbeerlijk voor een goed evenwicht en een snelle verplaatsing. De kieviten bijv. zakken tot het tarsometatarsaal gewricht in het slik en bewogen zich daardoor uiterst moeizaam op de plaats waar de kluten overheen trippelen. Hetzelfde effect als sneeuwschoenen. Deze weke delen van het wad zijn voor het maaïen juist de meest geschiktste plaatsen vanwege de geringe horizontale weerstand (zie trektijd). De zwarte tekening achter op de hals die bij het opgericht lopen verticaal staat komt bij het maaïen ook horizontaal. Hierdoor past het vlekkenpatroon nog beter bij het met plasjes bedekte wad. De in de zon fel oplichtende plasjes contrasteren immers zeer sterk met de zwarte droge stukjes wad die het wad bij zonnig weer een aanzien geeft van een vlak met fel zwarte en witte horizontale strepen en vlekken.

Ook voor het roeren is de kluut beter toegerust dan bijv. de zwarte ruiter of de groenpootruiter. De lange opgewipte snavel maakt het mogelijk dat grote oppervlakten in korte tijd te kunnen aftasten. Hoewel een dunne afgeplatte snavel niet zo essentieel is als voor het maaïen, biedt zij ook voor het roeren voordelen boven een dikke, ronde of verticaal afgeplatte snavel, omdat de wendbaarheid van een dergelijke snavel kleiner zou worden. Ook de lange poten en zwemvliezen komen bij het roeren goed van pas.

Bij het horizontaal pikken is de bouw van de snavel eveneens handig als de prooi Nereïs is. Bij andere prooien is de bouw van de snavel niet zo geschikt, omdat deze meestal kleinere prooien met een goed gerichte pik beter opgenomen kunnen worden dan met een lange schepbeweging. Een lange snavel is moeilijker te richten, minder wendbaar dan een korte snavel. Ook Nereïs is waarschijnlijk beter te vangen met een korte snavel dan met hp. Het is duidelijk dat de snavel het minst aangepast is aan het pikken.

Uit bovenstaande beschouwingen is bij mij een hypothese opgekomen over de mogelijke manier van ontstaan van de hooggespecialiseerde structuur van de snavel. Het blijft echter bij een voorlopige hypothese, omdat meer en grondiger kennis verkregen zou moeten worden voordat tot een verantwoorde hypothese gekomen kan worden, over de wijze van ontstaan van de snavelvorm in de loop van de evolutie. Hope lijkt kan zij verder onderzoek stimuleren.

Volgens Voous (1965) is de geografische herkomst van de kluut van zandige en slikkige zee-kusten. We kunnen dus veronderstellen dat de kluut in zijn natuurlijk milieu bestudeerd is.

Veronderstellen we dat de steltlopers als groep van gemeenschappelijke voorouders afstammen dan kunnen we proberen ons een globale voorstelling te maken van deze voorouders op grond van de meest voorkomende eigenschappen bij steltlopers. Door een proces van adaptieve radiatie zouden de huidige steltlopers hieruit kunnen zijn ontstaan. Deze 'oersteltloper' zou dan op steppen e.d. geleefd kunnen hebben. We kunnen dan enkele eigenschappen veronderstellen die deze 'oersteltloper' zou kunnen hebben: Betrekkelijk lange poten; middelmatig lange snavel, vrij stevig en vrijwel rond; een verenkleed met veel bruin en wit.

We zouden ons kunnen voorstellen dat deze oersteltlopers als ze op kwelders komen te leven een aantal van deze eigenschappen niet alleen op de kwelders kunnen gebruiken, maar ook op de strandvlakten ervoor. Dit is bijv. bij de tureluur het geval, wiens geografische herkomst van de oevers van de steppemeren is (o.a. in Siberië en Tibet), maar die op de kwelders van West-Europa zijn secundair talrijkeheidscentrum heeft. De snavel van de tureluur, hoewel rond en recht, leent zich toch voor het roeren. We kunnen veronderstellen, dat ook de oersteltlopers die op de strandvlakten kwamen om te foerageren ondervonden hebben dat dit roeren

hen een hogere beloning opleverde dan gewoon pikken in plasjes. Hun snavel was echter voor het roeren niet zo geschikt, daarom pasten zij in vele situaties allerlei pik en prik methoden toe. Omdat het roeren efficiënter gaat met een opgewipte snavel dan met een rechte snavel, zou het kunnen zijn dat mutanten met een opgewipte snavel grotere overlevingskansen hadden dan die met een rechte snavel in dat deel van de populatie oersteltlopers dat een groot deel van het jaar in een biotoop zat waar dit roeren inderdaad efficiënter is dan pikken. De overgang van pikken naar roeren is niet zo groot als we op het eerste gezicht zouden denken, omdat er ook verscheidene pikbewegingen bestaan waarbij de bovenste laag van het wad wordt afgetast. Bijv. het priegelen van de bonte strandloper en het stuiteren van de scholekster. Deze zouden misschien tussenvormen tussen roeren en pikken beschouwd kunnen worden. Naarmate er meer op een opgewipte lange snavel geselecteerd zou worden, wordt de snavel minder wendbaar en dus minder geschikt voor pikbewegingen. Een dunnere snavel zal dit nadeel tot een 56 minimum beperken. De snavels van de groenpoot en zwarte ruiter en tureluur zijn veel minder lang en dun dan van de kluut. Bij hen komen ook veel meer pikbewegingen voor dan bij de kluut. Bij een op roeren gespecialiseerde steltloper zal ook het hebben van lange poten die het roerbereik kunnen vergroten van voordeel zijn, waardoor mutanten uitgeselecteerd zouden kunnen worden. Het roeren kan zowel op zandiger als op slikkige wadgedeelten geschieden. Bij het roeren op slikkige wadgedeelten kan de steltloper leren dat het soms meer oplevert als hij korte zijdelingse bewegingen maakt door het slik. De overgang van het roeren naar het maaïen is betrekkelijk klein. Von Frisch (1959) maakt zelfs geen onderscheid. Het verschil is dat roeren een onregelmatige beweging is die waarschijnlijk visueel wordt bijgestuurd en dat maaïen een regelmatige beweging is, die waarschijnlijk geheel op de tast gaat. De zijdelingse kracht die bij het maaïen uitgeoefend moet worden op de snavel is veel groter dan die bij het roeren omdat de snavel bij het maaïen door de bodem gaat en bij roeren er overheen. Bij het maaïen zal het nog meer dan bij roeren van voordeel zijn dat de snavel dun is, sterker opgewipt en nu ook dorsoventraal is afgeplat, om de weerstand zo klein mogelijk te maken. Omdat onze steltloper nu ook veel efficiënter dan welke ander steltloper op zeer zacht slik kan foerageren is een verdere specialisatie tot waadvogel op slikken mogelijk. Hierbij horen o.a. de zwemvliezen en het venkleeft.

Op deze wijze zou men zich kunnen voorstellen dat door adaptatie en specialisatie de kluut zich uit andere steltlopers ontwikkeld heeft. Veel steun hiervoor bestaat er echter niet, of het moest zijn het ontbreken van alternatieve hypothesen. Er is naar mijn weten geen onderzoek in deze richting gedaan. Enkele argumenten kunnen echter toch wel aangevoerd worden.

Vrijwel alle steltlopers hebben diverse manieren van pikken. Sommigen hebben hiervan gespecialiseerde manieren als boren, wrikken, prikken, trilboren, hakken etc. Slechts enkele steltlopers hebben het roeren ontwikkeld. Met name zijn dit de drie grote ruiter soorten. Er is geen enkele andere steltloper buiten de kluut die kan maaïen. Natuurlijk kunnen we geen rekening houden met eventuele verloren gegane eigenschappen of onbekende uitgestorven soorten. Bovendien is de kluut één van de weinige steltlopers die én zijn broedgebied én zijn habitat in de trektijd in een milieu heeft waar zijn specialisatie hem goed van pas komt. Veel andere steltlopers verblijven slechts een deel van het jaar op de wadden.

Na het bovenstaande is de kluut het meest verwant, wat zijn foerageergedrag betreft aan de zwarte ruiter en groenpootruiter en tureluur. Het is echter duidelijk dat de kluut een geheel eigen plaats inneemt en in veel opzichten van de andere steltlopers verschilt.

In verband met deze voorlopige hypothese, die eigenlijk niet meer dan een idee is, is het interessant naar de foerageermethoden van de juveniele kluten te kijken, die wat snavelbouw meer overeenkomen met de ruiters dan met de adulte kluten. Dit vindt zijn weerslag in de frequentie verschillen tussen oude en jonge kluten (figuur 25). Vooral de hoge frequentie van pikken bij de jongen is opvallend. De ontwikkeling van het maaïen en het roeren zou echter grondig geanalyseerd moeten worden om enige conclusies over het verband tussen het ontstaan van de gespecialiseerde vorm van de snavel in de loop van de evolutie en de frequentieverschillen tussen jonge en oude kluten van foerageermethoden te kunnen trekken.

Kwantitatieve aspecten van de voedselopname

Als we ons afvragen waarom kluten een territorium vestigen, waarom deze een bepaalde grootte heeft en waarom deze op een bepaalde plaats gevestigd is, komen we bij de beantwoording al gauw terecht bij de hoeveelheid opgenomen voedsel en de aanwezige hoeveelheid bereikbaar voedsel. Want naast de veiligheid en toegankelijkheid zal de hoeveelheid voedsel één van de belangrijkste factoren zijn die de habitatkeuze in de periode met nog niet vliegvlugge jongen bepalen.

Om echter tot een verantwoorde schatting van deze hoeveelheden te komen moeten zeer veel waarnemingen gedaan worden over foerageermethoden, foerageertijd, foerageersucces en bodemfauna. Gezien het

verkennde karakter van dit onderzoek is daar slechts weinig aandacht aan besteed. De beschikbare gegevens lenen zich niet voor een exacte raming van hoeveelheden, doch zijn net voldoende om een zeer ruwe schatting te maken, die een idee geeft over de orde van grootte waarin deze hoeveelheden liggen. Dit wordt op grond van veel aannamen en generalisaties gedaan. Op blz 39 is een schatting gemaakt van het aantal uren dat ouden en jongen per dag foerageren: resp. 5 uur 45 min. en 13 uur en 42 min.

Op blz. 51 is een schatting gemaakt van de verhouding van de aantallen individuen die verschillende foerageermethoden gebruiken. Een gemiddelde kluut zal dus volgens deze verhouding de tijd die hij aan het foerageren besteedt over deze foerageermethoden verdelen. Een volwassen kluut zal dus per dag van de 5 uur en 45 min $38\% = 2$ uur en 11 min. aan horizontaal pikken besteden, $14\% = 48$ min. aan roeren en $48\% = 2$ uur en 36 min aan maaien.

Door het maken van vijftien z.g. intensiteitsprotocollen kon het succes van het hp bepaald worden. Deze was gemiddeld over deze vijftien protocollen (zie tabel 12) genomen 5,5 Nereïs per minuut. Hoewel er ook vrij veel Corophium door de kluten gegeten werd door horizontaal pikken (zie o.a. faeces 4 tabel 9), moeten we deze buiten beschouwing laten omdat deze niet genoteerd konden worden in de intensiteitsprotocollen. De pikken zonder succes en de pikken met Corophium, waren daarvoor niet duidelijk genoeg te onderscheiden. Gezien het geringe volume en (zoals o.a. uit faeces 1 tabel 9 blijkt) de geringe frequentie van Corophium zal de fout die door het negeren van Corophium gemaakt wordt niet erg groot zijn. In 2 uur en 11 min. kan de gemiddelde kluut met hp dus 710 Nereïs bemachtigen.

Van het roeren konden in het geheel geen intensiteitsprotocollen gemaakt worden. Alleen één notitie dat 10-20% van de prooien Nereïs betrof en 80-90% Corophium biedt enige steun bij het maken van een schatting. Nemen we aan dat het succes van roeren tussen dat van maaien en hp in zit dan mogen we veronderstellen dat de vangst van Nereïs ongeveer 1,0-2,1 Nereïs per min. is. Op grond hiervan nemen we aan dat in de 48 min roeren 50-100 Nereïs gevangen wordt. Ook hier moeten we de Corophium verwaarlozen.

Van het maaien werden in de broedtijd slechts twee intensiteitsprotocollen gemaakt. Deze zijn echter niet bruikbaar, omdat ik toen nog niet zo precies op de prooi lette als ik later in de tijd deed. Dit blijkt ook uit de grootte van de aanwezige Nereïs (vergelijk bijv. monster 1, 2 en 3 met monster A, B en C) die in de broedtijd veel kleiner waren dan in de trektijd en daardoor minder opvallend. We nemen daarom voor het maaien de intensiteitsprotocollen uit de trektijd (tabel 19). De fout die ontstaat door de verschillende grootte van Nereïs, schatten we door het omrekenen in ml en het terugrekenen in ex. met een kleiner volume. Waarbij we veronderstellen dat het niets uitmaakt voor de volume hoeveelheden Nereïs die per tijdseenheid worden gevangen of er weinig grote Nereïs dan wel veel kleine Nereïs in de bodem zit. In de trektijd werd gemiddeld over 49 protocollen 7,2 Nereïs per minuut gevangen. Uit monster A, B en C blijkt dat in de trektijd de gemiddelde Nereïs 0,098 ml volume heeft. Dit werd gemeten door van de buitenkant afgedroogde Nereïs in een maatcilinder met water te doen en het verschil in niveau af te lezen. In de broedtijd heeft de gemiddelde Nereïs volgens monster 1 en 3 een volume van 0,045 ml. We mogen dus als correctie de factor 2,2 gebruiken om het juiste aantal Nereïs te schatten. Vergelijken we de gemiddelde dichtheid in de broedtijd en trektijd dan komen we op 3,3 x zoveel Nereïs per opp. eenheid in de broedtijd als in de trektijd, Dit getal is echter minder nauwkeurig dan de factor die via het volume verschil is bepaald omdat grote aantallen zeer kleine Nereïs weinig aan het volume bijdragen, maar veel aan de aantallen. Ik blijf daarom de factor 2,2 gebruiken. Het aantal Nereïs per minuut wordt dan dus 15,3.

In de 2 uur en 36 min. die per dag aan maaien besteed worden, kan de gemiddelde kluut dus 2490 Nereïs vangen.

In totaal vangt de gemiddelde kluut dus volgens deze schatting: $710 + (50 \text{ tot } 100) + 2490 = 3250 \text{ tot } 3300$ Nereïs per dag. Aangezien beide ouders in het territorium hun voedsel zoeken, worden er per dag 6500 tot 6600 Nereïs uit het territorium gehaald. Dit staat gelijk met een volume van 146 tot 148 ml Nereïs per kluut per dag. Dat is ongeveer 147 gram (s.g. = ± 1) en 0,4 maal zijn eigen gewicht,

Om de hoeveelheid voedsel die de jongen per dag eten te schatten, heb ik niet de benodigde gegevens. Het is te moeilijk om de prooi bij het foerageren te onderscheiden. Bij hen neemt Nereïs echter een veel minder belang .. rijke plaats in dan bij de adulte kluten. De insecten zijn voor hen naast Nereïs en Corophium van groot belang. Daar tegenover staat weer dat de jongen per dag meer uren foerageren dan de ouden. Het aantal Nereïs dat door de jongen gegeten wordt, is echter toch vrij klein vergeleken bij het aantal dat door de ouden gegeten wordt.

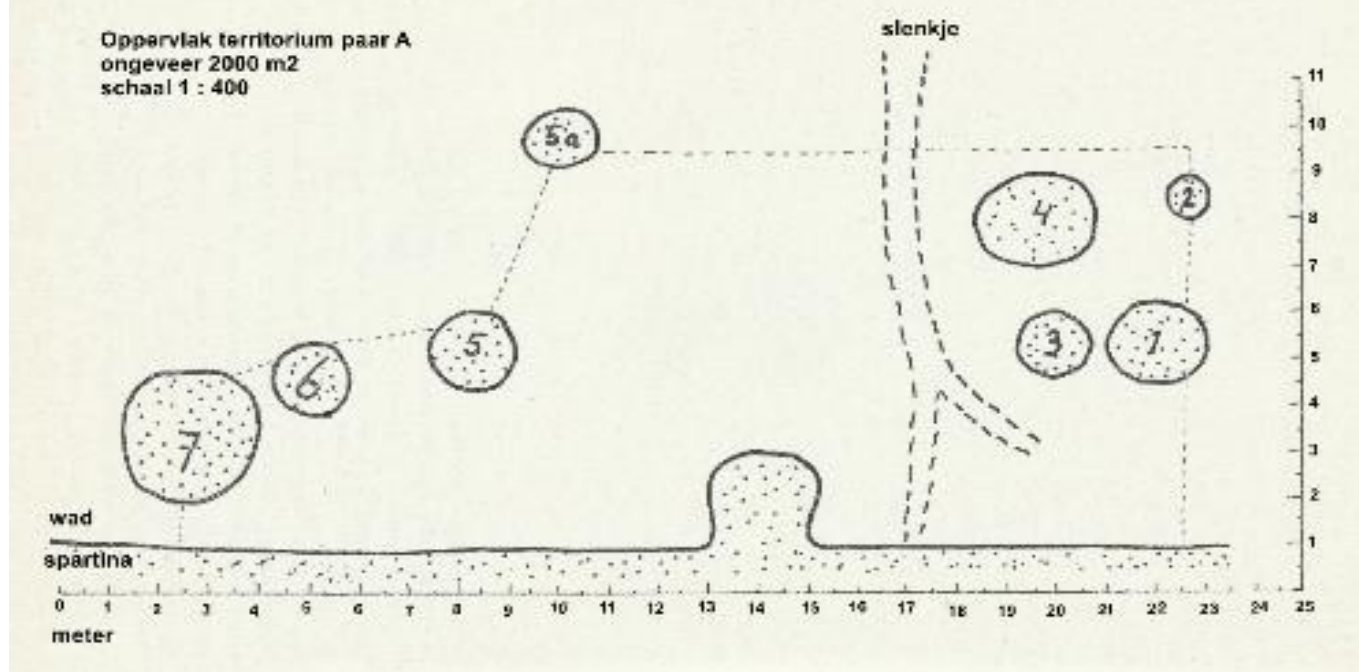
Om vanuit deze gegevens te bepalen hoe groot een territorium zou moeten zijn om gedurende drie weken voedsel te bieden aan twee adulte kluten en 2 à 3 jongen zou de bereikbare prooidichtheid bekend moeten zijn per opp. eenheid in de strook wad waar de territoria gevestigd zijn. Een poging. om dit te berekenen is gedaan, door met een schop het bovenste laagje af te scheppen en dit uit te zeven. Maar om twee redenen voldeed deze methode niet. Ten eerste was het erg moeilijk de schop horizontaal in het slik te krijgen, vooral omdat de onderliggende reductielaag aan de schop vast kitte. Ten tweede omdat de hoeveelheid zeer moeilijk te

kwantificeren was in diepte en in Oppervlakte. Monster 7 (tabel 13) is zo'n monster. Daarom is het bij de oude vertrouwde methode van bemonstering met een steekbus gebleven. Soms werd er niet op een normale zeer fijne zeef uitgezeefd, maar op een doek, om zodoende vooral kleinere dieren in de aandacht te krijgen. Dit geldt met name voor de als 'kleine witte wormpjes' benoemde larven van Diptera.

Het territorium van paar A met twee jongen dat ik van 14 tot 20 juli gevolgd heb, heb ik zo nauwkeurig mogelijk opgemeten en op een plattegrond getekend (zie figuur 26). Het oppervlak was daaruit te berekenen: 2000 m². Uit de gegevens van de monsters 1, 2, 3, en 4 blijkt dat de gemiddelde dichtheid 3936 ± 4000 Nereïs/m² is. Dat betekent dus dat dit territorium een hoeveelheid van 8.000.000 Nereïs bevatte, waarvan een onbekend deel niet bereikbaar voor de kluten is. Zoals echter later uit de monsters A t/m D blijkt zit Nereïs ook nog dieper, maar dat is minder dan in de bovenste laag en zal bovendien ook minder bereikbaar zijn. Het verbruik van Nereïs door de oude kluten van 6600 per dag, komt in drie weken op $21 \times 6600 = 138.600$ Nereïs. Dit is dus slechts 1/58 van de totale aanwezige hoeveelheid. Het ziet er dus naar uit dat er voor de jongen voldoende over blijft. Het blijkt dus dat de grootte van het territorium met een zeer ruime marge voldoende voedsel te bieden heeft.

De vraag komt op, of in verband met de hoeveelheid aanwezig voedsel noodzakelijk is om de andere soorten als kapmeeuwen, tureluurs, kieviten, scholeksters e.d. uit het territorium te jagen. Uit twee protocollen blijkt dat in 1 min 35 sec. 4 Nereïs en in 2 min 37 sec. 18 Nereïs door een kapmeeuw gevangen werden, dat is gemiddeld 5,2 Nereïs/min. Vooral s 'morgens en s' avonds verblijven er veel kapmeeuwen in de Dollart in verband met de functie van de Dollart als slaapplaats voor vele kapmeeuwen. We nemen aan dat ze ongeveer zes uur foerageren in de Dollart. Op een strook slik naast het territorium van A waar zich geen territorium bevond, verbleven geregeld enkele tientallen kapmeeuwen. Van een aantal keren gemiddeld was dit ong. 50 ex. Deze vangen dus per dag $50 \times 360 \times 5,2 = 103.600$ Nereïs. In 21 dagen is dit 2.175.600 Nereïs. Het is duidelijk dat deze (op de 8.000.000) een niet te verwaarlozen concurrentie kunnen betekenen. Van de andere soorten werden geen protocollen gemaakt, maar van de tureluur kan bijv. opgemerkt worden, dat hij vrijwel hetzelfde voedsel als de jongen eet en hoewel de aantallen tureluurs niet zo groot zijn als de kapmeeuwen, kunnen zij toch wel een concurrentie voor de meest bereikbare prooien betekenen voor de jongen. Het is dus alleszins begrijpelijk vanuit dit gezichtspunt dat de oude kluten het territorium ook voor andere 'ongevaarlijke' soorten zuiveren. Dit gedrag is dus nodig doordat de keuze van het territorium de kluut dwingt een habitat te kiezen die n geheel overeenkomt met zijn eigen eisen aan het biotoop (zie trektijd), maar voor voedsel en dekking van de jongen de vegetatie nodig heeft. Hierdoor komt zijn ecologische niche in overlap met die van andere vogels, zodat er concurrentie optreedt.

Figuur 26



4 Trektijd

4A Inleiding

De vraagstelling van dit doctoraalonderzoek, toegespitst op de trektijd luidt: Welke eisen moeten aan het biotoop van de kluut gesteld worden opdat de periode waarin vliegvlugge jongen en adulte kluten in de Dollart ver blijven, dat is van juli tot december, optimaal aan het voortbestaan van de soort bij kan dragen.

Voordat ik met de beantwoording van deze vraag begin, doet zich de vraag voor in hoeverre het waarde heeft om deze vraagstelling in de Dollart te onderzoeken. Met andere woorden in hoeverre is de Dollart representatief als pleisterplaats voor de kluut in deze periode? Daarom zullen in 4B' de gegevens besproken worden over de aantallen kluten die van de Dollart bekend zijn. Deze tellingen zijn gedurende het gehele jaar verricht, zodat hieruit ook duidelijk wordt waarom juist deze periode genomen werd. In 4B zullen de aantallen broedvogels van de N. W. Europese populatie behandeld worden, zodat we een schatting kunnen maken van het deel van de N. W. Europese populatie dat in de Dollart pleistert. In 4B zullen de andere pleisterplaatsen van de kluut in N. W. Europa, Zuid-Europa en Noord-Afrika aan de orde komen en aan de hand van de beschikbare gegevens vergeleken worden met de Dollart.

Een andere vraag die opkomt voordat de eigenlijke vraagstelling aan de orde komt, is in hoeverre deze periode voor de kluten belangrijk is. Bij de broedtijd is dat zonder meer duidelijk, maar bij de trektijd zal ik daar toch even bij stil staan. Allereerst ligt het voor de hand dat de jongen hier hun volwassen verenkleed krijgen, hun eerste sociale ervaringen hier op doen buiten die van hun familie en hun foerageergedrag, vliegen, zwemmen e. d. zich verder ontwikkelt en aan het einde van deze periode vrijwel met dat van volwassen kluten overeen zal komen. De adulte kluten maken in deze periode hun ruitijd door. Voor zover de broedtijd het nodig maakte om hun reserves aan te spreken, moeten deze weer aangevuld worden. Voor zowel jongen als ouden geldt dat ze voldoende sterk moeten zijn aan het einde van het verblijf in de Dollart om de trektocht naar hun winterplaatsen in Frankrijk, Portugal en Marokko (IWRB 1969) te kunnen volbrengen. Bij ge' rek aan gegevens moeten deze vragen voorlopig onbesproken blijven.

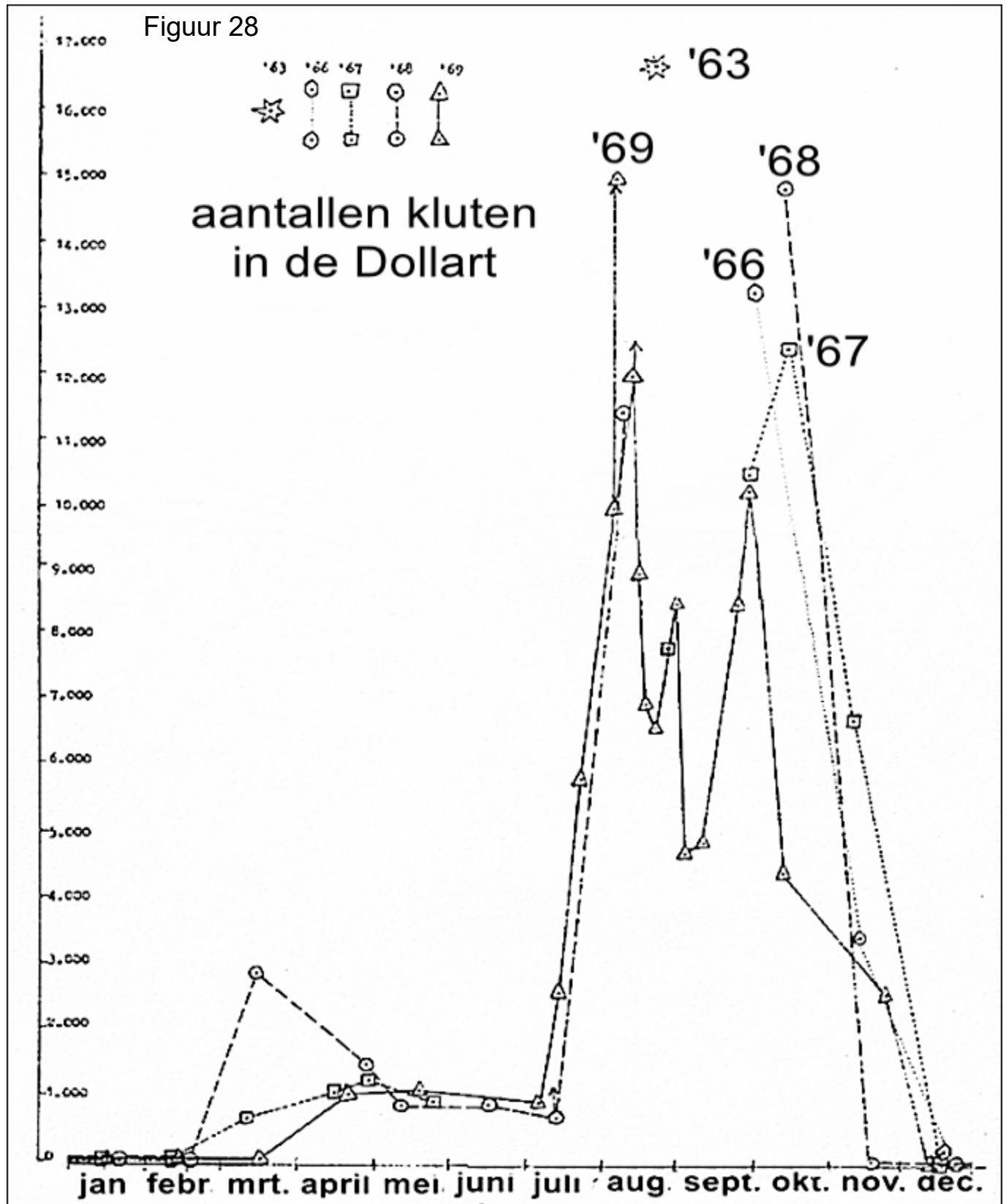
Een aantal factoren van de habitat van de kluut in de broedtijd vallen voor de trektijd weg. Dit houdt in dat de kluten in hun gebruik van het biotoop zich meer kunnen richten op die factoren die wel van belang zijn. Een belangrijke factor die in de broedtijd de habitat bepaalt is de gebondenheid aan vegetatie die geschikt is voor het bouwen van het nest en later het bieden van voedsel en dekking voor de jongen. Deze factor vervalt in de trektijd volledig. De kluten kunnen hierdoor in de trektijd in hun foerageermethoden, hun 63 foerageergebieden en de rest van hun bezigheden het biotoop veel beter gebruiken dan in de broedtijd. Eenvoudig gezegd: in het broedseizoen moeten zij in het biotoop voor de eieren zorgen en jongen behoeden, zelf eten en slapen. In de trektijd hebben ze geen zorgen over eieren en jongen, maar kunnen ze zich volledig richten op het biotoop om te eten en te slapen. Deze twee bezigheden, eten en slapen, vinden in twee verschillende delen van de habitat plaats, n.l. de hoogwatervluchtplaats (hvp) en het foerageergebied. Deze kunnen niet op dezelfde plaats liggen, omdat het foerageergebied, onder invloed van eb en vloed, aan fundamentele ritmische veranderingen onderhevig is. Aangezien slapen over het algemeen minder specifieke eisen aan het biotoop stelt dan foerageren, zullen we onze aandacht eerst vooral op het foerageren concentreren. Dit wordt gedaan in de hoofdstukken 40', 40-, 40en 404. Hierbij komt de belangrijkste biotoopeigenschap, die het foerageergebied bepaalt, aan de orde.

Zwarts (1966) geeft in Schierboek 3 (uitgave van de Vogelwerkgroep van de Ned. Jeugdbond voor Natuurstudie) op blz 39 44 een overzicht van de factoren die de keus van hvp en foerageergebied bepalen. Om een overzicht te krijgen van deze factoren, zullen we zowel naar het individuele gedrag, als naar het gedrag in de groep kijken. Aangezien ik het overzicht van Zwarts op de kluut in de Dollart in de trektijd van toepassing acht ver -wijs ik naar dit hoofdstuk als een theoretische achtergrond van dit deel van mijn verslag. In de hoofdstukken 4D', 4D-, 4D3 en 4D4 zullen deze factoren behandeld worden. Als aanhangsel (5) volgen een aantal opmerkingen over de gevolgen in de broed en trektijd van het uitvoeren van het Dollartplan. 64

4B Aantallen

4B¹ aantallen in de Dollart

Door diverse auteurs zijn er tellingen van aantallen kluten in de Dollart gepubliceerd: Rooth (1966), Zwarts (1967), Dantuma en Glas (1968) en Tjallingii (1969). Daarnaast zijn een aantal tellingen verricht die tot op heden niet gepubliceerd werden. Dit zijn de tellingen die verricht werden door de groep Dantuma, Glas, Hulscher en de Wilde e.a. en die welke door mij zelf verricht werden. (zie figuur 28)



Alle tellingen werden verricht tijdens hoogwater, waarbij de hvp's benaderd werden en de aantallen kluten met kijkers geschat werden. Voor deze gegevens moeten we, zoals de ervaring leert, rekening houden met een schattingfout van 10 tot 20 %. In figuur 27 zijn de voorverzamelplaatsen (vvp's), a, b, c, d, e, f, en g en de hvp's 1, 2, 3, en 4 aangegeven. Deze kaart geldt niet voor elke vloedhoogte, maar alleen voor een middelmatig hoge springvloed met zwakke westenwind. De pijlen geven de richting aan waarin de kluten bij opkomend water vliegen of lopen. Soms werden tellingen voorafgegaan door exacte tellingen van deze hoogwatertrek, die latere waarnemingen konden steunen. Hier wordt in 4D' aandacht aan besteed. Bij de meeste tellingen zijn alleen de hvp's 1 t/m 3 geteld. Bij een lage vloed fungeren de vvp's c, d, f en g als hvp en werden deze geteld. In figuur 28 zijn alle tellingen opgenomen die ooit in de Dollart gedaan werden tot en met 1969. De Duitse Dollart (hvp 4) is slechts enkele malen geteld en is daarom in het overzicht van tabel 14 apart aangegeven. De gegevens waarop de grafiek van figuur 28 gebaseerd zijn staan in tabel 14. Figuur 28 laat zien dat er december, januari en februari geen kluten in de Dollart aanwezig zijn. Volgens Spitz (IWRB 1969) zijn ze dan in hun wintergebieden in Frankrijk, Portugal en Marokko. In maart komen de eerste kluten weer terug. Het hoogste aantal dat bekend is uit deze periode is geteld in 1968 n.l. 2.820 ex. Daarna blijven de aantallen op een niveau van ongeveer 1000 ex. Dit zijn broedvogels. De kleine piek in maart heeft waarschijnlijk betrekking op doortrekkers die noordelijker broeden. Half juli neemt het aantal kluten sterk toe tot er half augustus gemiddeld ong. 14.000 kluten zitten. Het is duidelijk dat deze afkomstig zijn van buiten de Dollart. Bij steltlopers in het algemeen en ook bij kluten is het vastgesteld dat de echte trek in de nazomer en de herfst, altijd (mij zijn geen uitzonderingen bekend) in ZW of ZZW richting gaat. Eén waarneming heb ik zelf aan groep vogels van de echte trek gedaan. Dit was op 6 augustus. Nadat de groep vogels van de hvp enkele keren door de jacht was opgevlagen, steeg een groepje van 29 kluten zeer luid roepend omhoog totdat ze op zeer grote hoogte precies richting ZW vlogen. Omdat het in augustus echter om ruitrek gaat blijft het mogelijk dat ook kluten die in het westelijke deel van de Waddenzee broeden, naar de Dollart vliegen. Hier zijn echter geen waarnemingen van bekend en daarom denk ik dat dit niet het geval is. Naar aanleiding hiervan neem ik voorlopig aan dat de kluten die in de Dollart in de trektijd verblijven ten noordoosten van de Dollart broedende ex. zijn. Na half augustus nemen de aantallen sterk af tot een niveau van ong. 5000 ex. begin september. In 1969 ging dit met een kleine toename van 2000 ex. in de laatste week van augustus voordat het afnam tot een minimum van 4.650. Vanaf half september nemen de aantallen weer toe tot ong. 12.000 ex. in de eerste helft van oktober. Eind oktober, de hele maand november en begin december nemen de aantallen af. Half december waren in 1966 en 1967 alle kluten uit de Dollart verdwenen. Aan de hand van figuur 28 kunnen we een schatting maken van het aantal kluten dat de Dollart als pleisterplaats gebruikt. Omdat in 1969 het meest regelmatig geteld is, kunnen we over dit jaar de nauwkeurigste schatting maken. Tussen 13-8 en 23-8 verlaten minimaal 5.050 kluten de Nederlandse Dollart. Vermoedelijk gaat het echter om een aantal dat dichterbij de 8.050 ex. ligt dan bij de 5.050, omdat de telling van 13-8 een minimum aantal betrof dat waarschijnlijk ver beneden het werkelijke aantal lag. We nemen echter voorlopig het minimum aantal. Dan komen er 1.850 kluten bij tussen 23-8 en 28-8. Tussen 28-8 en 4-9 verlaten echter weer ong. 3.750 kluten de Ned. Dollart. Tussen 11-9 en 1-10 komen er nog weer 5.650 kluten bij. Na 1-10 verlaten 10.300 kluten de Dollart. De kluten die de Dollart verlaten mogen we bij elkaar tellen omdat we aannemen dat eenmaal vertrokken kluten niet meer terugkomen. Dit lijkt verantwoord vanwege de constantheid van de trekgewoonten. In totaal verlaten tussen 13 en 23-8, tussen 28-8 en 4-9 en na 1-10 19.100 ex. de Ned. Dollart. Dit geldt uitsluitend voor het Nederlandse deel van de Dollart. In het Duitse deel werden op 15-8, 1.590 en op 17-8 3.000 ex. geteld, Dat is dus gemiddeld ong. 2.300 ex. Voor de totale Dollart wordt de schatting van het aantal kluten dat in 1969 gebruik maakte van dit gebied 21.400 kluten.

Aangezien er echter in de eerste piek een aantal onzekerheden zitten, is het beter om ook gegevens van de andere jaren in de berekening te betrekken. De waarnemingen van 23-8-63 toen 16.743 geschat werd, ligt een stuk boven het maximum in 1969. Hierdoor zou de einduitkomst van een schatting van het gemiddelde over een aantal jaren met ong. 1.500 hoger dan dat over 1969. Bij de tweede piek liggen drie punten die hoger liggen dan in 1969 dit zijn de waarnemingen van 2-10-66, 1-10-67 en 5-10-67 en 13-10-68. Deze zouden het gemiddelde 2.000 hoger brengen dan dat van 1969. De waarneming van 26-8-67 past mooi bij de gegevens van 1969. Het uiteindelijke gemiddelde van de schatting van het minimum aantal kluten dat gebruik maakt van de Dollart wordt nu 24.900 is ongeveer 25.000. Of de eerste piek van augustus uit jongen bestaat 66 en de tweede piek van oktober uit adults of andersom, of dat de eerste piek uit Duitse en de tweede piek uit Deense kluten bestaat of andersom, moet een open vraag blijven. Hier zou een onderzoek naar ringgegevens misschien uitkomst kunnen brengen.

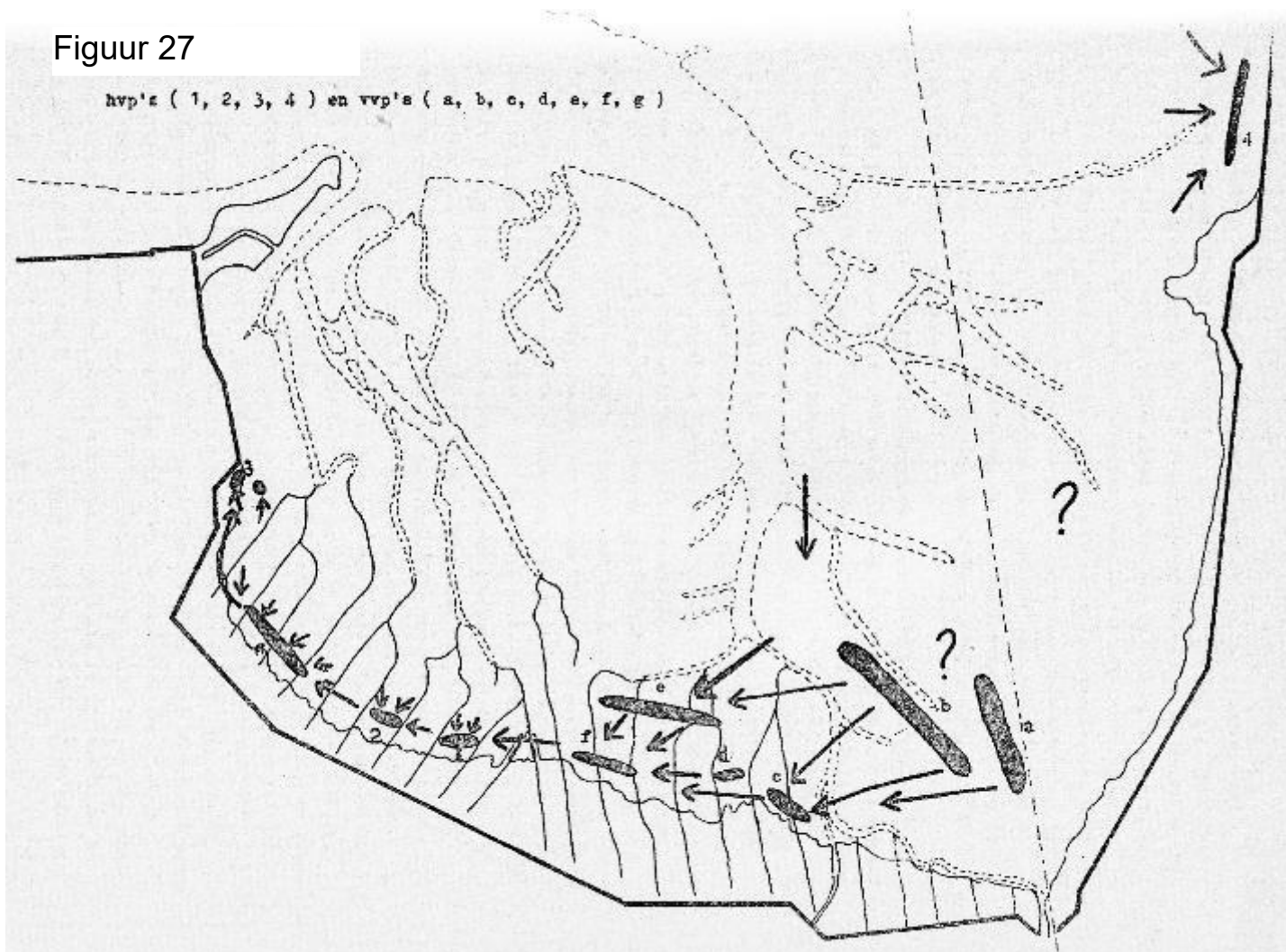
4B² de Noordwest-Europese populatie

De vraag die bij het zien van deze grote aantallen kluten, die van de Dollart gebruik maken, rijst is welk deel dit is van de totale N.W. Europese populatie. Om hierop een antwoord te kunnen geven, heb ik voor het R.I.N. (Tjallingii 1970) de aantallen broedparen in de diverse landen van N.W. Europa verzameld. Hieruit bleek dat in Zweden 650 paar geschat werden voor 1969, in Denemarken 2500, DDR 30, West-Duitsland 2.770, Dollart 600, Waddenzee zonder Dollart 1510, Midden Nederland 415, Deltagebied 1700, Engeland 130 en West-Frankrijk (Vendée kust) 800. Als we veronderstellen dat alleen de kluten die de trekrichting NO-ZW volgen naar de Dollart komen, dan kunnen de in de Dollart pleisterende kluten alleen in de Dollart zelf, in West-Duitsland, Denemarken, DDR en Zweden, broeden. Verder noordelijk of oostelijk broeden naar mijn weten geen kluten. Het totaal aantal broedparen kluten in deze landen was 6.350 in 1969. Dit zijn dus 12.700 volwassen kluten. We laten de niet-broedende ex. buiten beschouwing, omdat hun aantal onbekend is en vermoedelijk slechts klein is. Grosskopf (1964) noemt een aantal van 2,5 jongen per paar per seizoen dat uitkomt en vliegvlug raakt. In Engeland werden door Olney jarenlang twee kolonies zeer nauwkeurig onderzocht. Hij vond (med. Olney en Thomas) een gemiddeld aantal jongen van 1,5 per paar. Het lijkt mij daarom het beste om als gemiddelde 2 jongen per paar aan te houden. Als elk paar 2 jongen per jaar groot brengt, betekent dat, dat er aan het einde van het broedseizoen in de gebieden die ten noordoosten liggen van de Dollart $2 \times 6.350 = 12.700$ grote jongen zijn. Samen met de volwassen dieren komen we dan op 25.000 kluten. Gezien de grote onnauwkeurigheid van deze berekeningen, mogen we stellen dat praktisch alle kluten die ten noordoosten van de Dollart broeden, de Dollart als pleisterplaats gebruiken. Er zijn geen waarnemingen bekend van kluten die uit de Lauwerszee of van de Friese wadkust naar de Dollart vliegen.

De hele N.W. Europese populatie wordt op 10.200 broedparen geschat. Volgens dezelfde berekeningsmethoden als we hierboven toepasten, komt dit op 40.800 jongen en ouden aan het einde van het broedseizoen. In de Dollart pleistert dan 65%.

Figuur 27

hvp's (1, 2, 3, 4) en vvp's (a, b, c, d, e, f, g)



Als de kluten de Dollart verlaten gaan ze naar hun winterkwartieren in Frankrijk, Portugal en Marokko (IWRB 1969). Hier zijn de volgende aantallen geteld in de winter: Frankrijk 4.000, Portugal 10.000 en Marokko 4.000. Hoewel dit samen nog maar 18.000 is in vergelijking met de 25.000 die in de Dollart pleisteren en de rest van de N.W. Europese populatie, kunnen we de kluten toch redelijk volgen in de loop van het jaar. Het lage aantal in de wintergebieden kan veroorzaakt worden, doordat niet alle gebieden bekend zijn, door sterfte vooral van eerstejaars jongen op de trek en door schattingsfouten. Uit deze gegevens blijkt dus duidelijk dat de Dollart voor een 68 groot deel van de N.W. Europese kluten populatie een uiterst belangrijke rol vervult als pleisterplaats in de periode tussen het broedseizoen en de trektocht naar de wintergebieden.

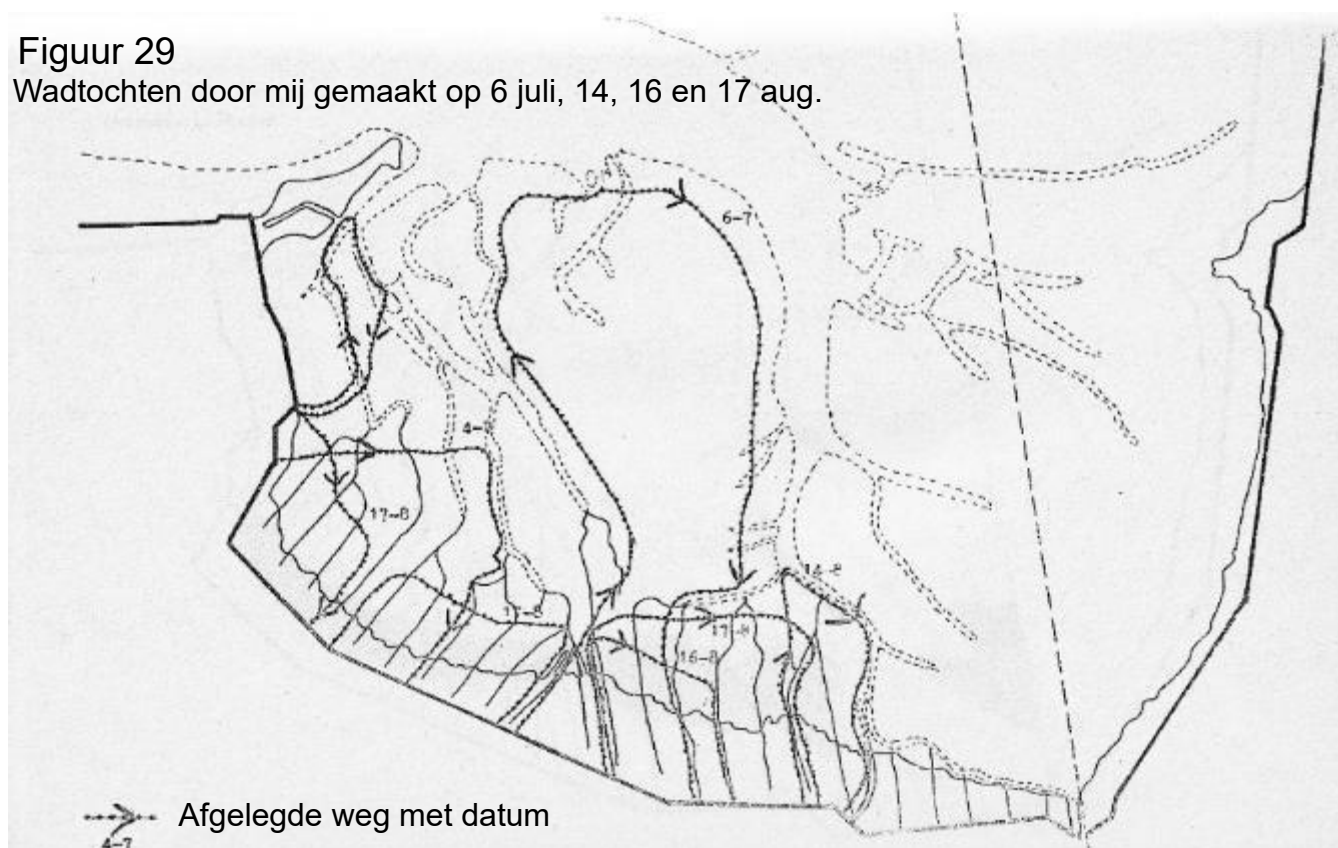
4B³ pleisterplaatsen in Westen Zuid-Europa en Noord-Afrika

Na een literatuur onderzoek en correspondentie met diverse waarnemers zijn mij de volgende pleisterplaatsen bekend. De aantallen achter elk gebied, geven de maximaal op één tijdstip waargenomen kluten aan.

<i>Hallig Öland</i>	<i>D.</i>	400 (<i>med. Schnakenwinkel 1970</i>)
<i>Hanke Haien Koog</i>	<i>D</i>	20 (<i>mcd. Brehm 1970</i>)
<i>Nordstrand</i>	<i>D</i>	1000 (<i>med. Kohlemann 1970</i>)
<i>Jadebusen</i>	<i>D</i>	4000 (<i>Bub 1967</i>)
<i>Hanener Hooge</i>	<i>D</i>	200
<i>Norderney</i>	<i>D</i>	400 (<i>med. Temme 1970</i>)
<i>Deybucht</i>	<i>D</i>	9000 (<i>med. Gerdes 1970</i>)
<i>Dollart</i>	<i>D+NL</i>	3000 (<i>Zwarts 1967</i>)
<i>Dollart</i>	<i>NL</i>	17000 (<i>Rooth 1966</i>)
<i>Lauwerszee</i>	<i>NL</i>	2200 (<i>Rooth 1966</i>)
<i>Friese kust</i>	<i>NL</i>	3500 (<i>Zeegers 1968</i>)
<i>Vlieland</i>	<i>NL</i>	1000 (<i>Zwarts 1970</i>)
<i>Texel</i>	<i>NL</i>	2000 (<i>Zwarts 1970</i>)
<i>Zuid-Flevoland</i>	<i>NL</i>	1100 (<i>Roselaar 1958</i>)
<i>Haringvliet</i>	<i>NL</i>	8000 (<i>Wolff 1967</i>)
<i>Rhône kust</i>	<i>F</i>	4000 (<i>IWRB 1967</i>)
<i>Taag</i>	<i>Portugal</i>	10000 (<i>IWRB 1967</i>)
<i>Sebkha Bou Areg?</i>	<i>Marokko</i>	4000 (<i>IWRB 1967</i>)

Figuur 29

Wadtochten door mij gemaakt op 6 juli, 14, 16 en 17 aug.



Van de laatste drie gebieden zijn dit aantallen in de winter, voor de overigen in augustus tot oktober. Uit bovenstaande lijst blijkt duidelijk dat de Dollart verreweg het belangrijkste pleistergebied is voor de kluten in heel Westen Zuid-Europa en Noord-Afrika. Waarschijnlijk is er zelfs geen enkel ander gebied in de wereld waar dermate grote aantallen kluten bijeenkomen. Voous (1960) noemt het Oost-Afrikaanse Riftdal, maar gezien het feit dat het grootste deel van de kluten in de winter weer terug gevonden kan worden, lijkt het mij onwaarschijnlijk dat het hier N. W. Europese kluten betreft. Aantallen worden hier niet genoemd.

Een ander aspect dat ons hier opvalt is dat de pleisterplaatsen over het algemeen estuaria zijn met een hoog slikgehalte. Dit komt omdat deze gebieden meestal op een aantal kilometers van de zee afliggen, waardoor het grove materiaal (zand) al bezonken is en de fijnere deeltjes zich nog in het water bevinden. Door een mengeling van zoet en zout water, en ook door een organische verontreiniging van het zoete water, slaat het slib neer. Bezien we de bodemkaart van de Gloppe (1967) dan valt het op dat Dollart, Lauwerszee (ex) en Friese kust een veel hoger slibgehalte hebben dan de rest van de Waddenzee. De Waddeneilanden met hun over het algemeen zandige wad, komen op een ondergeschikte plaats vergeleken bij de aan het wad grenzende verder van de Noordzee liggende terreinen als Jadebusen, Leybucht, Dollart, Lauwerszee, Friese kust en Haringvliet. Deze laatste gebieden hebben allen een hoog slibgehalte en zijn enigszins brak.

4C Foerageren

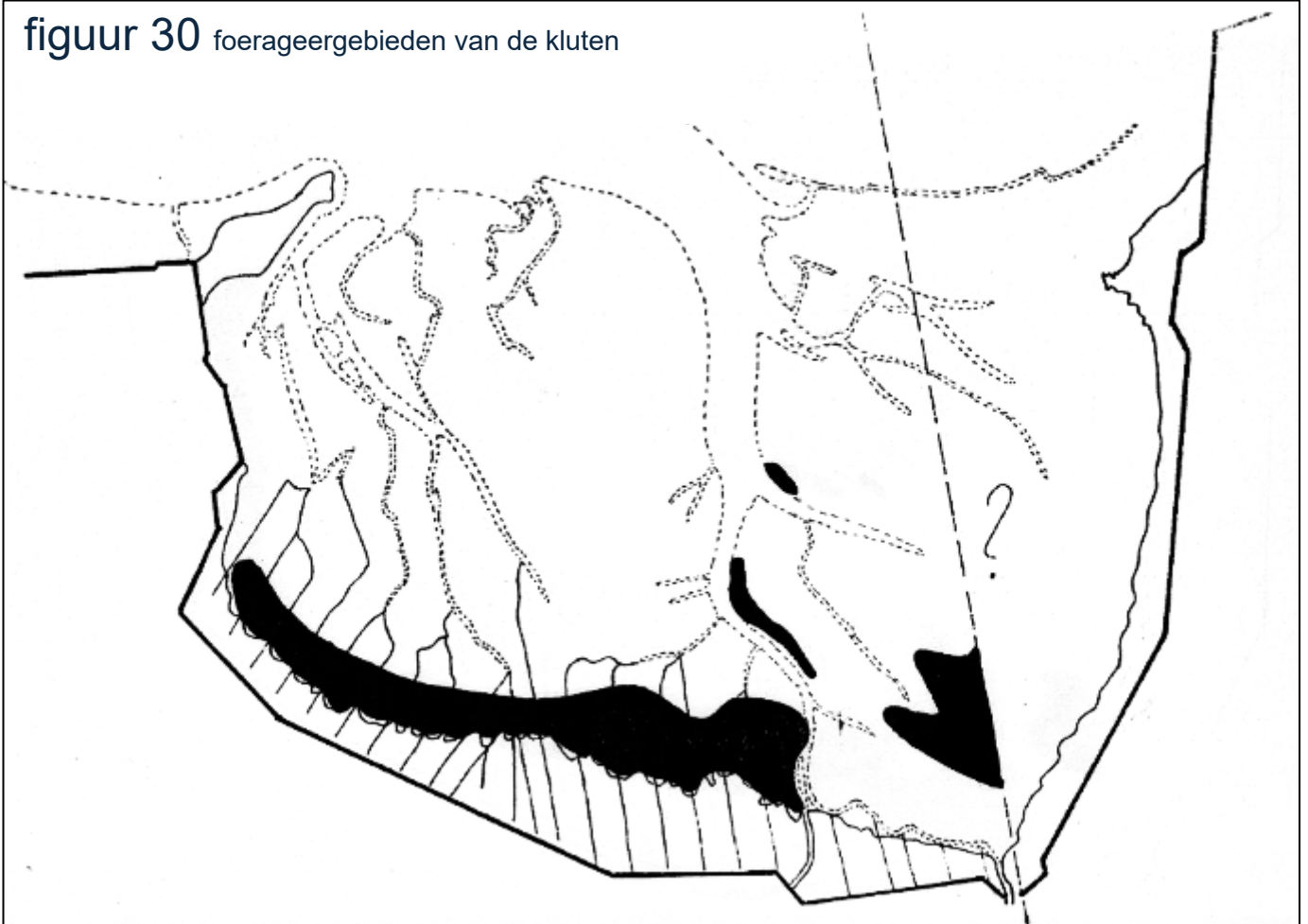
4C¹ foerageergebieden en de samenstelling van de bodem

De vraagstelling kunnen we ook als volgt stellen: Welke zijn de biotoop eigenschappen, die zoveel kluten ertoe brengen in de Dollart hun habitat te kiezen in de trektijd?

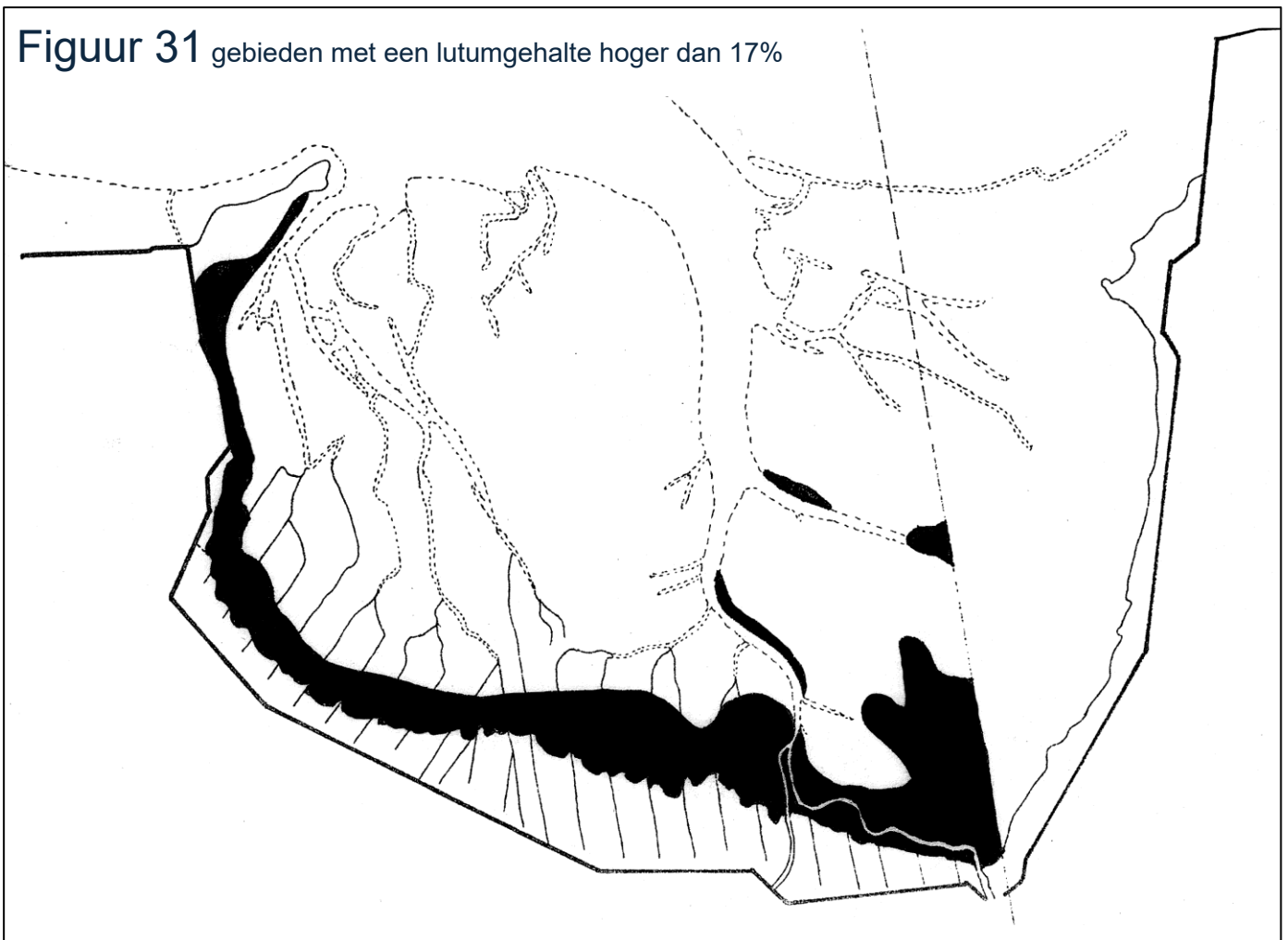
Een eerste poging om een antwoord te vinden op deze vraag was de kluten met laag water proberen terug te vinden op het wad. Omdat het voor de hand ligt dat het foerageren van groot belang is in deze periode, moeten allereerst de plaatsen opgezocht worden waar ze het grootste deel van de tijd foerageren. Om hiervan een goed beeld te krijgen heb ik een aantal wadtochten gemaakt, tijdens laagwater over het deel van het Dollartwad, dat vanuit de westkant van de Nieuwe Buitengeul van Reiderland te bereiken is. Bovendien werd vanaf de kwelderrand en de dijken regelmatig met laagwater en opkomend water met behulp van een telekijker nagegaan waar de kluten foerageerden of uit welke richting ze kwamen na het foerageren. Op figuur 29 is aangegeven welke tochten er gemaakt werden. Op drie dagen werden de belangrijkste gegevens verzameld, n.l. op 6-7, 14-8 en 17-8. Op 6-7 werden slechts enkele plaatsen ingetekend. Vooral de twee foerageergebieden die geïsoleerd van de rest liggen, ten noordoosten of ten oosten van het Schanskerdiep, vielen hierbij op. Op 14-8 werd eerst de laagwatertrek geteld en daarna de aantallen foeragerende ex. Hierbij werd van de 1142 kluten die met afgaand water over de 17e slenk naar het oosten trokken slechts 610 op de foerageerplaatsen teruggevonden. Verondersteld moet worden dat de 530 'vermiste' kluten ten noorden en ten oosten van de getelde gebieden foerageerden. Deze zouden vanuit de route die gelopen is op 14-8 niet te zien zijn. Op 17-8 werden de foerageergebieden ten westen van de 17e slenk ingetekend en geteld. Tussen de 1e en de 17e slenk werden toen 2.795 kluten geteld die als volgt over de verschillende vakken verdeeld waren: Punt van Reide tot 1e slenk niets, 1e 2e slenk 47 ex., 2e 3e slenk 48 ex., 3e 4e slenk 355 ex., 4e 7e slenk 250 ex., 7e 9e slenk 20 ex., 9e 12e slenk 175 ex., 12e 13e slenk 184 ex., 13e 14e slenk 510 ex., 14e 15e slenk 600 ex., 15e 16e slenk 390 ex., 16e 17e slenk 215 ex. Deze tellingen werden verricht door de deelnemers van het kampje van de Vogelwerkgroep van de NJN, dat in augustus 1969 bij de Dollart werd gehouden (Tjallingii 1969). Bij de hoogwatertrek die vanaf de 17e slenk waargenomen werd bleken er 4200 kluten ten oosten van de 17e slenk te foerageren. Tijdens hoogwater werden er ong. 7000 ex. geteld op de hvp. Het is dus duidelijk dat we op 17-8 een precies beeld hadden waar de kluten foerageerden. Op andere dagen werd uit de hoog en laagwatertrek en uit tellingen tijdens laagwater het beeld van deze drie dagen bevestigd. De foerageergebieden liggen dus hoofdzakelijk in het zuidelijke en oostelijke deel van de Dollart (zie figuur 30). De totale oppervlakte van deze foerageergebieden is ong. 500 ha. Dit betreft alleen het Nederlandse deel. Van het Duitse deel zijn mij geen gegevens bekend.

Voor de vergelijking met de bodemgegevens, beschik ik over een bodemkaart die welwillend door de Rijksdienst voor IJsselmeerpolders verstrekt werd. Deze werd samengesteld door A.J. Wiggers in 1953. Recentere bodemgegevens zijn niet beschikbaar. Maar de ervaring in het veld leert, dat deze kaart zo weinig gedetailleerd is dat ik geen punten van wijziging op het oog heb kunnen vaststellen, maar daarentegen juist bevestiging, dat er geen zichtbare wijziging in de zonering is opgetreden. De delen met een lutumgehalte van meer dan 17% zijn in figuur 31 aangegeven.

figuur 30 foerageergebieden van de kluten



Figuur 31 gebieden met een lutumgehalte hoger dan 17%



Bij de vergelijking van de kaart van de foerageergebieden met die van de bodemsamenstelling valt op dat er

een uitermate grote overeenkomst is tussen de plaatsen waar de kluut foerageert en die delen van de Dollart waarvan de bovenste laag van 25 à 30 om een lutumgehalte heeft dat hoger is dan 17. Daarom heb ik in figuur 31 alleen de wadgedeelten aangegeven waarvan het lutumgehalte hoger is dan 17. Het lutumgehalte is het gewichtspercentage deeltjes dat kleiner is dan 2 micron. Bij de vergelijking van figuur 30 en 31 valt ons op dat het hoge slikgehalte een sterke correlatie vertoont met de foerageergebieden.

Helemaal in overeenstemming hiermee was het beeld dat ik in de Jadebusen op 18-8 aantrof. Met laagwater telde ik op ong. 200 m uit de kust 646 kluten die voor een groot deel aan het foerageren waren. Deze bevonden zich ten oosten van Verilerhaven bij het gemaal dat hier enkele km's ten Oosten van ligt. Dus geheel in de zuidwest hoek van de Jadebusen. Toen ik na enkele uren tijdens hoogwater terug kwam telde ik totaal 679 kluten op de hyp's. Omdat ik vrij veel rondgereden heb ben ik er zeker van dat ik zowel tijdens hoogwater als tijdens laagwater vrijwel geen kluten gemist heb. Het is dus duidelijk dat ik praktisch alle kluten (verschil 33 ex) met laagwater op hun foerageergebieden gezien heb. Een vergelijking met een bodemkaart van Linke (1939), leert, dat deze foerageergebieden in het z.g. Shlickwatt liggen. Hoewel het lutumgehalte hier niet van bekend is (alleen het gewichtsprocenten van 0,1 0,05 mm), is het toch duidelijk dat deze waarnemingen in dezelfde richting wijzen als die van de Dollart. Een hoog slikgehalte van de bovenste laag van het wad is sterk gecorreleerd met de wadgedeelten die de kluut als foerageergebied gebruikt in de Dollart en de Jadebusen. Het meest zuidoostelijke deel van de Dollart langs de Buiten A, die het afvalwater van Nieuwe Statenzijl loost is echter een uitzondering op deze correlatie. Het is mogelijk dat door het sterk verminderde zuurstofgehalte van het afvalwater, de Nereïs populatie in het wad direct grenzend aan de Buiten A, geen levensvatbaarheid heeft. Gegevens hierover ontbreken.

4C² foerageren in de trektijd

Om na te gaan in hoeverre de in het vorige hoofdstuk beschreven correlatie ook een oorzakelijk verband heeft en hoe dit verband dan ligt, is een nog gedetailleerdere studie gemaakt van de foerageermethoden en het voedsel in de trektijd. Een deel hiervan werd al beschreven in hoofdstuk 3C³.

Uit figuur 25 blijkt dat maaïen in de broedtijd de meest toegepaste foerageermethode is. In de broedtijd wordt horizontaal pikken ook veel toegepast. In de trektijd zien we bijna uitsluitend maaïen. Slechts twee keer zag ik enkele minuten roeren van veel individuen en een enkele individuele kluut kon wel eens voor enige tijd op een droger stuk wad horizontaal pikken. Ik zal me voor de trektijd tot het maaïen beperken.

Een gevolg van het foerageren op de tast is dat de ruimte die elke individuele kluut nodig heeft om te maaïen, erg klein is. Het is n.l. bekend (zie o.a. Zwart 1966) dat, oogjagers meer ruimte gebruiken om te foerageren dan tastjagers. Met de vele waarnemingen van grote hoeveelheden zeer dicht bij elkaar maaïende kluten en uit het ontbreken van waarnemingen van welke vorm van agressie dan ook tussen maaïende kluten onderling, wordt dit bevestigd. Het maaïen kan dus in tegenstelling met bijv. horizontaal pikken zeer dicht op elkaar uitgevoerd worden en kan daardoor evenals het roeren (zie hfdst. 3C-), misschien ook een sociale functie hebben.

Welke betekenis heeft de manier van Nereïs vangen in verband met de correlatie tussen foerageergebieden en hoog slibgehalte? Het ligt voor de hand dat de zijdelingse beweging van de snavel door de bodem, meer kracht vereist bij een harde bodem dan bij een zachte bodem. Dit is ook te zien aan de manier waarop de kluut maaït. Na enige oefening is het zelfs aan de kluut te zien of het een hardere of zachtere bodem is waarin hij maaït. In een hardere bodem moet hij n.l. meer kracht zetten, dan in een zachtere bodem. Hoe meer kracht de kluut nodig heeft hoe verder hij zijn poten uit elkaar moet zetten. Omdat iedereen die wel eens op het wad gelopen heeft, weet dat zandig wad veel harder is dan slikkig wad, zou hier het oorzakelijke verband van de correlatie tussen slikgehalte en foerageergebieden gezocht moeten worden.

Een tweede mogelijkheid ligt in het functioneren van het maaïen op de tast. De tastlichaampjes in de zijkant van de snavel, geven respons op drukverschillen en veranderingen. Een zachte worm geeft alleen een grotere druk op de snavel dan zijn omgeving door de spanning die er op komt, dankzij de zijdelingse trekkracht van de snavel. Bij een hardere bodem zal de druk van de bodem groter zijn en dus het drukverschil tussen worm in gespannen toestand en bodem kleiner zijn. Hierdoor zou de snavel gevoeliger kunnen zijn in een zachtere bodem. Het is dus mogelijk dat dit ook mede een rol speelt. Voor beide elkaar aanvullende hypothesen is een geringe horizontale weerstand van de bodem essentieel. Bij een harde bodem t.o.v. de worm is de hor. weerstand te groot voor de snavel, zodat hier niet gefoerageerd kan worden.

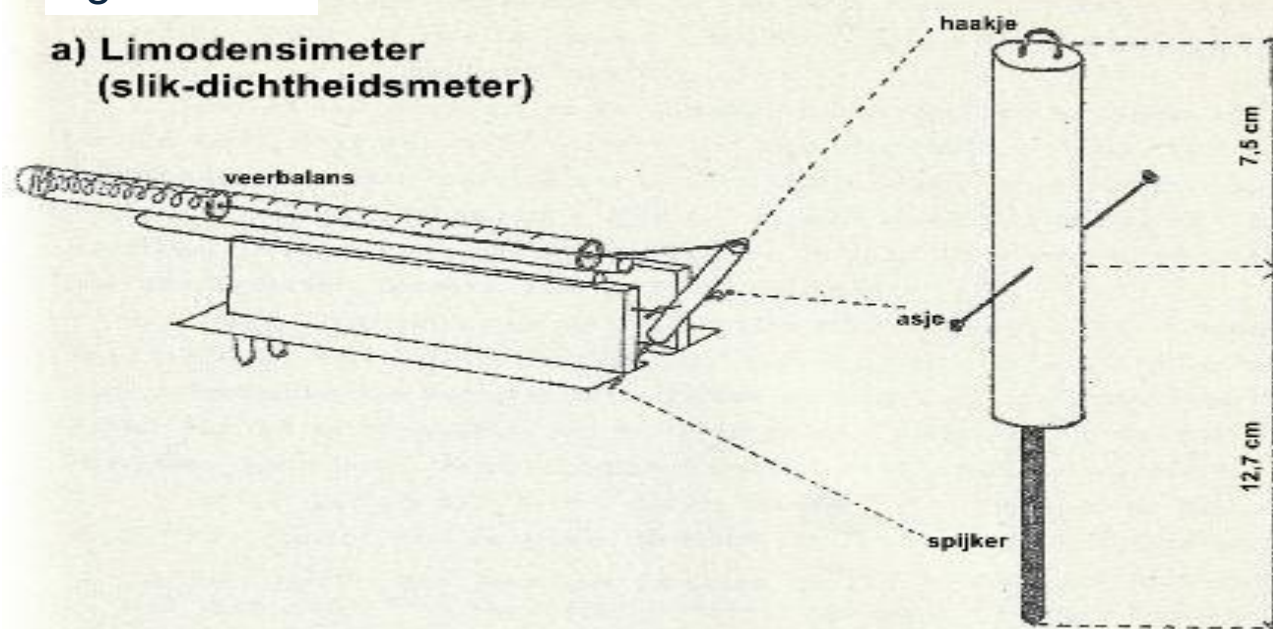
Een vraag die eveneens opkomt bij het beschouwen van het maaïen, is die naar de efficiëntie van het maaïen. Waarom maaïen de kluten in de trektijd vrijwel uitsluitend. Aan de ene kant kunnen we dit vergelijken met de

efficiëntie van andere foerageermethoden zoals horizontaal pikken en roeren, aan de andere kant kunnen we dit vergelijken met de efficiëntie van andere vogels die op dezelfde plaats foerageren. Uit een groot aantal protocollen van maaiende kluten werd een gemiddelde van 7,2 Nereïs per minuut berekend (zie tabel 19). Voor horizontaal pikken was dit succes in de broedtijd 5,5 Nereïs per minuut. In de trektijd zijn er geen protocollen van horizontaal pikken gemaakt. Van roeren heb ik geen protocollen gemaakt. Bij een aantal andere vogelsoorten die door pikken, prikken of boren Nereïs vingen op dezelfde plaats als de maaiprotocollen werden gemaakt, werden de volgende gemiddelden berekend; krombekstrandloper 4,0 Nereïs per minuut, zilverplevier 2,6, kievit 1,1, wulp 1,3, kapmeeuw 1,3. (zie tabel 15). De totale tijdsduur van deze protocollen was: kluut maaien 137,54 min., kluut hp 39,53 min., krombekstrandloper 2,98 min., zilverplevier 25,58 min., kievit 17,17 min., wulp 4,02 min, kapmeeuw 6,31 min. Het blijkt dus dat we aan de hand van de beschikbare gegevens kunnen concluderen dat de kluut door het maaien een hoge opbrengst per minuut bereikt. Het is dus erg de moeite waard voor een kluut om te maaien. Een zwak punt in deze redenering, blijft de grootte van Nereïs die kan n.l. verschillen bij het visueel en op de tast jagen.

4C³ Limodensimeter

Voor het meten van de hardheid van het wad, bestond alleen een z. g. penetrometer, welke beschreven werd door Chapman (1949). Deze is echter ongeschikt voor het meten van de horizontale weerstand van het slik omdat de penetrometer verticaal werkt en niet gevoelig genoeg is voor het Dollartsliek. Ik heb daarom twee apparaten ontworpen die deze eigenschappen wel hadden. Aangezien de metingen van deze twee apparaten parallel liepen, zullen we alleen het apparaat beschrijven welke de horizontale weerstand van de bodem mat en het apparaat dat de verticale weerstand mat onbesproken laten. Aangezien het apparaat in het Nederlands beschreven zou kunnen worden als een 'slikdichtheidsmeter', heb ik in overleg met een gymnasiast het hieronder beschreven apparaat 'Limodensimeter' gedoopt. Een spijker zonder kop van 0,45 cm dikte, is bevestigd aan het uiteinde van een stukje bezemsteel. Dwars op de bezemsteel zijn twee kleine spijkers geslagen welke door twee oogjes draaien. De oogjes zijn bevestigd aan de uiteinde van twee op smalle kant liggende plankjes. Het stukje bezemsteel met de grote spijker kan tussen de twee plankjes door draaien om de kleine spijkers die een asje vormen. De as bevindt zich op 12,7 cm van het einde van de spijker en op 7,5 cm

Figuur 32



van het andere einde. De plankjes zijn bevestigd op enige afstand van elkaar op een grondplaat van triplex (van 40 x 20). Aan het bovineind van het stukje bezemsteel is een haakje bevestigd waaraan de trekdraad van een veerbalans bevestigd kan worden. Deze veerbalans rust op twee bezemstelen die aan de bovenkant van de plankjes zijn bevestigd. De veerbalans kan hierover horizontaal bewegen. Aan de andere kant van de grondplaat zijn twee uitstekende stokjes bevestigd. De grondplaat wordt op het slikgeplaatst en de stokjes in het slik gedrukt, zodat horizontaal glijden voorkomen wordt. De spijker wordt geheel naar het apparaat toe in de aanvangstoestand geplaatst. De veerbalans wordt nu van de spijker af getrokken, zodat er een kracht op de spijker rust die deze van het apparaat af door het slik doet bewegen. De grootte van deze kracht is op de

voerbals af te lezen. De minimale kracht die nodig is om de spijker door het slik te trekken, noemen we de horizontale weerstand van de bodem, deze wordt afgelezen als de spijker verticaal staat, omdat dan deze kracht het grootste is. De spijker steekt in de verticale stand 4,1 cm onder de grondplaat uit. De horizontale weerstand wordt uitgedrukt in gf (gramforce). Zie figuur 32.

De Limodensimeter is niet een volkomen natuurgetrouwe weergave van de baan die een klutensnabel door het slik beschrijft bij het maaien. Maar als de sliksubstantie van de bovenste laag ongeveer homogeen is, zijn de weerstanden, van snabel en spijker evenredig aan elkaar.

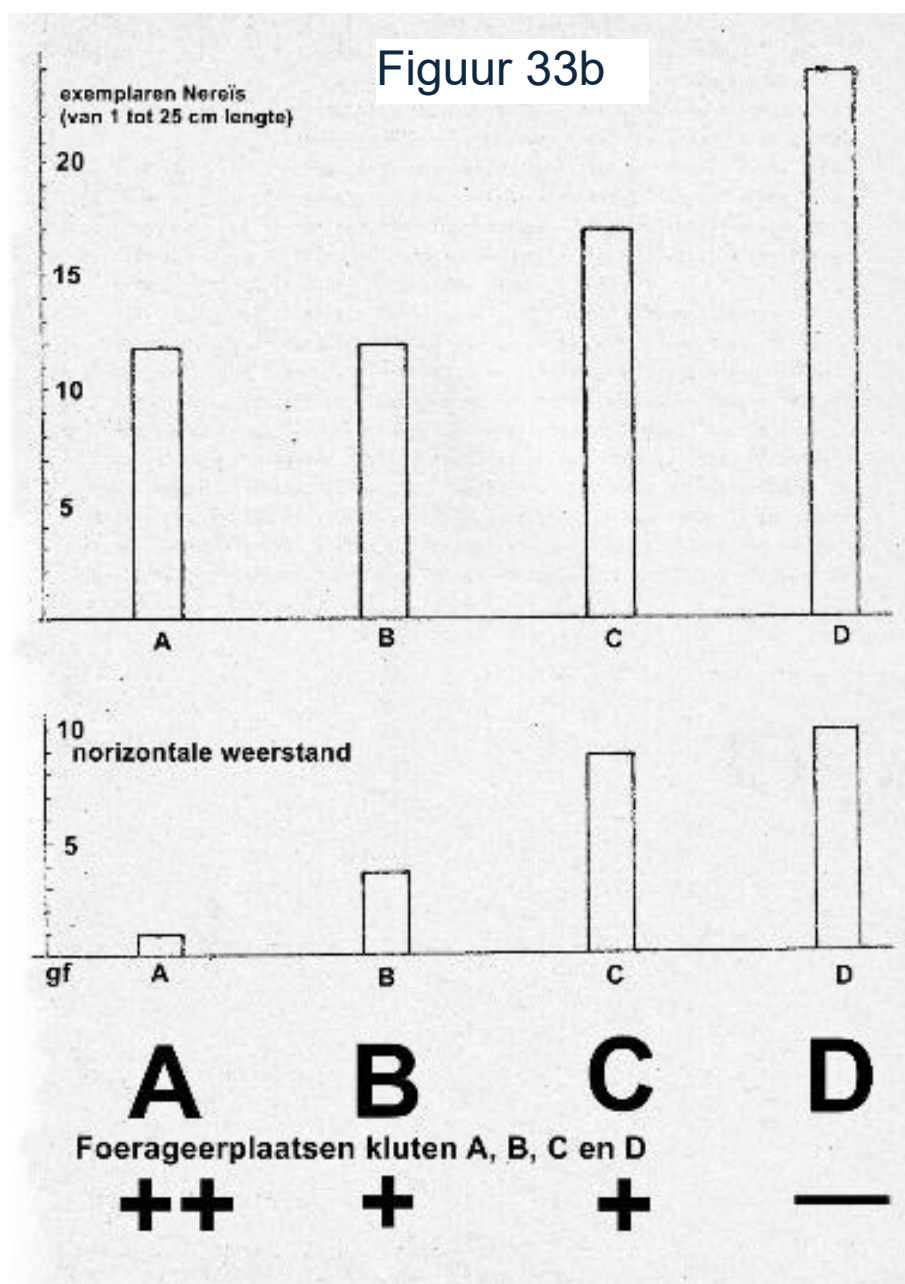
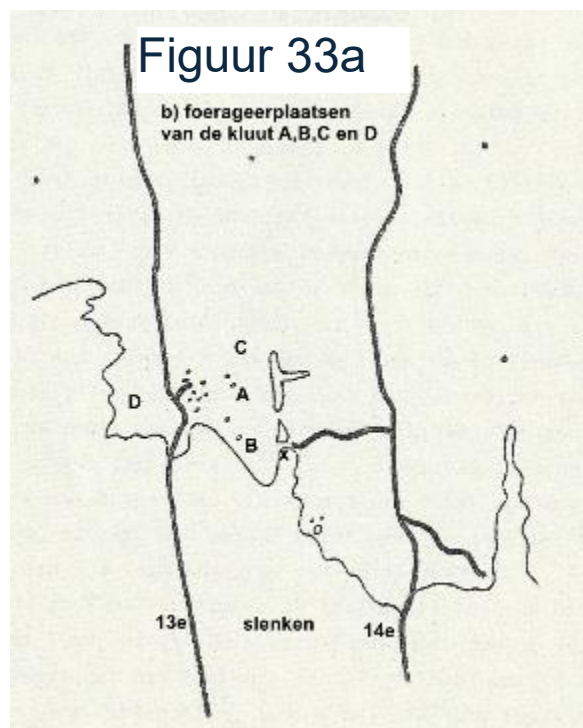
4C⁴ Bewijs verband foerageren en horizontale bodemweerstand

Om het bewijs te leveren dat de horizontale weerstand van de bodem een essentiële factor is voor de kluit bij het bepalen van zijn foerageergebied, zijn de volgende waarnemingen verricht.

Vanuit een schuilhut op een platform aan de kwelderrand tussen de 13e en 14e slenk, werd een aantal dagen nauwkeurig bijgehouden op welke stukken van het wad in de directe omgeving van de hut, altijd kluten foerageerden (A), waar ze af en toe foerageerden (B en C) en waar ze nooit foerageerde (D). Op figuur 32 zijn deze plaatsen aangegeven. Op A, B, C en D werd de horizontale weerstand gemeten. De resultaten zijn te zien in tabel 16.

Omdat de reductielaag een belangrijke rol kan spelen bij de horizontale weerstand werd telkens genoteerd hoe diep deze zich bevond. Bij een ondiep reductielaag kan men over het algemeen een hoge hor. weerstand verwachten. Verder kan ook de hoeveelheid water die boven op het slik staat, de horizontale weerstand beïnvloeden. Water vermindert meestal de horizontale weerstand.

Op de plaatsen A, B, C en D werden ook monsters genomen om de bodemfauna te bepalen. Hiertoe werd eerst één steekbus tot een diepte van 12,5 cm gestoken, en daarna op dezelfde plek tot 25 cm diep. De monsters werden op een zeer fijne zeef uitgezeefd. Soms bleek echter dat bij het zeven veel door de zeef gegaan was (bijv. *Heteromastus filiformis*, kleine *Nereis* etc.), omdat deze wel op een doek bleven liggen. De grootte van elk



monster was 12,5 x 12,5 x 12,5 cm³. Deze gegevens zijn eveneens te vinden in tabel 16.

We vergelijken de aantallen Nereïs met de horizontale weerstand. Het totaal aantal beschikbare Nereïs wordt daarbij als maat gebruikt voor de dichtheid van de door de kluut vangbare hoeveelheid Nereïs. Vanwege de verticale migratie ligt het voor de hand dat de hoeveelheid bereikbare Nereïs afhankelijk is van de totale hoeveelheid Nereïs. Ik neem aan dat bij de beloning van een maaierende kluut die verband houdt met de keus van de foerageerplaats, het niet alleen om aantallen Nereïs gaat maar dat ook het volume van Nereïs een rol speelt. Bij het nemen van één monster is de steekproef voor de zeer grote Nereïs erg klein en daarom erg variabel. Als er toevallig in deze steekproef een grote Nereïs zit dan zal het volume hierdoor sterk beïnvloed worden, maar het aantal Nereïs veel minder. Het aantal Nereïs van de steekproef is daarom meer representatief dan het volume Nereïs van de steekproef.

Uit de grafiek van figuur 33 blijkt dat in A de hor. weerstand erg klein is en in D erg groot. De kluten foerageren dus op de plaats waar de horizontale weerstand het kleinste is. Als de horizontale weerstand groot is foerageren er geen kluten. De plaatsen met een hor. weerstand die tussen deze uitersten in ligt, worden af en toe door de kluten bezocht. Merkwaardigerwijs ligt de Nereïsdichtheid precies ongunstig voor de kluten. In D waar de kluten nooit foerageren is de Nereïs dichtheid het grootste in A waar ze altijd foerageren het laagste. In B en C waar ze af en toe foerageren ligt de Nereïsdichtheid tussen deze uiterste waarden in. Gezien de onbekendheid van de mate van heterogeniteit van de verspreiding van Nereïs op diverse monsterplaatsen en de te kleine steekproeven is deze conclusie echter niet geheel zeker. De conclusie die wel uit deze gegevens getrokken mag worden is de volgende: De korrelatie tussen geringe horizontale weerstand van het bovenste laagje van de bodem en het voorkomen van maaierende kluten op bepaalde wadgedeelten is sterker, dan de korrelatie tussen de Nereïs dichtheid en het voorkomen van maaierende kluten, op deze plaats in de trektijd. Als algemene conclusie van 4C¹, 4C², 4C³ en 4C⁴ kunnen we stellen: De belangrijkste biotooeigenschap die zoveel kluten ertoe brengt in de Dollart hun habitat te kiezen in de trektijd is hoogstwaarschijnlijk de geringe horizontale weerstand van de slikplaten in het zuiden en oosten van de Dollart. Deze horizontale weerstand maakt het n.l. mogelijk dat de kluut kan maaien. Deze methode van foerageren wordt waarschijnlijk vanwege zijn grote efficiëntie en vanwege de geringe hoeveelheid ruimte die elke maaierende kluut nodig heeft, in de trektijd vrijwel uitsluitend toegepast. De aanwezigheid zal eveneens een belangrijke rol spelen. De horizontale weerstand van de bodem is gering als het slikgehalte hoog is en de watervoorziening door de vloed groot is.

4D Andere factoren

Naast het foerageren waarmee bepaalde factoren, die het biotoop van de kluut in de trektijd bepalen, samenhangen, is er ook ander gedrag waarmee zulke factoren samenhangen. Dit vraagt om twee benaderingen n.l. een meer ecologische en een meer ethologische. Aan de ene kant is er de vraag welke eigenschappen van het milieu bepalen of beïnvloeden het gedrag van de kluten. Aan de andere kant is er de vraag welk gedrag de kluut heeft, waardoor hij op dit milieu samen met vele soortgenoten adequaat kan reageren. Hoewel beide vragen op eenzelfde werkelijkheid uit dienen te komen, is het al lange tijd zo geweest dat bij de eerste benadering het milieu met name het voedsel een onevenredig grote aandacht kreeg. Ik wil proberen het probleem meer vanuit een ethologisch gezichtspunt vanuit het individu te benaderen, hierdoor krijgt sociaalgedrag en beloningsgedrag meer de nadruk. Zwarts houdt veel rekening met sociale factoren,² die het individuele gedrag bepalen. Ik zal in hoofdstuk 4D² ook aandacht aan de invloed van beloningen op het gedrag. Zwarts noemt vier factoren die de plaats van het foerageergebied bepalen, te weten: plaats van de hvp, het aantal vogels, de wadfauna en haar bereikbaarheid en de manier waarop de waterlijn zich verplaatst. De wadfauna en haar bereikbaarheid is al aan de orde geweest de andere factoren komen in de volgende hoofdstukken aan de orde.

4D¹ invloed van de plaats van de hvp en het aantal vogels op de keuze van het foerageergebied

In figuur 27 zijn de plaatsen van de hvp's aangegeven. Met een lage vloed worden de vvp's c, d, f en g als hvp gebruikt. Is de vloed extreem hoog dan vliegen de kluten naar de kwelder die dan onder water staat. Bij een harde wind zwemmen de kluten pal achter de zone van zeeaster, welke zich op de kwelderrand bevindt. Komt het water meer dan 2 meter op de kwelder, zodat ook de zeeaster onder staat, dan vluchten de kluten voor de hoge golfslag naar het bouwland even ten westen van kamp.

In hoeverre beïnvloeden deze hvp's en de aantallen kluten nu de keuze van de foerageergebieden. Deze vraag loopt uiteindelijk uit in de wijze van verspreiden over de gebieden die foeragemogelijkheden voor de kluten hebben. Als we veronderstellen zoals ook Zwarts doet, dat elk individu zo weinig mogelijk vliegt dan zouden

met toenemende aantallen relatief meer individuen in het oosten moeten gaan foerageren, omdat zij het verste moeten vliegen naar de hvp's 1, 2, en 3 die normaal in gebruik zijn. We gaan er dan vanuit dat foeragerende kluten een bepaalde dichtheid niet overschrijden. Dit principe staat in fig.24.

Om dit na te gaan zijn een groot aantal waarnemingen verricht om het aantal in het oosten en westen foeragerende kluten te bepalen. Bij opkomend water is vanaf de monding van de 17e slenk de hoogwatertrek van de kluten die op de Oost-Friese plaat en Maanplaat en verder oostelijk foerageren, vrij nauwkeurig waar te nemen. Vaak vliegen daarbij enkele duizenden kluten in de tijd van drie uren in groepjes variërend van enkele tientallen tot vele honderden vlak langs de kwelderrand. Dit komt omdat c een zeer grote vvp is en e slechts een vrij kleine.

Op een dag dat de hoogwatertrek bij de 17e slenk werd waargenomen, was ik al vier uur voor hoogwater op mijn telpost aan de 17e slenk. Meestal bleef ik totdat alle kluten gepasseerd waren en ging dan snel naar de hvp's om een totaal schatting te maken. Soms werd ook op een afzonderlijke dag die totaal schatting gemaakt. De gegevens die op deze manier verkregen werden zijn in tabel 17 samengebracht.

Vanwege de uitgestrektheid van het terrein en de invloed van de vloedhoogte en het weer is de betrouwbaarheid van de totaal aantallen slechts betrekkelijk. De aantallen van de kluten die in het oostelijke deel van de Dollart foerageerden zijn veel betrouwbaarder en nauwkeuriger. Hier doet zich echter de niet geverifieerde mogelijkheid voor dat onder verschillende omstandigheden een ongelijk deel naar hvp 4 kaart 14 onder Pogum in Duitsland vliegt. In het algemeen gedragen wadvogels zich echter volgens vaste patronen, door gewoontevorming (zie o.a. Wadvogels en Bodemfauna en Schierboeken). Ook bij de kluten in de Dollart is deze regelmaat geconstateerd, zodat we mogen aannemen dat de aantallen van de in het oostelijke deel foeragerende kluten vrij nauwkeurig zijn. Bij de totaal tellingen moeten we met een grotere schattingsfout rekening houden, omdat hier grote troepen ineens geschat werden en bij de 17e slenk kleine groepjes die geteld konden worden.

Tien maal is het gelukt te berekenen welk percentage van het totaal in de oostelijke Dollart foerageerde. Op 6-8 kon echter alleen een zeer ruwe schatting van een totaal van 10.000 15.000 voor de hele Dollart gemaakt worden, omdat de omstandigheden erg moeilijk waren. Van de overige negen kunnen we de resultaten gebruiken om het verspreidingspatroon te analyseren.

Uit deze gegevens blijkt dat er, hoewel het totaal aantal kluten sterk varieert (van 2100 tot 10,300) een vrij grote regelmaat zit in het percentage kluten dat in het oosten foerageert. Dit percentage ligt bij acht van de negen tellingen tussen de 47 en 60 % met een gemiddelde van 57 %. Dit houdt in dat meestal de ene helft van de kluten in het oosten en de andere helft in het westen foerageert. De afwijking van het percentage op grond van de aangenomen schattingsfouten (van 5 % bij de 17e slenk en 10 % bij de hvp tellingen) is maximaal 7 % naar beneden en 10 % naar boven. Hieruit kunnen de gevonden verschillen op één na ruimschoots verklaard worden als we aannemen dat het percentage constant zou blijven. Over deze ene uitzondering volgt hieronder een mogelijke verklaring.

Met wat voor een systeem van verspreiding hebben we hier nu te doen? Welke invloed hebben de plaats van de hvp en het aantal vogels op deze verspreiding? In fig. 34 is aangegeven volgens welk systeem ze zich verspreiden. Zoals blijkt bij vergelijking met figuur 24 is dit een fundamenteel ander systeem. De invloed van de afstand tot de hvp is bij de kluten in de Dollart niet aantoonbaar, omdat bij lage aantallen hetzelfde percentage kluten in het oosten foerageert als in het westen en de afstand tot de hvp in het oosten veel groter is dan in het westen. Bij toenemende aantallen neemt de dichtheid dus toe in plaats van de afstand tot de hvp. Het bewijs voor het verspreidingssysteem van figuur 34 is nog niet volledig, omdat we slechts over negen waarnemingen beschikken. Het verspreidingssysteem van Zwarts wordt door zeer veel tellingen aan zeven verschillende vogelsoorten gesteund. Toch is het niet onaannemelijk dat de kluut een exceptionele manier van verspreiding heeft. In hoofdstuk 4D zullen we zien dat de kluten op een zeer uitgesproken wijze gebruik maken van het opkomende water. Het zou wel eens kunnen zijn dat de beloning die het oplevert om een langere afstand achter de waterlijn bij opkomend water te foerageren, opweegt tegen de energie die het kost om bij afgaand water een langere afstand te vliegen. Op deze manier zouden de oostelijke en westelijke foerageergebieden gelijkwaardig worden en het dus het verspreidingssysteem verklaren.

Er zijn echter nog twee bedenkingen tegen deze gegevens. Het eerste is de uitzondering van 4-9, waarop 87 % van de kluten in het oosten zat. Bij nadere beschouwing van het totaal aantal en het aantal in het oosten foeragerende kluten van een week voor 4-9, dan zien we dat toen het totaal aantal twee keer zo hoog was, maar het aantal in het oosten foeragerende ex. ongeveer gelijk was gebleven. Een week later echter op 11 en 12 9, was het totaal aantal in vergelijking met 4-9 gelijk gebleven, maar was het aantal kluten in het oosten foeragerende kluten met de helft afgenomen.

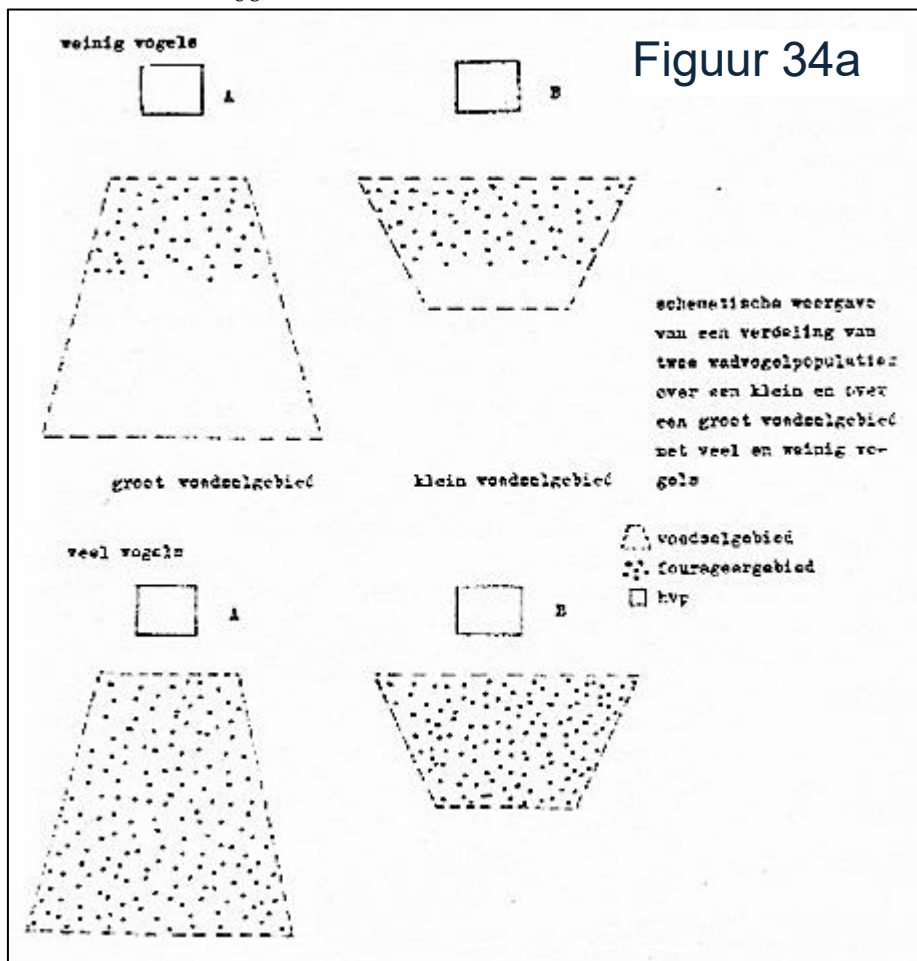
Een voor de hand liggende verklaring voor deze gegevens is de volgende: Tussen 28-8 en 4-9 is het totaal aantal kluten in de Dollart met de helft afgenomen, dit betreft ong. 4000 kluten. Deze 4000 kluten hebben hoogst waarschijnlijk in het westelijke deel van de Dollart gefoerageerd. Dit blijkt uit de verdeling op 3-9,

maar ook uit de L.W. telling op 3-9 toen er slechts 683 kluten met laagwater op de westelijke foerageergebieden geteld werden. Een verklaring voor deze eenzijdige wegtrek zou kunnen liggen in het feit dat de oostelijke foerageergebieden ten opzichte van de westelijke relatief laag liggen en daardoor tijdens de lage vloedstanden van voor 3-9 minder sterk uitgedroogd zijn dan de westelijke gebieden. De westelijke kluten zouden daarom moeilijkheden met foerageren gekregen kunnen hebben, waardoor ze eerder weggetrokken zijn. Ook sociale stimulatie kan hierbij een rol gespeeld hebben. Het weer zou dus (en vooral de wind) een belangrijke rol spelen bij de uitdroging van de westelijke gebieden. Op 14-8 heeft het erg geregend, op 3 september was het droog zonnig weer met zwakke wind.

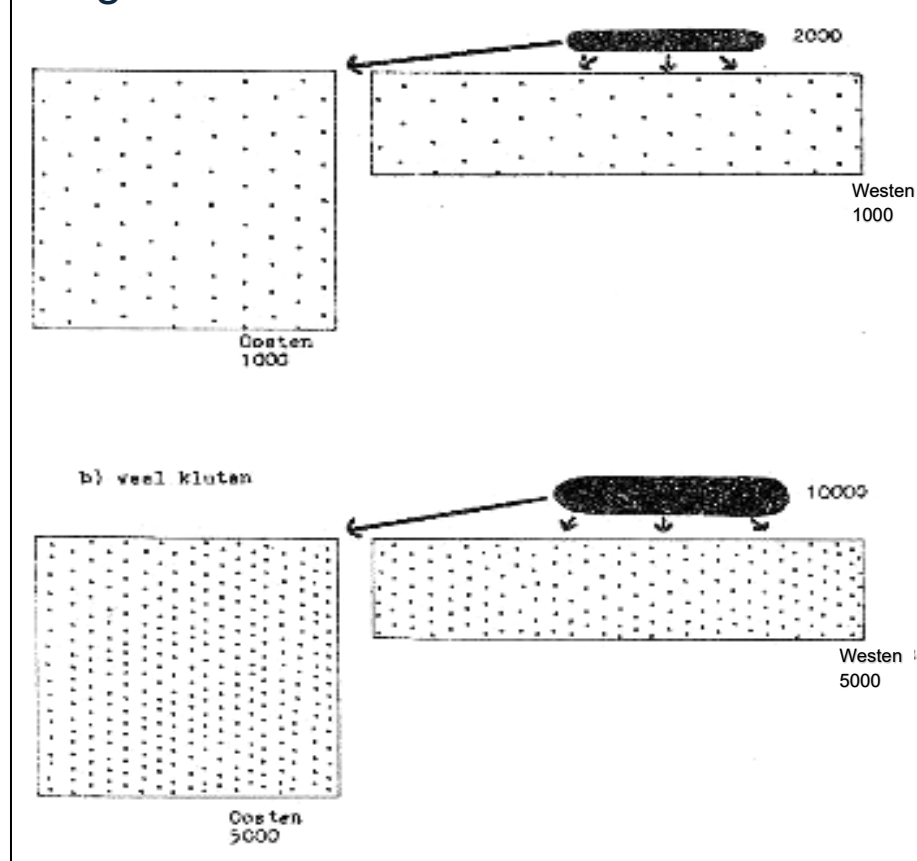
Deze mogelijkheid blijft dus als verklaring aanwezig. Een laatste steun kan nog gezocht worden in het feit dat voor 3 sept. de boeren het hooi binnen haalden nadat ze twee weken gestopt waren wegens te veel regen. Dit zou op de uitdroging van de westelijke gebieden kunnen wijzen. Hoe echter de eenzijdige wegtrek ook verklaard moet worden, het blijft een feit dat het normale verspreidingspatroon in de loop van de week na 3 sept. weer hersteld is met naar we mogen aannemen dezelfde kluten, omdat het totaal aantal gelijk bleef. Er zijn dus 2000 kluten van foerageergebied veranderden het ligt alleszins voor de hand deze verandering van de toch vrij vaste gewoontes enige dagen geduurd heeft.

De tweede bedenking is het feit dat de aantals-schattingen met grotere aantallen kluten mislukt zijn. Vooral een totaal telling van 13 aug. waarop maar liefst 11.357

kluten voorbij de 17e slenk getrokken zijn zou mijn gegevens een stuk vollediger maken. Als de kluten op die dag het normale verspreidingsstelsel hadden gehad zou het totaal aantal 22.700 zijn geweest! Hoewel dit niet onmogelijk is, lijkt het niet erg waarschijnlijk. Dit vooral omdat bij de 10e slenk tegelijk slechts 8.246 kluten



Figuur 34b



geteld werden, waarvan slechts 720 ex. zeker niet uit het oosten kwamen. Het is vrijwel zeker dat ter hoogte van de 13e en 14e slenk veel kluten hebben overtijd die dag, zodat het totaal aantal zeker hoger geweest is dan $11.357 + 720 = 12.000$ -. Alleen zijn hiervoor geen gegevens. De verdeling bij zulke hoge aantallen is daarom zo interessant, omdat Zwarts laat zien dat bij een bepaald aantal een foerageergebied 'vol' kan zijn en de verdeling ineens kan veranderen.

Over de achtergronden van dit verspreidingssysteem, met name de factoren die deze verspreiding veroorzaken, verwijs ik naar hoofdstuk 4D².

De conclusie uit het bovenstaande is dat we geen aanwijzingen hebben kunnen vinden dat de afstand tot de hvp of het aantal kluten van invloed is op de keuze van foerageergebied.

4D² Factoren die van invloed zijn op de dichtheid van de kluten op hun foerageergebied.

Inleiding

Na het vorige hoofdstuk komen een aantal vragen naar voren over de achtergrond van het verspreidingssysteem. Welk gedrag van een individuele kluut ligt aan het verspreidingssysteem ten grondslag? Welke factoren bepalen dit gedrag?

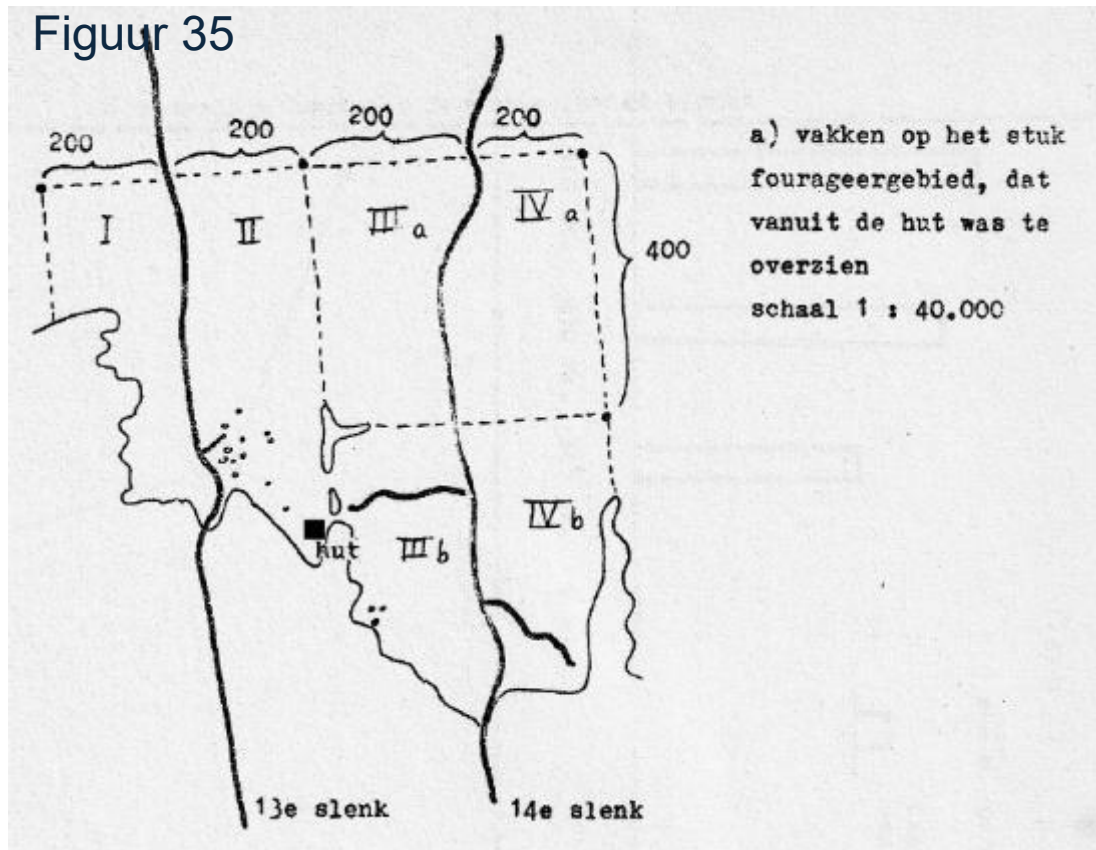
In verband met de factoren die Zwarts noemt (Schierboek 3 blz. 42 en 43), wil ik van uit een iets meer ethologische benadering dit probleem theoretisch beschouwen. De dichtheid zou door een beloningssysteem in stand gehouden kunnen worden. Het is n.l. niet goed begrijpelijk, dat de homogene verdeling over het wad van de kluten tot stand komt door het toeval en het is onwaarschijnlijk dat dit systeem in stand gehouden zou worden, als het niet op de één of andere manier voor de kluut zijn nut zou afwerpen. Bij een te grote dichtheid, zal de beloning van het foerageren afnemen, zodat er telkens door iedere kluut naar gestreefd zal worden een zo klein mogelijke dichtheid te bereiken. Of hij dit individueel doet of in groepjes (bijv. families) is in dit verband niet van belang. We zullen er van uit gaan dat dit individueel gebeurt vanwege het gemak. Het is mogelijk dat het gedrag dat verantwoordelijk is voor de dichtheid volledig genetisch is vastgelegd, dus bijv. dat de kluut altijd verderop vliegt als hij ziet dat daar nog geen kluut zit, wanneer hij te midden van soortgenoten aan het foerageren is. De kans op onproductief gedrag zou dan echter groot zijn. Het is dus waarschijnlijk dat er een bepaalde reactie op een beloning genetisch vastgelegd is. Als dit onproductieve gedrag n.l. te sterk zou worden, gaat zij het voortbestaan van de soort schaden en verdwijnt het door selectie. Het is waarschijnlijk dat de beloning van elke individuele kluut groter is als hij in een groep foerageert, waarin de dichtheid bijv. 1 ex. per m is, dan wanneer hij in een groep foerageert met bijv. con dichtheid van 5 ex. per m, bij dezelfde prooidichtheid. De oorzaak zou bijv. de wegkruipreactie van Nereïs kunnen zijn. De reactie op een grotere beloning zou genetisch vastgelegd kunnen zijn. De kluut zou dan dus door de hogere beloning telkens met een zo klein mogelijke dichtheid gaan foerageren. Hiertegenover staat weer dat het opzoeken van soortgenoten het vinden van geschikte foerageergebieden vergemakkelijkt. Hier tussenin zal de beloning het grootste zijn. Elke kluut zal een zo kleine dichtheid opzoeken dat elk individu niet door de ander in het foerageren gehinderd wordt en ook een zo grote dichtheid opzoeken, dat hij zelf niet te veel hoeft te zoeken naar geschikte foerageergrond. We kunnen daarom in een biotoop waar een overmaat van prooien is toch de dichtheid niet boven een bepaald niveau uit zien komen. Dit is bij veel vogels het geval. Het dichtheidsregelende gedrag kan dan ook eveneens van andere factoren afhankelijk zijn. Dit zal bijv. de mate van activiteit van de groep zijn, de agressiviteit van soortgenoten of de foerageermethode die toegepast wordt, kunnen zijn. Bij de behandeling van foerageeractiviteit zullen we nader ingaan op hun invloed op het dichtheidsregelende gedrag.

Foerageeractiviteit

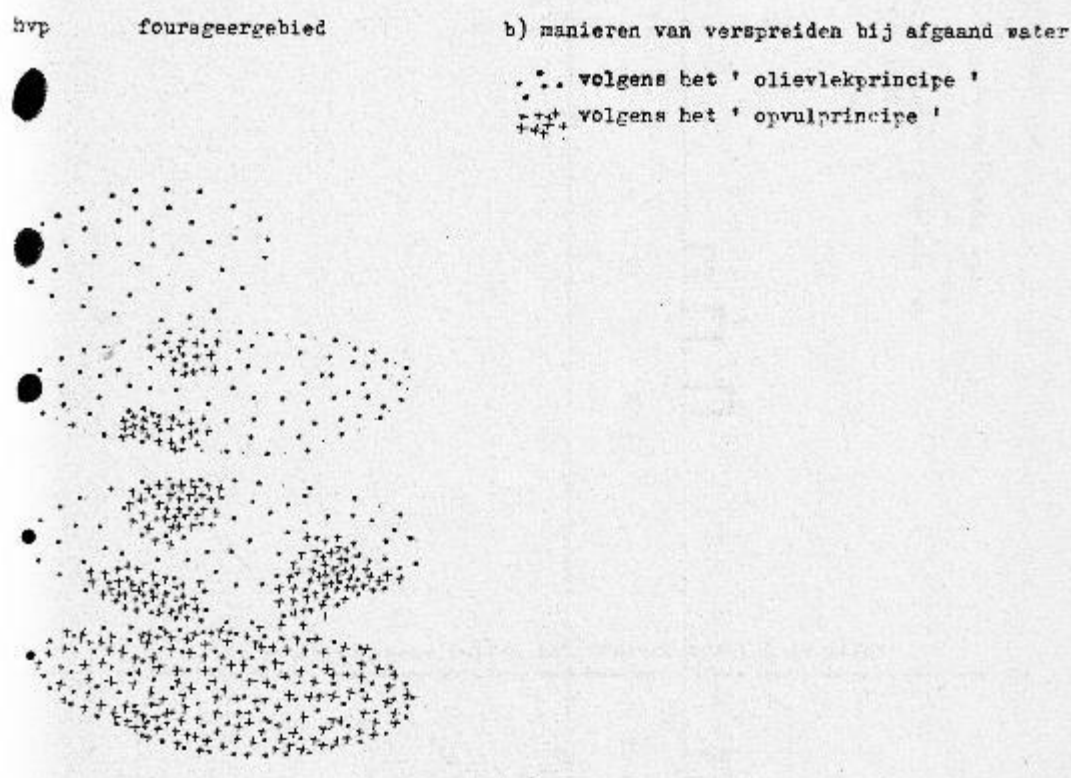
De foerageeractiviteit en de foerageerintensiteit van de kluut hebben veel invloed op de dichtheid van de kluten en eveneens op de keuze van de plaats waar elk individu gaat zitten. Slapen of poetsen de kluten voor iets langere tijd dan gaan ze daarvoor bij elkaar zitten. Bij hoogwater zitten ze zeer dicht opeen op een hvp. Alleen valt op dat de kluten bij het volgen van de waterlijn zeer dicht opeen foerageren. Dit aspect wordt in hoofdstuk 4D behandeld. Het was dus de moeite waard om na te gaan hoe actief een groep kluten gedurende een getijcyclus is. Daarbij is er van uit gegaan dat het geen aanwijsbaar verschil maakt voor de kluten of de laagwater periode s 'nachts of overdag valt. Verscheidene malen heb ik met het vallen van de duisternis of het aanbreken van de dag kunnen constateren dat de kluten op die plaatsen zaten en die mate van activiteit vertoonden die op grond van de getijcyclus verwacht kon worden. Bovendien werden ook een enkele maal s 'nachts kluten gehoord op hun foerageergebied met laagwater.

Om de foerageer-activiteit van een groot aantal individuen te bepalen werden z.g. aktivitetsprotokollen gemaakt. Hierbij werd om de 20 minuten precies genoteerd hoeveel vogels aan het foerageren waren en hoeveel andere dingen deden. Vanuit de schuilhut op het platform tussen de 13e en de 14e slenk kon ik een aantal vakken overzien die ik met behulp van palen op het foerageergebied dat aan de kwelder grensde had geplaatst. Op figuur 35a zijn deze vakken aangegeven. Op 10-9 heb ik voor en na hoogwater een aantal aktivitetsprotocollen gemaakt, toen echter de palen nog niet geplaatst waren. De aantallen hebben hier betrekking op een steekproef uit hot geheel zie figuur 36. Op 24-9 werd van hoog tot laagwater waargenomen en op 27-9 van laag tot hoog water. De resultaten zijn te zien in figuur 37 en 38. Behalve het percentage foeragerende en het percentage poetsende en slapende kluten is ook het aantal in de vakken I, II, III en IV aanwezige kluten aangegeven. Bovendien is op 24-9 nog een hvp die langzaam leeg liep waargenomen. Deze bevond zich ter hoogte van de 10e slenk. Uit deze grafieken blijkt dat een half uur nadat het foerageergebied droog kwam te liggen, de eerste kluten al arriveerden. Deze waren de eerste tijd nog vrij inactief, maar toen na een uur nadat het gebied droog kwam te liggen wat meer kluten arriveerden, werd er vrij druk gefoerageerd, wat echter niet lang in die mate aanhield. Anderhalf uur na het droog vallen foerageerde ongeveer de helft en in de loop van de tijd die daarop volgde nam het percentage foeragerende langzaam toe. Ongeveer een uur voordat de vloed het gebied weer bereikt, zakt het percentage foeragerende kluten plotseling tot de helft om dan zeer snel als de waterlijn het gebied bereikt tot 100 % omhoog te schieten. Dit percentage zakt dan weer vrij snel als het water stijgt en schommelt nog even om de 50 % voordat alle kluten naar de hvp vertrokken zijn.

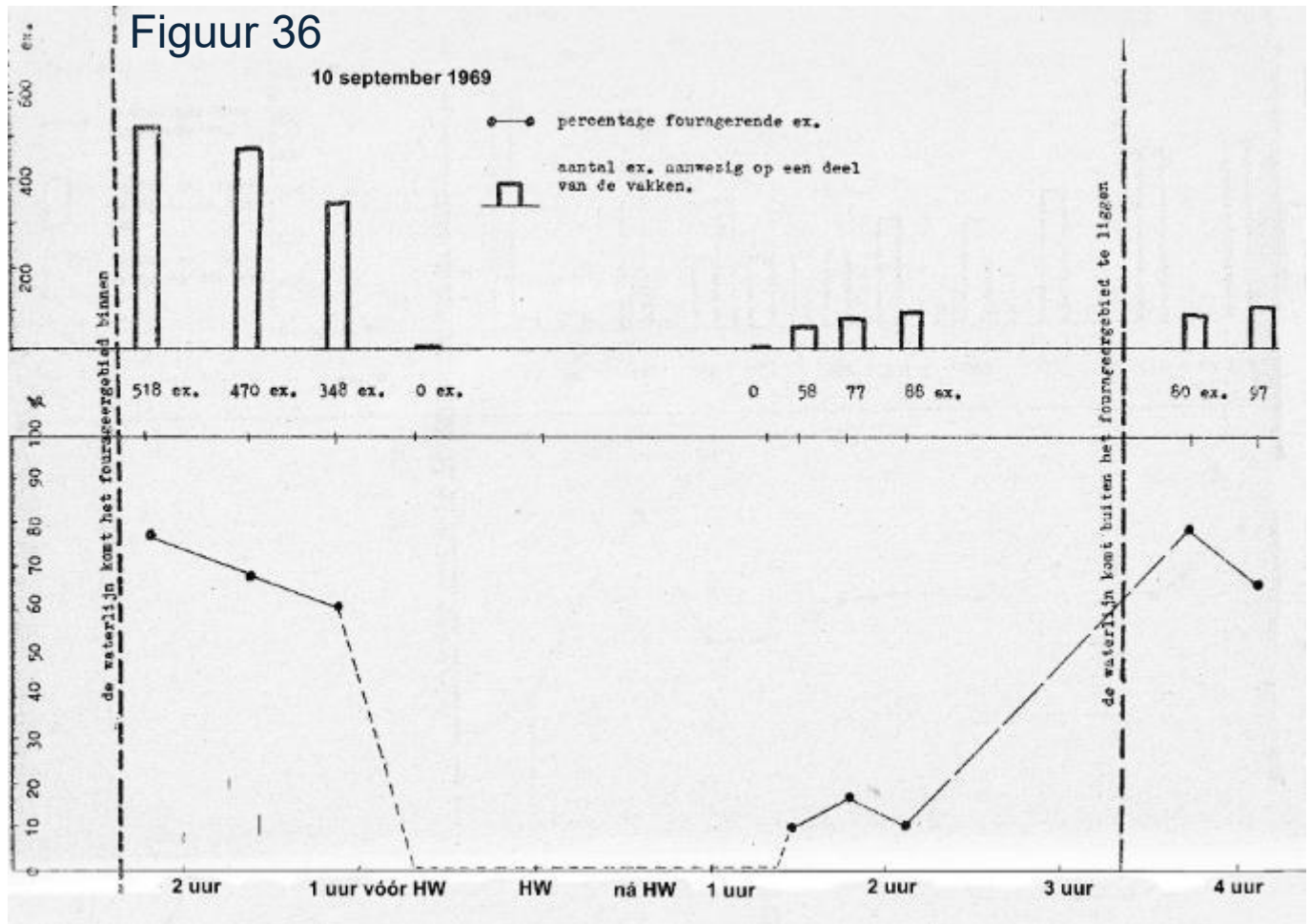
Figuur 35



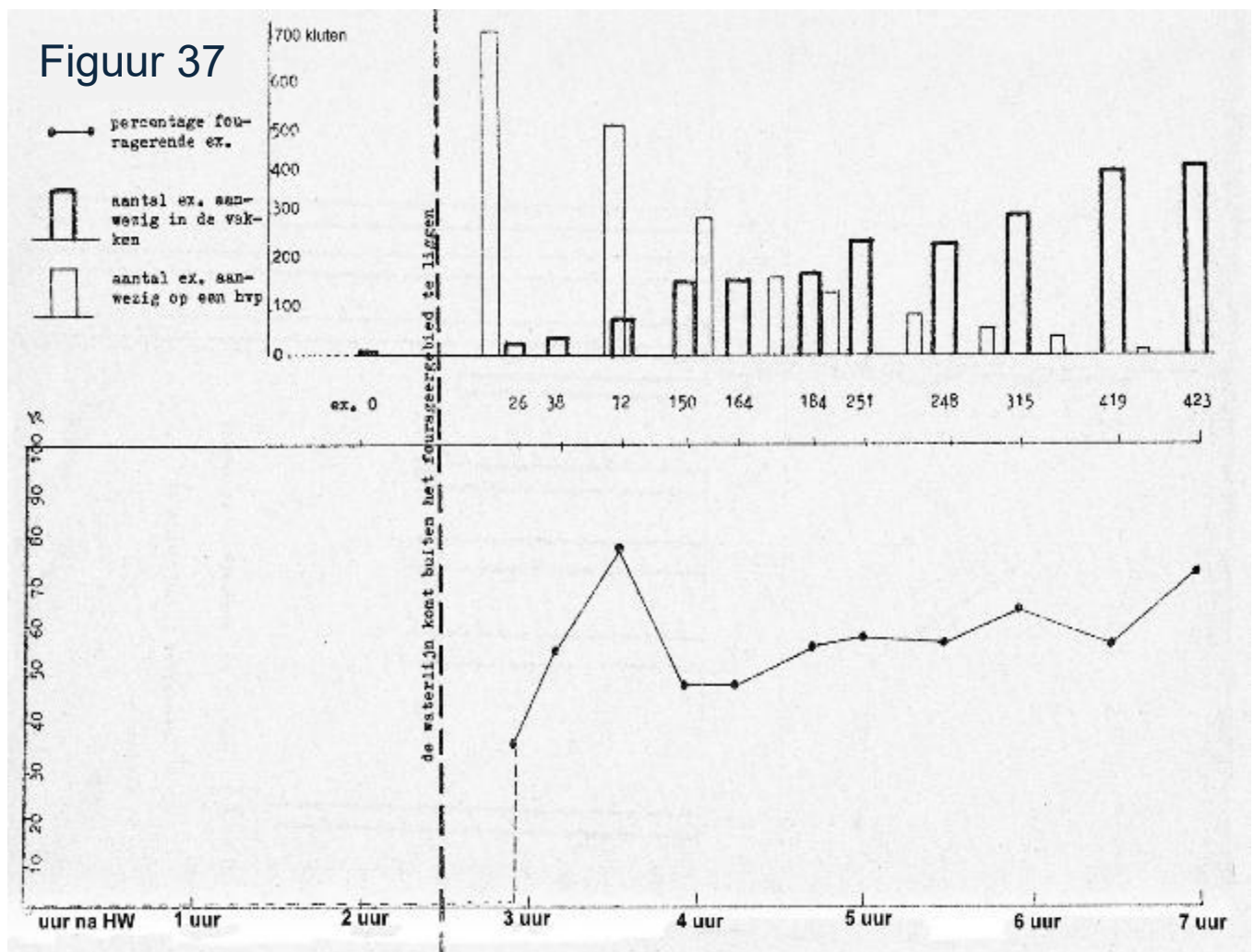
Figuur 35b



Figuur 36

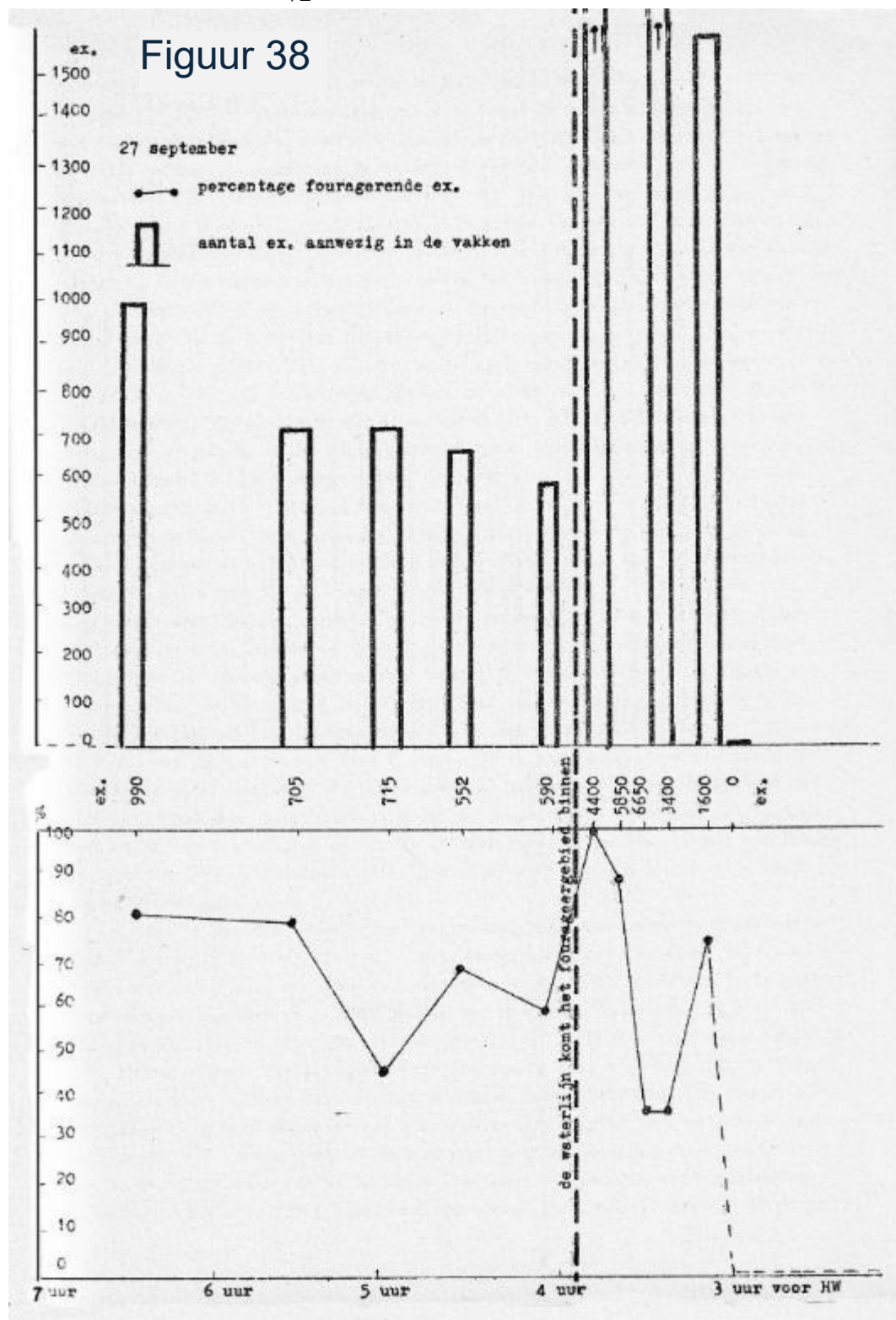


Figuur 37



Hoewel het aantal kluten op 24 september belangrijk kleiner was dan het aantal op 27 september, is het verloop van het aantal in relatie met de getijdencyclus waarschijnlijk wel vergelijkbaar. Op 24 september begint omstreeks twee en een half uur na hoogwater het foerageergebied droog te vallen. Ongeveer 20 min. daarna komen de eerste kluten. In de loop van de volgende drie uur stroomt de hvp langzaam leeg en het foerageergebied wordt door hoe langer hoe meer vogels gebruikt. Bij het binnenkomen van de waterlijn stijgt het aantal kluten tot het tienvoudige. Op 27 september komt 4 uur voor hoogwater de waterlijn het gebied binnen. Dit is extreem vroeg, omdat de vloed op 27-9 een extreem hoge vloed was, n.l. 2.70 + NAP bij Nieuwe Statenzijl. Op 24-9 was dit slechts 1.40. De waterlijn bereikt het gebied altijd bij een waterhoogte van ong. 75 cm en verlaat het gebied bij 110 cm. Dit verschil is te wijten aan het vertraagd aflopen van het water van het plaat

ten opzichte van een geul. Vooral de wind heeft hier veel invloed op omdat het water in een geul minder invloed ondervindt van de wind, dan op de platen. De verschillen in dichtheid tussen 24-9 en 27-9 zullen de verschillende omstandigheden in verband met de vloedhoogte verklaard moeten worden, omdat in de activiteit geen aanwijzingen te zien zijn, die op een invloed van de activiteit zou kunnen wijzen. Een mogelijke verklaring is bijv. dat de zeer sterke wind (storm) de kluten zoveel energie nodig hebben dat de extra beloning die het foerageren in het oosten van de Dollart met zich meebrengt door de langere tijd dat ze de waterlijn kunnen volgen, dat ze dicht bij de hvp blijven en dus de afstand hvp-foerageergebied wel een factor is geworden, die de dichtheid beïnvloed. Van een opzoeken van beschutting in de vegetatie was geen sprake. Het is duidelijk dat enige verspreiding bij toenemende foerageeractiviteit een beloning krijgt. Op de hvp is misschien voor elke kluut maar een halve vierkante meter, die vaak ongeschikt is om te maaier, zodat zijn beloning (in voedsel) groter is als hij buiten de groep gaat foerageren. Dit is ook bij afgaand water te zien. De hvp stroomt leeg en de kluten gaan zover mogelijk uit elkaar zitten. Dit geldt ook voor groepen kluten, die waarschijnlijk door gewoontevorming telkens dezelfde route volgen en nvp (naverzamelingsplaats) gebruiken.



Op figuur 35b, zien we dat bij afgaand water het foerageergebied volgens twee principes opgevuld wordt. Het eerste systeem gaat volgens het principe dat elke kluut die van de hvp opvliegt op de eerste open plek neer strijkt die hij tegen komt, deze zou ik het olievlek principe willen noemen. Het wad is ongeveer drie uur na hoogwater met een zeer ijle dichtheid kluten bezet die vaak ook niet erg actief zijn. Het nadeel van dit systeem is dat een kluut die neerstrijkt niet weet of het ook werkelijk een geschikt terrein is, omdat dit vanuit de lucht waarschijnlijk moeilijk te zien is. Het tweede principe werkt volgens het z.g. opvulsysteem. De kluten strijken nu overal neer, waar al kluten zitten, maar zorgen er voor zich toch homogeen over het foerageergebied te verspreiden. Deze kluten hebben het voordeel dat ze niet meer behoeven te proberen of het wad geschikt is om te foerageren. De kluten die volgens het olievlekprincipe te werk gaan kunnen langer foerageren en krijgen dus een grotere beloning dan de kluten die volgens het opvulsysteem te werk gaan. Deze laatsten sparen echter de moeite van het zoeken uit.

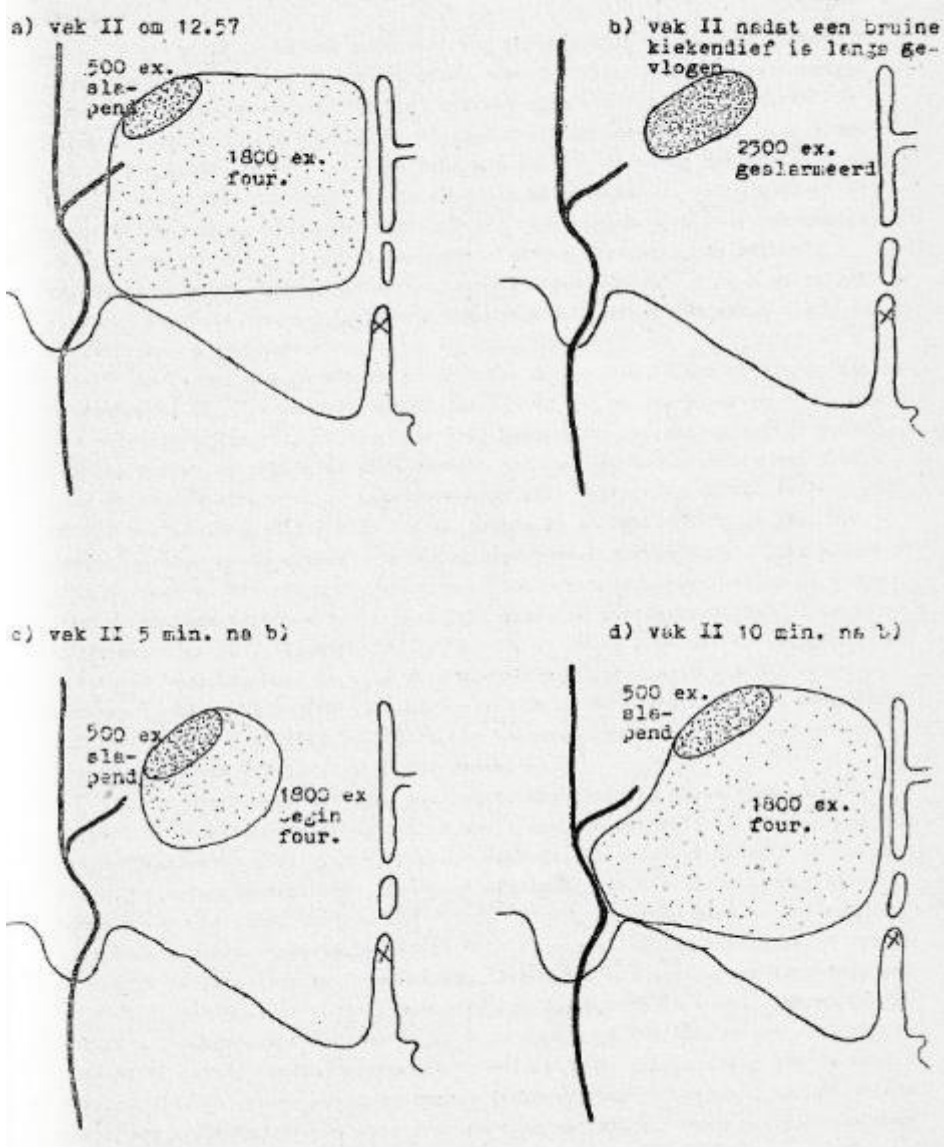
Over de hele eb periode genomen, waarbij we de fase waarin de waterlijn het gebied binnen komt buiten beschouwing laten, foerageert ongeveer de helft van de kluten, terwijl de andere helft poetst en slaapt. De slapende en poetsende kluten staan over het algemeen bij elkaar terwijl de foeragerende kluten vrij ver uit elkaar gaan. Een aannemelijke verklaring voor dit gedrag lijkt mij het feit dat het succes van het maaïen afhankelijk is van de diepte waarop Nereïs zit. Bij het lopen op het wad zien we ongeveer 3 meter van onze voeten de Nereïs zich terug trekken in zijn hol. Aangezien het waarschijnlijk is dat ook de kluut deze reactie van Nereïs oproept, zal de Nereïs waar de kluut langs gemaaid heeft, naar beneden gekropen zijn. Op deze wijze is het maaisucces op een bepaalde plaats afhankelijk van de frequentie waarmee een willekeurige kluut er langs komt. Het zal daarom voor elke kluut een grotere beloning opleveren als de plaats waar hij maaït zo weinig mogelijk gepasseerd wordt door andere maaïende kluten. Zowel in ruimte als in tijd zien we dus een verspreiding van de kluten ten opzichte van elkaar optreden, ten gevolge van een grotere beloning.

Andere factoren

Enkele andere factoren, die Zwarts noemt, zou ik liever als onderdeel van het gedrag zien, dan ze als aparte factoren classificeren. De invloed van de bodemfauna en haar bereikbaarheid is uitvoerig in 4C aan de orde gekomen. Sociale factoren, zijn hij de kluut van grote invloed bij het regelen van de dichtheid. M.a.w. het gedrag dat de afstand regelt van een foeragerende en slapende kluut tot de andere kluten, is erg afhankelijk van die andere kluten. Een zeer sterk voorbeeld is het ' sociaal roeren ', wat ik beschreef in hoofdstuk 3E -. De reactie op de waterlijn is waarschijnlijk ook erg afhankelijk van elkaars reactie. De kluut heeft geen gedrag om voedselterritoria af te bakenen, zoals dat wel bij zilverplevieren voor komt. Soms kunnen maaïen kluten elkaar rakelings passeren. Ik heb dan ook de indruk dat het belangrijkste deel van het gedrag dat de dichtheid regelt tijdens laagwater, zich afspeelt bij de laagwatertrek en dat tijdens hot foerageren dit

Figuur 39

Invloed van predator op de dichtheid



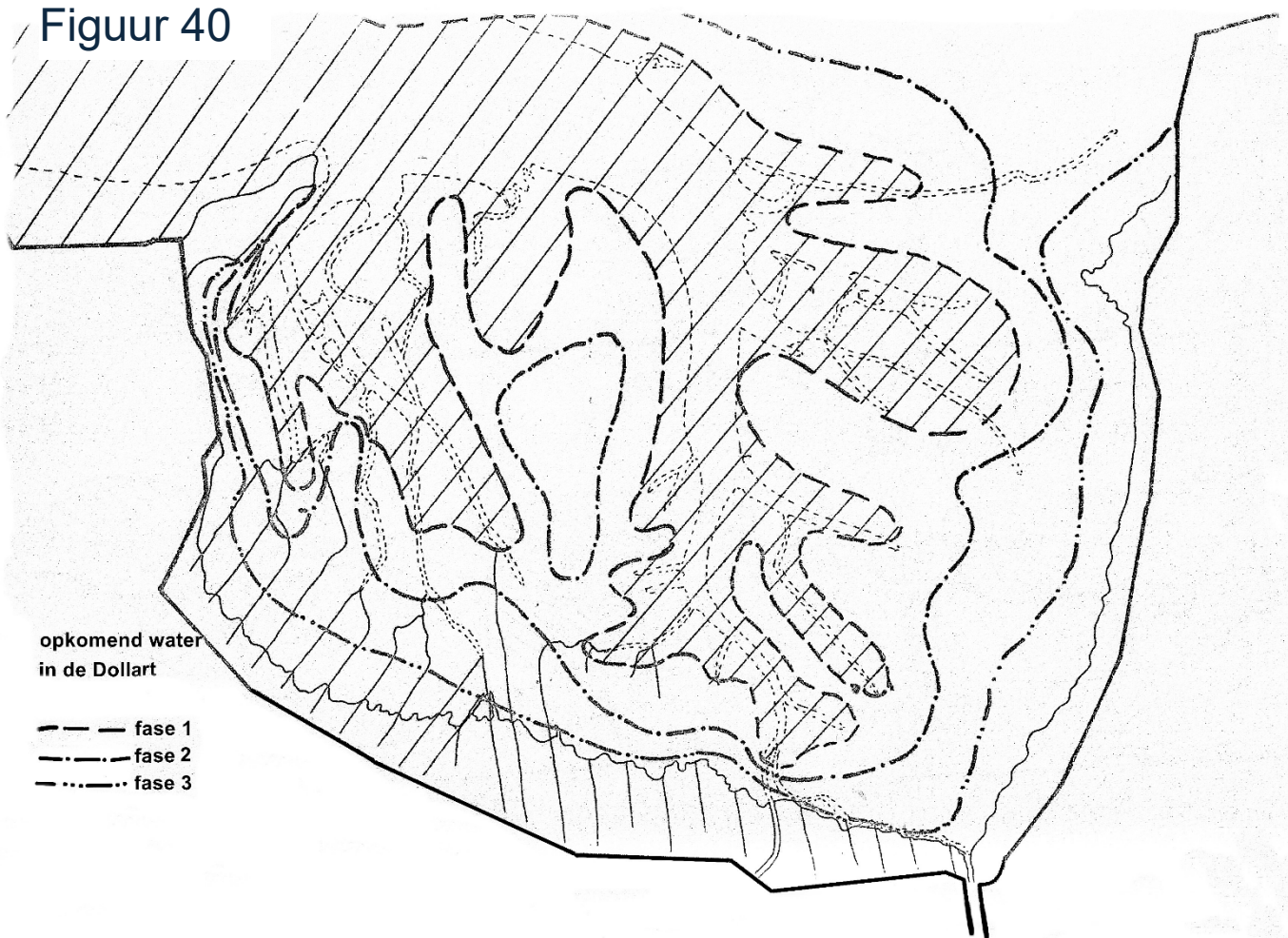
verder geen of een onbelangrijke rol speelt. Een heel belangrijk aspect van het dichtheidsregelende gedrag is de verandering van de dichtheid ten gevolge van aankomst en wegtrek van kluten in de Dollart op doortrek. Het ligt voor de hand dat hier inwendige prikkels een belangrijke rol spelen. Het is echter waarschijnlijk dat uitwendige prikkels ook een rol spelen. Het zou bijv. best kunnen zijn, dat bij een grote dichtheid de wegtrek van kluten gestimuleerd wordt bijv. door grote stimulatie van elkaar. Uiteraard hebben weersomstandigheden via wegtrek en aankomst een grote invloed op de dichtheid. Een paar dagen storm zal over het algemeen de wegtrek sterk remmen en een dag mooi weer bevorderen (Zwarts 1970).

Concurrentie met andere soorten heb ik in de trektijd nooit gezien.

Predatoren kunnen een plotselinge concentratie van foeragerende kluten veroorzaken. Een aardig voorbeeld hiervan was de waarneming van 28-9. Een bruine kiekendief vloog toen over vak II (zie figuur 39). De kluten concentreerden zich onmiddellijk tot één compacte groep. Na 5 min, toen de kiekendief uit het gezicht was verdwenen, begonnen de foeragerende kluten langzaam zich te verspreiden. Na ongeveer 10 min. was het hele vak weer gelijkmatig opgevuld. Het foerageren vond plaats in ondiep water door ongeveer 1800 kluten. Er waren ongeveer 550 kluten die dicht op elkaar bleven staan te slapen. Deze waarneming vormt naar mijn mening een verklaring voor de concentratie van slapende kluten. De veiligheid ten opzichte van predatoren is dus ook een belangrijke factor die het dichtheidsregelende gedrag beïnvloed:

4D³ waterlijn

Figuur 40



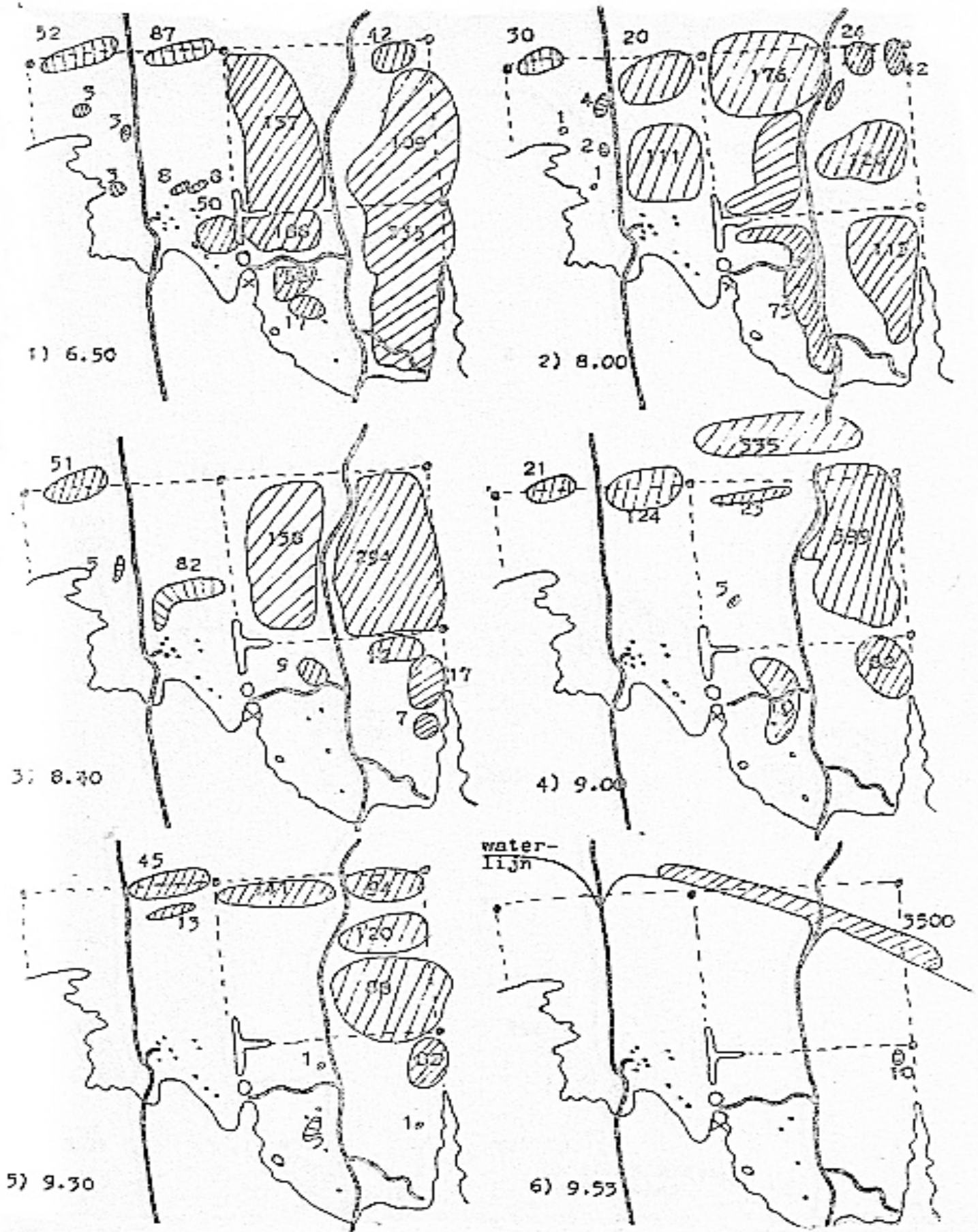
Welke invloed heeft de waterlijn van het opkomende water op de keuze van foerageergebied op hvp, zowel door elke individuele kluut als door groepen kluten?

In figuur 40 is ruw geschetst hoe het water in de Dollart opkomt. Het is gebaseerd op indrukken uit het veld, waarbij echter weinig aantekeningen gemaakt zijn. De belangrijkste punten eruit zijn dat ter hoogte van de 10e slenk de oostelijke en westelijke vloedgolf elkaar ontmoeten. De strook wad van de 10e slenk tot de 13e slenk naar het noorden richting Heringsplaat, is dus een soort wantij. Verder is te zien dat in situatie 2, op de Oost-Friese plaat het foerageerterrein al ondergelopen is en vvp b en a daar gevormd zijn. Deze zijn vanaf de 17e slenk als een witte streep zichtbaar. In situatie 3 vliegen deze vvp's op en naar vvp c. Dan zijn ook de vvp's f

en d al in gebruik genomen. Vvp e is van weinig belang. In situatie 4 staat het water tegen de kwelderrand en verblijven de kluten op hun hvp's.

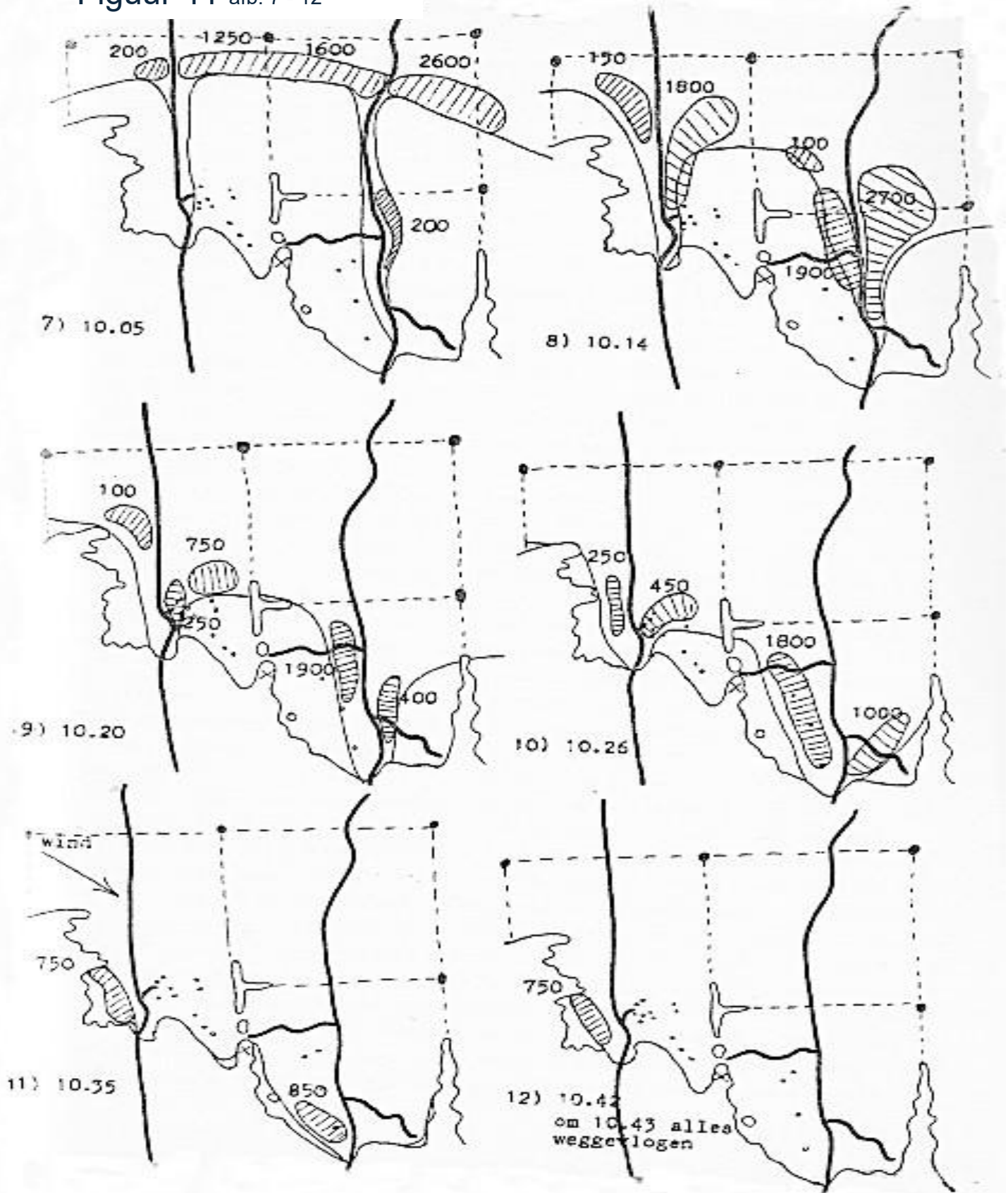
In figuur 41a en 41b is te zien hoe de reactie is van de kluten die in de vakken I, II, III en IV foerageerden bij de 13e en 14e slenk op 17-9. Op het eerste kaartje (1), zien we een vrij homogene verspreiding van de kluten

Figuur 41 afb. 1 - 6



over de vakken. Naarmate de tijd vordert zien we een concentratie van kluten naar de noordoost hoek. Op kaartje 5 zijn alle vakken bij de kwelderrand en in het westen leeg. Bijna alle kluten zitten in de vakken IIIa en IVa. Op kaartje 6 zien we de waterlijn het foerageergebied binnen komen. Alle kluten zijn nu naar de waterlijn toegevlogen en komen enkele meters achter de waterlijn al maaiend in het water lopend aan, richting kwelderrand. Dit is te zien op de kaartjes 6, 7, 8, 9 en 10. Op kaartje 11 is te zien dat de kluten die in het water zwemmen, waar de wind voor een heftige golfslag zorgt het eerst opvliegen (vakken II en IVb). De kluten die in de beschutting van de vegetatie zitten (vakken I en IIIb) blijven het langste zwemmen. Als het water nog hoger stijgt vliegen tenslotte alle kluten op.

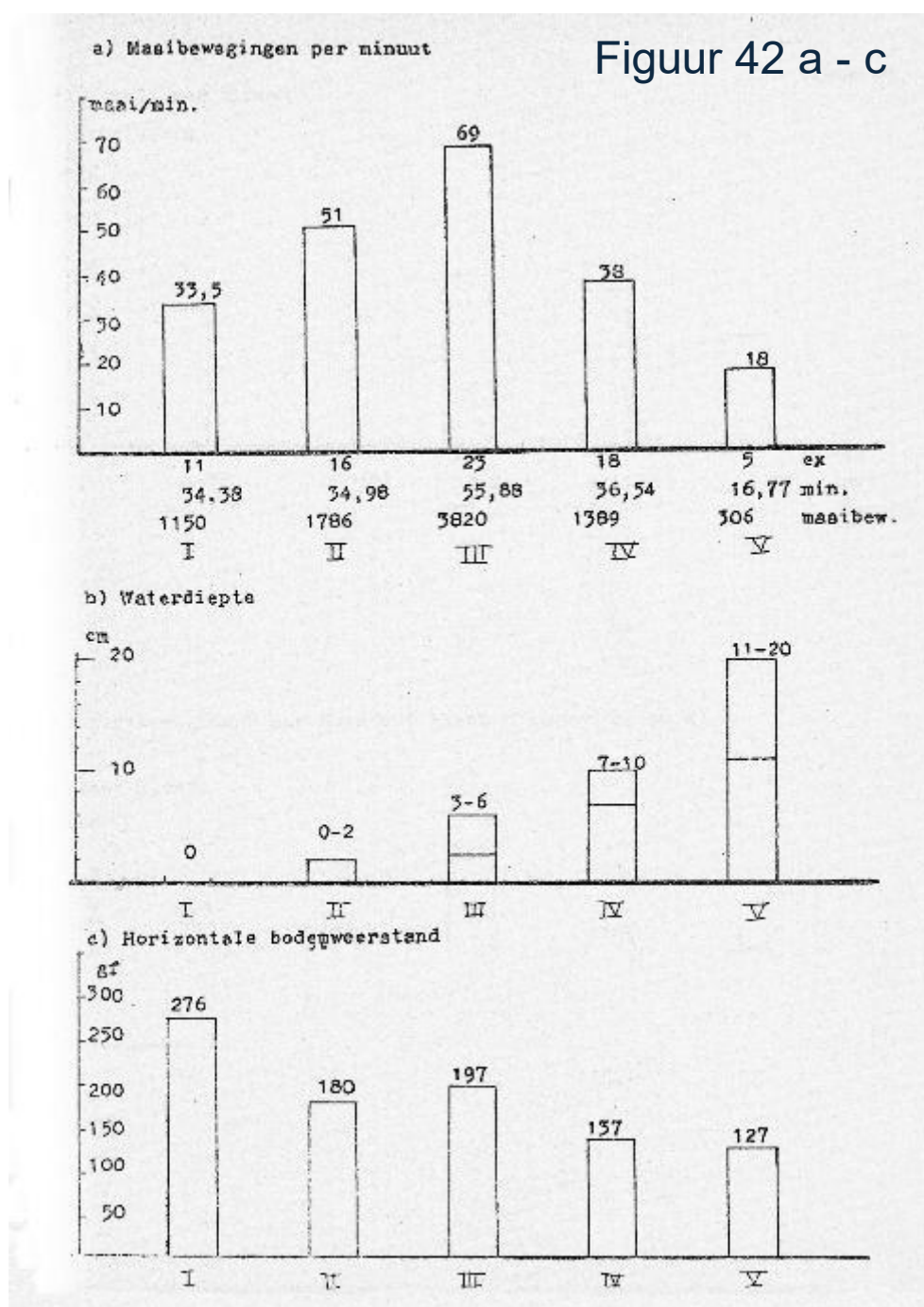
Figuur 41 afb. 7 - 12



Het blijkt dus dat lang voordat de waterlijn in zicht komt, de kluten al vast de richting van de waterlijn opvliegen. De waterlijn heeft dan een erg grote zuigkracht op de kluten, die een zeer sterke voorkeur laten zien boven het normale foerageergebied. Vanaf een afstand is de waterlijn eerder als een witte streep te zien, dan aan het water. Het ligt voor de hand dat hierop de kluten zelf sterk reageren, en dat ze door de andere kluten gestimuleerd worden om ook in de waterlijn te komen maaïen. Tegen het normale verspreidingssysteem in gaan de kluten zeer dicht geconcentreerd foerageren in plaats van zo ver mogelijk uit elkaar. Het is daarbij niet duidelijk of het alleen een sociaal effect is of dat de omstandigheden in de waterlijn de verspreiding van de kluten bepalen. In het eerste geval zouden we groepsvorming verwachten, in het tweede geval een "homogene verspreiding over de hele waterlijn. Omdat het hier om zulke grote aantallen kluten gaat is de waterlijn naar het oosten toe zover als men kan kijken gemarkeerd door een witte streep kluten. Naar het westen toe foerageren minder kluten en ligt het wantij, hier zijn dan ook geen kluten in de waterlijn. Pas later schuift de groep naar het westen toe door, zodat ook daar het wit ziet van de kluten tot de punt Spartina tussen 13 en 12e. Nog verder naar het westen is vanuit de hut niet meer te zien. Ook bij de 17e slenk heb ik dit volgen van de waterlijn vele malen kunnen volgen.

Om te zoeken of ik in het milieu van de waterlijn factoren kon vinden waardoor deze als habitat voor de kluut zo'n belangrijke foeragemogelijkheid is heb ik een aantal waarnemingen verricht. Vanuit de schuilhut op het platform heb ik van een aantal kluten het aantal maaibewegingen per minuut gemeten, terwijl ik ook noteerde van elke kluut die ik volgde in hoe diep water deze aan het foerageren was.

Tegelijkertijd werd het aantal Nereïs dat er mee gevangen werd genoteerd. Door middel van twee stopwatches, een telekijker op statief en een noteringssysteem met verticale en horizontale strepen konden dit soort protocollen gemaakt worden. De resultaten van deze protocollen zijn te vinden in figuur 42. Uit de resultaten van de waarnemingen in hoofdstuk 5C is al gebleken dat de horizontale weerstand van de bodem belangrijk voor het maaïen is. Daarom heb ik bij opkomend water een aantal metingen gedaan naar de horizontale weerstand van de bodem. Deze resultaten zijn eveneens te zien in figuur 42. De betrouwbaarheid van de verschillende grafieken is niet gelijk. De maaifrequentie en de diepte van het water zijn beide met vrij grote nauwkeurigheid vast te stellen. De Nereïs vangsten zijn echter aanzienlijk moeilijker te registreren. De basisgegevens staan in tabel 19. In hoeverre geven deze resultaten nu aanwijzingen voor de vraag welke de invloed is van de waterlijn op de keus van de hvp en



foerageergebied.? Een belangrijk gegeven is de richting die de waterlijn heeft volgens situatie 2 tussen de 16e en 8e slenk figuur 40. Deze loopt n.l. NW ZO en beweegt zich richting ZW. Hierdoor worden de kluten omdat ze de waterlijn zo sterk volgen in ZW richting gedreven. Bovendien verplaatsen de kluten zich in de waterlijn in westelijke richting omdat deze in het oosten het eerste de kwelderrand bereikt. Op deze wijze komen de kluten door de beweging van de waterlijn op hun hvp ter hoogte van de 8e slenk terecht. De ligging van hvp 1 kan voor een deel op deze manier verklaard worden. De ligging van de hvp's 2 en 3 is veel minder zeker door de waterlijn bepaald. In hoofdstuk 5D⁴ wordt hier nader op in gegaan. De keus van het foerageergebied zou ook door de waterlijn beïnvloed kunnen worden omdat de tijdsduur dat de kluten in de waterlijn kunnen foerageren voor de oostelijke foerageergebieden langer is dan de westelijke. Indien het dus een grotere beloning oplevert als een kluut in de waterlijn maait in plaats van op slik zonder water, zou deze extra beloning het vliegen naar een verder afgelegen foerageergebied kunnen goedmaken. Deze theorie geldt in mindere mate voor de kluten die op de Oost-Friese plaat foerageren en vvp c gebruiken, voordat ze naar hvp 1, 2 en 3 vliegen. Weliswaar ligt vvp c op een erg hoog stuk wad, maar het is toch niet zo duidelijk dat de waterlijn invloed op de plaats heeft. De kluten worden door het water op de hoogste delen van de Oost-Friese plaat gedreven. Dan vliegen ze over het Schanskerdiep en de Nieuwe Buitengeul van Reiderland naar vvp c. Velen van hen blijven een tijd lang met de waterlijn mee lopen die hen dan zelf naar vvp c brengt.

Gezien de grote preferentie voor de waterlijn boven 'droge' foerageergebieden die uit figuur 41 blijkt, is het interessant om na te gaan of hier een verhoogde beloning aan ten grondslag ligt. Elke kluut kan per getijcyclus ongeveer één uur en 20 min. de waterlijn volgen. 27-9 was hierop een uitzondering, omdat het toen stormde.

De berekening is

gemaakt uit een vergelijking met de getijcurven van Nieuwe Statenzijl.

Op deze twee dagen bereikte bij ongeveer 75 cm + NAP de vakken en bij 125 cm + NAP vlogen de kluten naar de hvp.

Dit is met de getijcurven over een groot aantal dagen tot een

betrouwbaarder gemiddelde te berekenen hoeveel tijd de waterlijn voor dit hoogte verschil nodig heeft. Deze

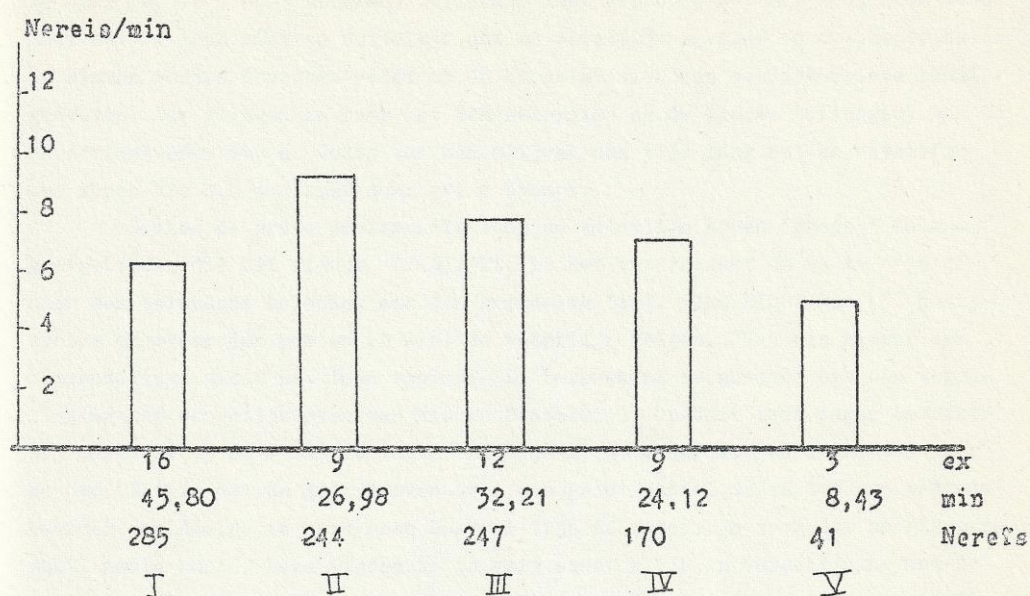
tijdsduur is vrij aanzienlijk in vergelijking met de tijdsduur die op het foerageergebied

gefoerageerd wordt. Deze tijd is uit figuur 37 en 38 globaal berekend op twee en een half uur, waarbij een uur correctie is toegepast vanwege de storm. Ongeveer één derde van de totale foerageertijd wordt dus in de

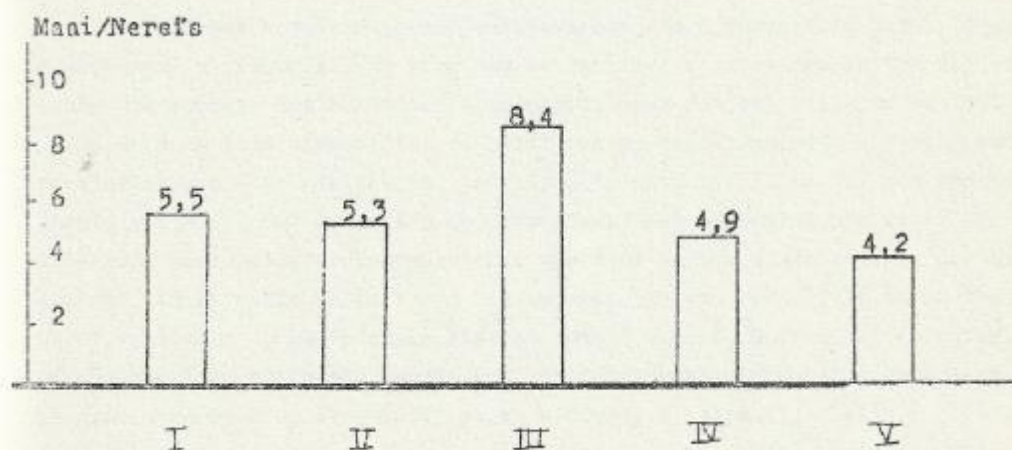
waterlijn gefoerageerd. We mogen dus de waterlijn als een belangrijk onderdeel van de foerageergelegenheid

d) Nerefs per minuut

Figuur 42 d en e



e) Maalbewegingen per Nerefs (combinatie van a) en d) ;



beschouwen. Ook de waterlijn behoort dus tot een belangrijk deel van de habitat. Een onderzoek naar de factoren die de kluut er toe bewegen om in de waterlijn te foerageren is daarom op zijn plaats.

De al eerder genoemde waarnemingen staan vermeld in tabel 19 en zijn samengevat in figuur 42. We zien dat de maaifrequentie eerst bij stijgende waterhoogte tot het dubbele toeneemt, maar dat bij stijging van het water boven de 6 cm deze afneemt tot de helft van de maaifrequentie op droog wad. De verklaring van deze grafiek is als volgt. In situatie II en III met een waterdiepte van resp. 0-2 cm en 3-6 cm veroorzaakt het overstromende water een sterk afnemende horizontale bodemweerstand, waardoor de benodigde energie per maai afneemt. In situatie IV en V met een waterdiepte van resp. 7-10 cm en 11-20 cm neemt weliswaar de horizontale bodemweerstand nog af, maar biedt de waterlaag een belangrijke weerstand aan de kop. Hierdoor kost een maaibeweging weer meer energie, waardoor de frequentie sterk afneemt. In situatie V zijn zwemmende kluten, die bovendien nog energie aan zwemmen moeten besteden. Het rendement van deze hogere maaifrequentie is bij II, III en IV significant hoger dan bij I. Hoewel de efficiëntie bij II, III en IV niet hoger is dan bij I levert het maaien in de waterlijn dus toch een grotere beloning op dan het maaien op een droog foerageerterrein. Dit is waarschijnlijk de verklaring voor de extreme preferentie voor de waterlijn boven een droog foerageerterrein. Bij een statistische bewerking van de gegevens van figuur 42 a) volgen we de onderstaande berekeningsmethode. We nemen aan dat maaien een 'Poissonproces' is. De variantie is dan het gemiddelde. Het totaal aantal minuten is 178,55. Het totaal aantal maaibewegingen is 8451. Het gemiddelde aantal maaibewegingen is dan 47,331 m/min. Voor elke waterdiepte berekenen we het op grond van het gemiddelde aantal maaibewegingen per minuut, berekend in alle dieptes, het aantal maaibewegingen in die diepte als we verwachten, dat in elke waterdiepte de afwijking van het gemiddelde nul is. Het verschil van het werkelijk gevonden aantal maaibewegingen en het verwachte aantal maaibewegingen kwadrateren we. Dit kwadraat delen we weer door het verwachte aantal maaibewegingen. De einduitkomst is χ^2 (chi-kwadraat). Het aantal vrijheidsgraden is m-2, omdat de kans dat het aantal maaien optreedt, geschat wordt en er na aftrekking van n-1 situaties de laatste vaststaat. = 5-1-1 = 3

De significanties zijn allen hoger dan 0,01 % (alleen II kleiner dan 2,5 %). We mogen dus stellen dat de kans dat de nulhypothese juist is, kleiner is dan 2,5 %. Deze is daarvoor verworpen. De verdeling van de maaifrequenties in figuur 42a is dus niet op grond van het toeval te verklaren.

Voor figuur 42d kunnen we dezelfde methode volgen:

Alleen II wijkt met 0,5 % onzekerheid significant af van hetgeen op grond van het toeval verwacht kon worden. Voor onze conclusie dat maaien in de waterlijn over het algemeen meer opbrengt dan op droog wad betekent deze conclusie het volgende. Aangezien verreweg de meeste kluten die in de waterlijn foerageren in de situaties II en III foerageren, kunnen we dus deze twee samen toetsen tegen I + II + III. Het gaat er immers

	I	II	III	IV	V	Totaal
verwacht	1627	1656	2645	1729	794	8451
gevonden	1150	1786	3820	1389	306	8451
χ^2	139,5	10,3	521,975	66,86	299,93	1038,5

om te bewijzen, dat het een hogere beloning oplevert om in de waterlijn te foerageren vergeleken bij de droog wad situatie I. De χ^2 (van II + III waarbij het verwachte aantal Nereï's uit I + II + III berekend wordt is:

	I	II	III	IV	V	Totaal
verwacht	330	194	232	189	61	987
gevonden	285	244	247	185	41	987
χ^2	6,27	12,6	0,975	0,0847	6,57	

Aangezien = 1 is de conclusie dat II + III met een kans van 2,5 % op grond van het toeval een afwijking van nul heeft ten opzichte van het verwachte aantal Nereïs welke op grond van het totaal gemiddelde I + II + III berekend werd. De nulhypothese dient dus verworpen te worden. De afwijkingen zijn significant. We mogen

	I	II + III	I + II + III
verwacht	338	438	776
gevonden	285	491	776
χ^2	8,29	6,40	

dus aannemen dat onze conclusie dat het een grotere opbrengst oplevert als een kluut in de waterlijn gaat maaïen juist is.

Welke oorzaken voor de afname van de efficiëntie kunnen we vinden? De sterk toegenomen dichtheid doet de frequentie waarop een Nereïs door een maaïende kluut gepasseerd wordt sterk stijgen. Hierdoor kan het aantal terugtrekreacties per Nereïs stijgen, waardoor de kans kleiner is dat een Nereïs gevangen wordt bij het maaïen. Het terugtrekken van Nereïs gaat weliswaar zeer snel maar voordat Nereïs weer boven komt, kan geruime tijd duren. In verband hiermee moeten we haast wel aannemen dat Nereïs bij het opkomen van de water lijn de gewoonte heeft om naar boven te komen omdat anders het terugtrekeffect veel te sterk zou worden, waardoor zelfs het rendement tenslotte omlaag zou moeten gaan. Vader (1964) heeft de reactie van Nereïs op de stand van het water in het laboratorium onderzocht. Ik vermoed echter dat het een belangrijk verschil kan zijn of Nereïs leeft in een zandige dan wel slikkige bodem. Bovendien kan de diepte van de reductielaag invloed hebben. Tenslotte kan ook de watervoorziening in het veld anders zijn dan in de proeven van Vader. Uit zijn samenvatting in figuur 6 blz 204 blijkt dat omstreeks het overvloeden, een grotere fractie Nereïs in de bovenste 3 cm zit dan er voor of er na. Staat het water 3 cm boven het wad dan kruipt Nereïs in deze proeven alweer naar beneden. Er komt echter nog een tijdsaspect in, wat mogelijk van invloed is. In het veld wordt het wad overspoeld en dringt het water dus van bovenaf in het wad. In de proeven van Vader kon het grondwater van onderaf stijgen. Dit kan het gedrag van Nereïs in het veld vertragen vergeleken bij de laboratorium proeven. Als dit zo is dan is de geringe daling van de efficiëntie te verklaren uit het gedrag van Nereïs, die dan dus massaal omhoog zou komen, waardoor het terugtrekeffect voor een groot deel gecompenseerd zou worden.

We moeten ook rekening houden met het feit dat door de toegenomen maaïfrequentie en het toegenomen watergehalte van de bodem, de gevoeligheid van de tastzintuigjes van de snavel kan afnemen. Dit zou eveneens een afname van de efficiëntie te zien geven. Dit lijkt mij echter een te vergezochte verklaring hoewel deze niet onmogelijk is.

Er is nog een tweede reden waarom de waterlijn zo sterk geprefereerd wordt. Uit de vergelijking van de kaartjes in figuur 41, is te zien dat stukken wad die in droge toestand nooit kluten hebben om te foerageren, bij overvloeding ineens duizenden foeragerende kluten kunnen trekken. Dit is bijvoorbeeld het geval met de zuidkant van vak I, waar monster D genomen is op figuur 32. Zoals blijkt uit tabel 16 is de Nereïs dichtheid hier bijzonder groot, maar de horizontale weerstand eveneens erg groot. Als er water over een dergelijk gebied komt te lopen, neemt de horizontale weerstand af en wordt het een extra aantrekkelijke foerageergelegenheid vanwege zijn grote Nereïsdichtheid.

Een derde waarschijnlijk vrij onbelangrijke reden dat de kluut de waterlijn prefereert zou kunnen zijn dat de Nereïs automatisch gespoeld wordt en dat daar geen extra moeite voor gedaan hoeft te worden.

4D⁴ plaats van de hvp

Naast de invloed die de waterlijn op de plaats van vvp's en hvp's en die in het vorige hoofdstuk al ter sprake zijn gekomen, zijn er nog enkele andere factoren. Zwarts (1966) noemt een zestal mogelijkheden. Het ligt voor de hand dat het vormen van een hvp voor vogels van een soort allerlei voordelen voor elk individu heeft. De waakzaamheid voor predatoren kan tot een minimum teruggebracht worden, waardoor energie bespaard kan worden. De geluid en gedragssignalen die con effectief reactiesysteem op roofvogels mogelijk maken zijn soortspecifiek. Het zoeken naar een voor de kluut geschikt biotoop wordt door het massale effect tot een minimum beperkt. De milieu voorkeur is bij de kluut erg uitgesproken; weinig begroeiing of zelfs alleen maar water. De golfslag mag niet te hoog zijn omdat zwemmen dan te veel energie vergt. De lange poten van de kluut zijn geen echte zwempoten, zoals die van de eenden. We zien dat voor hvp 1 en 2 geldt dat de kluut veel

beschutting hebben van Spartinadammetjes, Heel vaak zien we de hvp's 1 en 2 op niet ondergelopen slik liggen. De keuze van deze hvp's hangt niet zichtbaar samen met een gelijkenis met het broedbiotoop.

De gewoontevorming speelt mijns inziens bij de kluut een vrij belangrijke rol. Vooral voor hvp 3 lijkt mij dit van belang, vanwege de betrekkelijk excentrische ligging ten opzichte van de foerageergebieden.

De sociabiliteit, het elkaar opzoeken is bij de kluten een opvallend sterk ontwikkeld gedrag en is er vrijwel zeker de oorzaak van dat er meestal geen kleinere hvp's zijn maar meestal slechts enkele grote.

Ook kunnen kluten vaak overtijen in de waterlijn, als de vloed niet tot aan de kwelderrand komt. Kennelijk prefereren ze het dan op niet dichtter naar het land toe te komen. Wel blijven ze dan op die plekken zitten waar ze hebben overtijd totdat het stuk allang weer droog is komen te liggen.

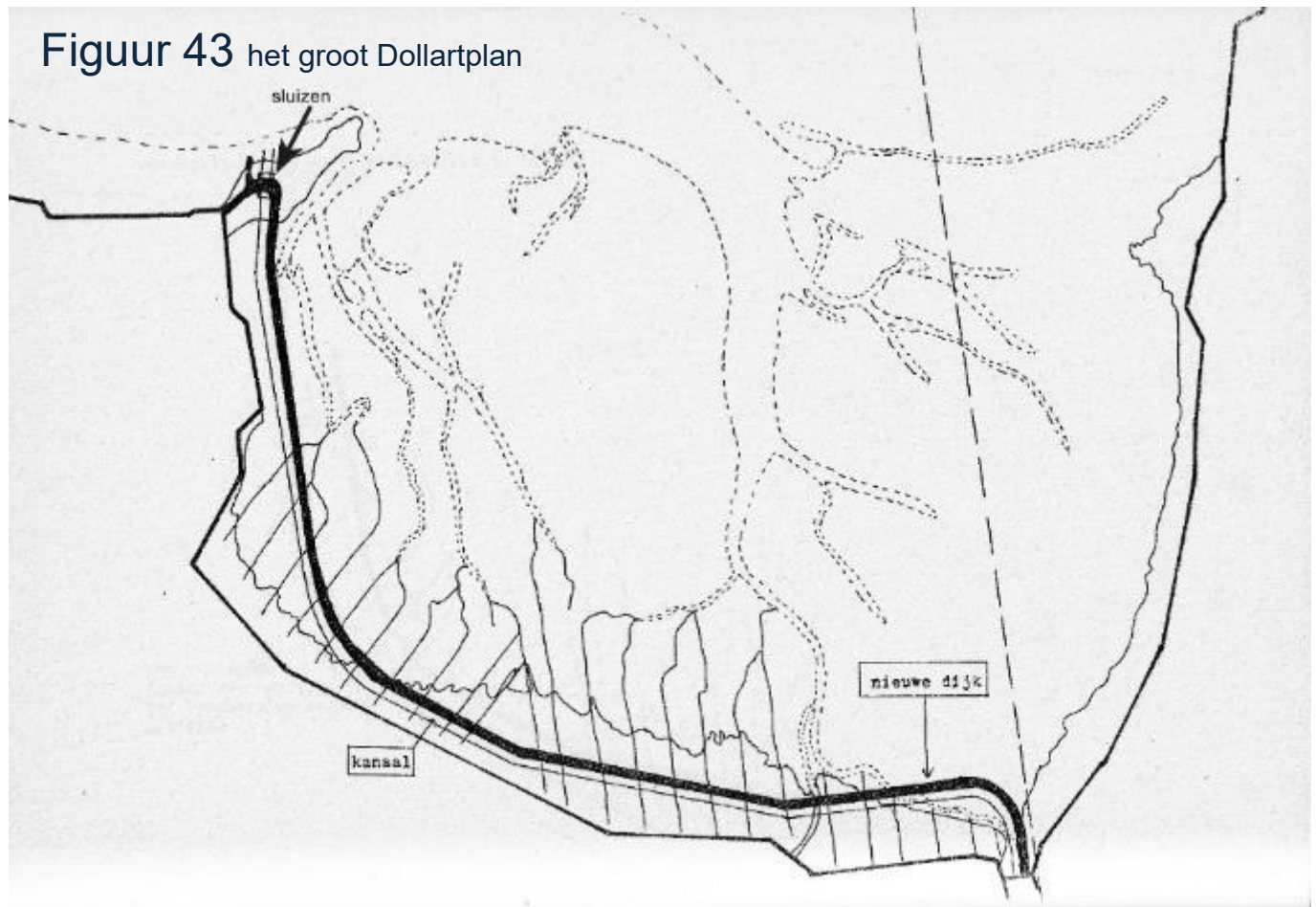
Kluten mijden over het algemeen de hoge begroeiing. Op de driehoek tussen de 10e en de 11e slenk waar een kwelderbegroeiing van ongeveer 10 cm hoogte was, heb ik verscheidene malen een hvp gezien. Hvp 3 heeft echter waarschijnlijk voor een groot deel zijn plaats te danken aan de extreem lage begroeiing en zijn beschutte ligging.

Met storm kunnen kluten zwemmend achter de zeeaster begroeiing overtijden, ze zoeken dan vooral beschutting tegen de golfslag. Eén maal heb ik kluten op het bouwland zien overtijen, dat was bij zeer zware storm en extreem hoge vloed.

5 Natuurbeschermingsaspecten

5A inleiding

Uit het onderzoek zijn een aantal conclusies naar voren gekomen over de te verwachten gevolgen van het aanleggen van een dijk van de Punt van Reide naar Nieuwe Statenzijl, waarin wordt voorzien in het plan welke door de regering is aanvaard (zie figuur 43), en ook over de voorzieningen die getroffen zouden kunnen worden om deze gevolgen zo gering mogelijk te maken (zie figuur 44). Voor de broed en trektijd zullen de gevolgen van de aan te leggen dijk verschillend zijn.



5B broedtijd

Van de 600 paar broedden er 75 op de Punt van Reide, 35 op het bouwland van de Joh. Kerkhovenpolder, 259 op dat deel van de kwelder dat binnendijks zal komen te liggen volgens het plan en 231 op het deel dat buitendijks zal komen te liggen (zie figuur 44). Hoewel op de buitendijkse terreinen elk jaar vrij veel legsels verloren gaan door een hoge vloed, is het toch waarschijnlijk dat het broedsucces voldoende is om de populatie in stand te houden. Aangezien een territorium, zoals we gezien hebben, aan bepaalde eisen wat betreft voedsel en veiligheid moet voldoen is het niet te verwachten dat er op het wad pal ten noorden van de nieuwe dijk territoria gevestigd kunnen worden. De belangrijkste reden hiervoor is dat het slibgehalte erg hoog zal moeten zijn omdat maaien in de broedtijd ook de meest frequente foerageermethode is en daarvoor een zachte bodem nodig is. Dit is voor de eerste jaren niet aannemelijk. We moeten dan ook verwachten dat de nestgelegenheid van 61% van de in de Dollart broedende kluten (369 van de 600 broedpaar) ongeschikt zal worden. Dat is 9% van de Nederlandse populatie en 4% van de N.W. Europese populatie. De enige manier om althans gedeeltelijk dit verlies te kunnen opvangen zou het aanleggen van enkele loodrecht op de nieuwe dijk liggende dammen van Spartina of rijshout kunnen zijn. Deze zouden een zone van een hoog slibgehalte kunnen doen ontstaan, welke geschikt zal zijn voor het vestigen van territoria met jongen. Dammen van Spartina hebben de voorkeur boven dammen van rijshout, omdat Spartina meer dekking voor de jongen bij gevaar biedt. De dammen zouden zolang moeten zijn dat er een strook van minimaal honderd meter breed

ontstaat, waarvan het bovenste laagje een lutumgehalte heeft dat hoger is dan 17%. Indien het mogelijk zou zijn om permanent in het in te dijken stuk kwelder ondiepe brakke plasjes te maken, zou dit als broedterrein voor de kluut geschikt zijn. Dit zou een soort van inlage worden, zoals er zovelen zijn in Zeeland. Zodra echter enige hogere begroeiing optreedt als gevolg van verzoeting wordt het volkomen ongeschikt als broedterrein voor de kluut.

5C trektijd

Levert de nieuwe dijk voor het broedseizoen 'slechts' verliezen op voor een betrekkelijk klein deel van de N.W. Europese kluten, voor de trektijd staan er veel grotere belangen op het spel. Zie hoofdstuk 4B.

In figuur 30 is aangegeven waar de kluten met laagwater foerageren. Het grootste deel (ong. 3/4) van het foerageergebied zal buiten de aan te leggen dijk vallen. Als door het aanleggen van de dijk of het omleiden van het bij Nieuwe Statenzijl geloosde water het slibgehalte van de slikken in het zuiden en oosten niet zal verminderen, zal de foerageergelegenheid van de pleisterende kluten slechts met ongeveer één vierde afnemen.

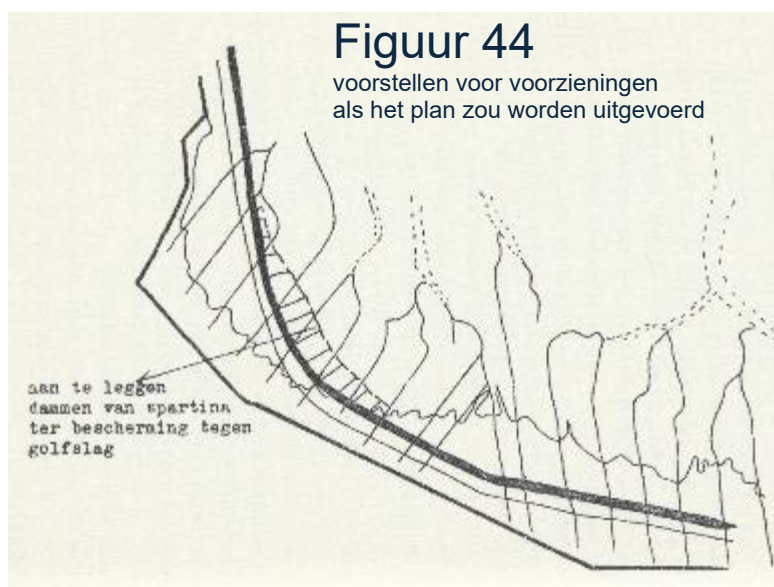
In figuur 27 is aangegeven waar de kluten tijdens hoogwater met een westen of noordwesten wind verblijven. Na aanleg van de nieuwe dijk komen dus alle gebieden waar nu de kluten van praktisch de hele Dollart hun hvp's vinden, binnendijks te liggen. In verband met het eerder geschetste gedrag, zullen de kluten er zeer waarschijnlijk niet toe over gaan om dan binnendijks te overtijden. Dit zou gestimuleerd kunnen worden door bijv. de ingepolderde kwelders om te vormen tot een ondiep water meer van bijv. 10 20 cm. diep. De moeilijkheid is natuurlijk dat een dergelijk meer snel zou verzoeten en dichtgroeien, waarna het geen enkele waarde meer voor de kluten zou hebben. Er zou dus een geregelde toevoer van zoutwater gegarandeerd moeten worden. Er zou ook geen hoge beplanting langs de dijk aangebracht moeten worden. Maar ook al zouden deze dingen gerealiseerd worden, dan nog is het niet zeker of de kluten er gebruik van zullen maken. Veel beter is het om enkele dammen van rijshout of Spartina loodrecht op de nieuwe dijk aan te leggen. Deze moeten de overtijende kluten bij een vloedhoogte tot 2 meter boven NAP tegen de golfslag beschermen. Het risico dat de Dollart sterk in waarde voor de pleisterende kluten zal verminderen, door gebrek aan een geschikte hvp is anders zeer groot. Mede in verband met het ongeschikt worden van twee andere belangrijke pleisterplaatsen n.l. de voormalige Lauwerszee en de Ventjagersplaten in het Haringvliet, zou dit wel eens zeer ernstige gevolgen kunnen hebben voor de overlevingskansen van de kluten op hun lange trektocht naar Frankrijk, Portugal en Marokko.

Zoals uit het bovenstaande blijkt heeft de Punt van Reide geen enkele betekenis voor de pleisterende kluten. Een eventueel te scheppen ruigtereservaat in het gebied van het Schanskerdiep dat binnendijks komt te liggen zal voor de kluut eveneens geen betekenis hebben.

Een begraaasd grasland op het binnendijkse kwelderterrein, zou voor de kluut te prefereren zijn boven een braak liggen en dus begroeid raken van dit land. Het lijkt echter niet verantwoord om te verwachten dat dit terrein zijn huidige functie als hvp zal behouden ook niet bij een volstrekte jachtrust. 96 Deze absolute jachtrust zal in elk geval zeer belangrijk zijn voor de buitendijkse terreinen en moet dan ook beschouwd worden als een minimum wat gedaan kan worden om de grote schade die aangericht wordt te beperken. Door een zoveel smaller worden of zelfs volledig wegvallen van de kwelderstrook, zal veel gemakkelijker versterking optreden tijdens hoogwater. Het zou dan ook zeer aan te bevelen zijn de toegang tot de dijk niet open te houden voor het publiek. Grote troepen kluten zijn bijzonder versterkingsgevoelig.

Tenslotte kunnen we stellen dat, behalve een stopzetting van de jacht voor alle buitendijkse terreinen, zowel voor de kluten in de broedtijd, als in de trektijd het van zeer groot belang is om enige dammen loodrecht op de nieuwe dijk aan te leggen zoals op figuur 44 is geschetst.

Deze dammen moeten zodanig zijn dat er een strook slik van tenminste honderd meter breed met een lutumgehalte van hoger dan 17 % ontstaat en de golfslag bij vloed tot 2 m boven NAP opgevangen wordt.



6 Literatuur

- Blasrijck, P. (1955). Zur derseitigen Brutvorkommen des Säbelschnäblers zwischen Ems und Jade. Orn. Mitt. 7e jrg. nr. 3.
- Braaksma, S. (1966). Vogels en zoogdieren. D.L.N. 69e jrg. no 1.
- Braaksma, S. en A. Timmerman (1969). De Avifauna van het Eems-Dollardgebied Limosa 42 no 3-4.
- Bub, H. (1958). Über den Säbelschnäbler und Grossen Brachvogel im Jadebusen bei Hochwasser. Die Vogelwarte 24.2.1967 bl. 135-142.
- Chapman, M. A. G. (1949). The thixotropy and dilatancy of a marine soil. J. Mar. Biol. Ass. 28 p. 123-140.
- Dantuma, R. en P. Glas (1968). Hoogwatertellingen in de Dollard van najaar 1966 tot voorjaar 1968. Waddenbulletin 3 jrg. 3.
- Ehlert, W. (1964). Zur Ökologie und Biologie der Ernährung einiger Limikolen Arten. J. für Orn. 105 Heft 1.
- Fresco, L. De slikken en kwelders van de Dollart. Rapport van het Lab. Voor Plantenöekologie R.U. Groningen.
- Frieswijk, Joh. J. v. en H. Bressen (1965). Het trappelen van voedselzoekende meeuwen D.L.N. 68 no 7/8.
- Glopper, R. J. de (1967). Over de bodemgesteldheid van het waddengebied. Rijksdienst voor IJsselmeerpolders, Van Zee tot Land 43 Tjeenk Willink
- Groenendaal, M. (1967). Voedselterritoria bij bosruiters. Aythya* jrg 6 nr.4. Grosskopf, G. (1964). Sterblichkeit und Durchschnittsalter einiger Küstenvögel. J. für Orn. 105: 427-449.
- Haeck, J. (1969). Dieren in Zuidelijk Flevoland. D.L.N.
- Heinroth, O. und M. (1924). Die Vogel Mitteleuropas.
- Holmes, R. T. and F. A. Pitelka (1968). Foodoverlap among coexisting sandpipers on Northern Alaskan tundra. Syst. Zool. Vol. 17 1968 no 3.
- IWRB Newsletter (1967). Waderworkinggroup. Counts in winter 1966 and spring 1967. No 23 / 24 July/ Dec. 1967.
- IWRB Newsletter (1969). Waderworkinggroup. No 27/28 July/Dec. 1969.
- Klomp, H. (1970). The determination of clutch-size in birds, a review. Ardea 58 afl. 1-2.
- Klopfer, P.H. and J. P. Hailman (1965). Habitatselection in Birds. Advances in the study of Behaviour volume 1, Lehrman, Hinde, Shaw. Academic Press.
- Kruuk, H. (1964). Predator and antipredator behaviour of the Black-headed Gull Behaviour Suppl. II.
- Lebret, T. (1964). Perspectieven voor de bescherming in het Deltagebied. (De betekenis van de successie van vegetatie en landschap) Natuur en Landschap 18 no 4.
- Linke, O. (1939). Die Biota des Jadebusenwattes. Helg. wiss. Meeresunters. 1. s. 201-348.
- Makkink, G.F. (1936). An attempt at an ethogram of the European Avocet with ethological and psychological remarks 9th Publication of the Vogeltrek-station Texel Ardea XXv
- Nelson, J. B. (1966) Population dynamics of the Gannet (Sula basana) at the Bass Rock. Journ. Anim. Ecol. 35 okt 66.
- Olney, P. J. S. (1967). Avocets their prey and predators Ibis 109 : 474.
- Oordt, G. J. van (1926). The recent breeding places of Avocet in N. W. Europe. Verh. 6. Internat. Ornithological Congr. Copenhagen : 223-226.
- Pough, R. (1951). Audubon Water Bird guide, New York.
- Preuss, N. O. (1966). Klyde. Feltornithologen 1-1966.
- Rooth, J. (1966). Vogeltellingen in het gehele Nederlandse Waddengebied augustus 1963. Limosa 39 no 4.
- Roselaar, K. (1968). Heka '68 Lelystadhaven. Aythya* 1968 no 5.
- Sluiters, J.E. (1958). Prismavogelboek.
- Streefkerk en c.s. (1960). Verslag van het vergelijkend onderzoek naar de wijze van voedselzoeken van enige soorten steltlopers. CJN uitg. 1960
- Swennen en c.s. (1957). Wadvogels en Bodemfauna. Een inleidend onderzoek naar de betrekkingen tussen Wadvogels en Bodemfauna. VWG NJN.
- Schlenker, R. (1968). Winter distribution of waders on the westcoast of Schleswig-Holstein. Corax 2 (3) : 92-108.
- Spaans, A. L. (1967). Watervogeltellingen in het gehele Nederlandse Waddengebied. Limosa 40 no 4.
- Timmerman, A. Jr. (1970). Het voormalige Lauwerszeegebied voor en in 1969 Bijdrage over het voorkomen van de kluut in Nederland. Waddenbulletin 1970 no 5.
- Tjallingii, S. T. (1969). Verslag van het nazomerkamp van de VWG van de NJN in de Dollart augustus 1969. Aythya no 4

- Tjallingii, S. T. (1969). Enige biotoopindrukken van klutengebieden in Denemarken en Schleswig Holstein. intern rapport RIN.
- Tjallingii, S.T. (1970). Inventarisatie van de in 1969 in Nederland broedende kluten De Levende Natuur okt. + nov. 1970.
- Vader, W. (1963). Zwemmende steltlopers. med. D.L.N. 66 no 10.
- Vader, W. (1964). A preliminary investigation into the reactions of the in-fauna of the tidal flats to tidal fluctuations in waterlevel. Neth. J. of Sea Research. 2. 2. 1964 p. 189 222.
- Vis, D. (1952). De Johannes Kerkhovenspolder een episode uit de herovering van de Dollard. Uitg. Maatsch. West-Friesl.
- Voorthuysen, J. H. v. und Ph. H. Kuenen (1960). Das Ems-Estuatium (nordsee). Ein Sedimentologisch Symposium. Ned. Geologische Verhandelingen van het Kon. Mijnmbouwkundig Genootschap. Geologische serie XIX s. 1-300.
- Voous, K. H. (1960). Atlas der Europese vogels.
- Voous, K. H. (1968). Geographische herkomst van de Nederlandse weidevogelgemeenschap. Het vogeljaar 13e jrg. 3.
- Vries, G. R. de (1967). Hoogwatertellingen Groningse kust. Aythya* 1967 no 1
- Wolff, . J. (1968). Een samenvatting van de gegevens over de kluten van het Deltagebied in de loop van het jaar. D.L.N. 71. blz. 35 -41.
- Wolff, W. J. (1969). Distributoon of Non Breeding waders in an estuarine area in relation to the distribution of theid food organisms. Ardea 57 afl 1/2.
- Zeegers, P. M. (1968). Friese kust weekend 28/29 sept. 1968 en half sept. 1967. Aythya* 1968 no 5.
- Zwarts, L. (1966). Hoogwatertellingen op Schier 1966. Schierboek 3 VWG NJN.
- Zwarts, L. (1967). Twee Hoogwatertellingen in de Dollart. D.L.N. 70 blz. 100
- Zwarts, L. (1968). Interessant foerageergedrag bij enkele steltlopers. Aythya* 1968 no 2.
- Zwarts, L. (1970). De betekenis van de Nederlandse Waddenzee voor Europese steltlopers. Waddenbulletin. 70 3.
- * Aythya is het blad van de Vogelwerkgroep van de Ned. Jeugdbond voor Natuurstudie.

7 Tabellen

Tabel 1

Kolonievorming van de kluut in verschillende broodplaatsen.

Waarnemer:	Plaats:	Land:	gem. min. afstand:	grootte kolonie:
S.T.Tjall.	Nissumfjord eiland	Den.	1,8 m	73 nesten
J.Wortel en van Eck	Vlieland kroonspolder	Ned.	3,1	63
T.H.v.d.Meulen	Priese IJsselmeerkust	,,	4,8	11
S.T.Tjall.	Nissumfjordoever	Den.	5,0	12
T.H.v.d.Meulen	Priese wadkust	Ned.	5,3	70
S.T.Tjall.	Punt van Reide kol.B	,,	5,4	12
,,	Dollart kwelderrand kol.A	,,	6,7	11
,,	Kordstrand wadkust	Doitsl.	12,0	20
Harthoorn	Schier oosterkwelder	Ned.	14,1	43
Eckhart	Zuidhoekinlage Zierikzee	,,	26,7	24
S.T.Tjall.	Bouwland Joh.Kerkhovenpolder	,,	62,0	10

Tabel 2

Gogovens kolonie B. Uiterste N.O. Punt van Reide, hooiland gras 30 cm.

nest:	datum:			min. afst.
	20-5	23-5	28-5	
1	3 ei +1 jong	leeg	leeg	230 cm
2	4 ,,	,,	,,	550 ,,
3	4 ,,	4 ei	,,	720 ,,
4	2 ,,	2 ,,	1 ei (koud)	550 ,,
5	4 ,,	2 ,, + 1 jong	lege dop	390 ,,
6	3 ,, + 1 jong	3 ,,	leeg	180 ,,
7	3 ,,	1 ,, + 1 jong	1 ei (koud)	180 ,,
8	4 ,,	4 ,,	leeg	400 ,,
9	2 ,, + 2 jong	1 ,,	lege dop	590 ,,
10	3 ,,	2 ,,	1 ei (koud)	900 ,,
11	?	4 ,,	leeg	870 ,,
12	?	4 ,,	,,	870 ,,
				gem. 540 cm
gem. 3,6 ei + jong per nest. 2,8 ei + jong			kol. verlaten	opp. 422 m ²
per nest				

Tabel 3

Gegevens kolonie A Kweldertje bij de Joh. Kerkhovenvolder

Datum:	aantal nesten:	gem. ei + jong:	4 ei, 3 ei, 2 ei, 1 ei, leeg, 2 ei+1j, 1j.							
19-5	11	3,2	7	1	2	1	-	-	-	-
23-5	16	3,0	9	-	1	2	1	1	2	-
28-5	14	2,0	7	-	-	2	5	-	-	-
29-5	14	2,0	7	-	-	2	5	-	-	-
5-6	oud:	1	1,0	-	-	-	1	-	-	-
	nieuw: B1B	1	3,0	-	1	-	-	-	-	-
rest is weggespoeld										
13-6	B1B, + B2B	2	3,0	1	-	1	-	-	-	-
20-6	,, ,,	2	3,0	1	-	1	-	-	-	-
28-6	B2B	1	4,0	1	-	-	-	-	-	-
1-7	,,	1	4,0	1	-	-	-	-	-	-
2-7	,,	1	4,0	1	-	-	-	-	-	-
3-7	,,	1	4,0	1	-	-	-	-	-	-
7-7	,,	1	-	-	-	-	-	1	-	-

Tabel 4

Gegevens over nest D1, D2, en D3.

nest:	datum:							hoogte	aantal
	13-6	17-6	18-6	19-6	24-6	3-7	7-7	+ NAP:	malen
									overspoeld:
D1	3 ei	3 ei	3 ei	3 ei	leeg	-	-	175 cm	$\frac{1}{2} \times$
D2	?	4 ,,	4 ,,	4 ,,	4 ei	leeg	-	200 ,,	0 x
					op uitk.				
D3	?	4 ,,	4	4 ,,	4 ei	2 ei	leeg	145 ,,	16 x

Tabel 5

Gegevens bouwland van de Joh. Merkhovonpolder

Perceel 8:

19-5: 24 kluten jagen zeer fel achter een haas aan die door dit perceel heen loopt.

Perceel 6:

20-5: 8 kluten zitten vermoedelijk te broeden.

Perceel 12:

20-5: 5 kluten zitten vermoedelijk te broeden.

Perceelen 2, 3 en 4:

20-5: nog geen kluten (?)

23-5: ong. 20 kluten, er wordt machinaal geschoffeld.

28-5: versch. kluten in perceel 2.

10-6: min. 3 adult broeden in perceel 2.

„ 20 „ „ „ „ „ 4 er is een baltsplaats.

11-6: in perceel 2 de nesten B 1 t/m 5 gevonden.

„ „ 4 eveneens nesten C 1 t/m 5 gevonden.

bietenveld

nest: datum: 10-6, 18-6, 25-6, 28-6, 1-7, 12-7, 19-7, min. afst.

B1	3 ei	3 ei	leeg	-	-	-	-	28 m.
B2	4 „	4 „	4 ei	4 ei	4 ei	1 ei	-	66
B3	3 „	4 „	4 „	4 „	4 „	leeg	-	205
B4	3 „	3 „	3 „	3 „	2 „	2 ei	2 ei	28
B5	3 „	3 „	3 „	leeg	-	-	koud	166

maaisveld

nest: datum: 12-6, 19-6, 25-6, 27-6, 12-7, min. afstand

C1	3 ei	1 ei	1 ei	-	-	16 m
		koud				
	2 „	4 „	4 „	4 „	leeg	6
C3	3 „	4 „	4 „	4 „	„	6
C4	3 „	1 „	leeg	-	-	17
C5	?	3 „	1 ei	-	-	17

gem. min.afst, bouw1.62,0 m

Tabel 6 percentages opwarptijd per uur

datum:	uur:	tijd	% opw.	temp:	datum:	uur:	tijd	% opw.	temp:
		t.o.v. tijd:					t.o.v. tijd:		
		HW:					HW:		
22-5	zon	zw.wind zononder 20.37		2j.	12-6	zon	geen wind zonop 4.20		2j.
18-19u.	+2.07	0%	10,3 °C		3-4u.	+0.50	53%	10,8 °C	
19-20u.	-1.07	52%	8,9		4-5u.	-0.10	0%	10,5	
30-5	zon	zw.wind zonop 4.28		4j.	5-6u.	-1.10	0%	10,5	
6-7u.	-2.02	75%	8,8 °C		6-7u.	-2.10	0%	12,1	
7-8u.	-3.02	60%	9,5		7-8u.	-3.10	0%	13,0	
8-9u.	-4.02	44%	10,0		8-9u.	-4.10	0%	14,0	
9-10u.	-5.02	8%	10,2		9-10u.	-5.10	0%	16,0	
10-11u.	-6.02	0%	13,0		10-11u.	-6.10	0%	17,5	
4-6	donker	kr.wind regen zononder 20.53		2j.	27-6	donker	m.wind notregen zononder		
13-14u.	+7.23	0%	12,5 °C				21.04		1j.
14-15u.	+6.23	38%	11,5		15-16u.	+5.34	?	16,0 °C	
15-16u.	+5.23	47%	11,5		16-17u.	+4.34	33%	15,1	
16-17u.	+4.23	86%	10,6		17-18u.	+3.34	79%	14,7	
17-18u.	+3.23	88%	10,4		15-6	zon	zw.wind zonop 4.37		2j.
6-6	zon	zw.wind zonop 4.22		1j.	9-10u.	-4.53	0%	21,6 °C	
4-5u.	-0.08	71%	4,5 °C		10-11u.	-5.53	0%	22,5	
5-6u.	-1.08	75%	6,0		11-12u.	-6.53	0%	23,6	
6-7u.	-2.08	64%	9,0		12-13u.	-7.53	0%	24,0	
7-8u.	-3.08	0%	11,0		13-14u.	-8.53	0%	24,6	
8-9u.	-4.08	0%	12,0		16-7	zon	zw. wind zon op 4.38		2j.
9-10u.	-5.08	0%	13,0		11-12u.	-6.52	0%	26,6 °C	
9-6	zon	zw.wind zononder 20.57		1j.	12-13u.	-7.52	0%	28,0	
16-17u.	+4.27	0%	17,9 °C		13-13.30	-8.52	0%	29,0	
17-18u.	+3.27	0%	16,5				zononder 20.53		
18-19u.	+2.27	0%	15,8		17-18u.	+3.23	0%	29,4 °C	
19-20u.	+1.27	0%	14,0		18-19u.	+2.23	0%	28,2	
20-21u.	+0.27	17%	12,5		19-20u.	+1.23	17%	27,0	
21-22u.	-0.33	31%	11,5		20-21u.	+0.23	49%	26,0	
10-6	zon	zw.wind zonop 4.21		1j.	21-22u.	-0.37	61%	24,5	
4-5u.	-0.09	35%	8,1 °C		17-7	zon	zw.wind zonop: 4.40		2j.
5-6u.	-1.09	20%	9,5		4-5u.	+0.10	57%	18,5 °C	
6-7u.	-2.09	0%	13,0		5-6u.	-0.50	68%	18,0	
7-8u.	-3.09	0%	16,0		6-7u.	-1.50	42%	20,0	
8-9u.	-4.09	0%	18,1		7-8u.	-2.50	0%	22,0	
9-10u.	-5.09	0%	19,2						

Tabel 6 (vervolg)

datum: uur: tijd % opw. temp:
t.o.v. tijd:
HW:

17-7 vervolg zononder 20.50

19-20u. +1.20 0% 14 °C
20-21u. +0.20 64% 12
21-22u. -0.40 85% 11

18-7 zonnig geen wind later bedekt

zonop 4.42 2j. + af en toe een vreemde

4-5u. +0.12 83% 13 °C
5-6u. -0.48 85% 14
6-7u. -1.48 75% 16
7-8u. -2.48 17% 17
8-9u. -3.48 0 % 18

zononder 20.50

Tabel 6 (vervolg)

18-7 (vervolg)

zononder 20.50

16-17u. +4.20 50% 18,8 °C
17-18u. +3.20 55% 18,2
18-19u. +2.20 47% 17,9
19-20u. +1.20 63% 17,2
20-21u. +0.20 56% 16,2
21-22u. -0.40 83% 15,8

19-7 zon geen wind zonop 4.43 1j.

11-12u. +9.19 0% 23 °C
12-13u. +8.19 0% 22
13-14u. +7.19 12% 21,5
14-15u. +6.19 0% 2 ,5
18-19u. +2.19 39% 20

Tabel 7

Sterke verandering van het percentage opwarmtijd per uur.

datum:	temperatuur °C	tijdstip v.d.	idem t.o.v.	weer:
bij zonsopgang:	ondergang:	sterke verand.:	na opg.:	voor onderg.:
22-5	9,5	19.00	1.30	zon zw.wind
30-5	9,5	9.00	4.00	,, ,, ,,
4-6	11,5	16.00	6.00	donker zwa-
				re regen matige wind
6-6	10	7.00	2.30	zon zw.wind
9-6	13	21.00	0.30	,, ,, ,,
10-6	10	5.00	0.30	,, ,, ,,
12-6	10,5	4.00	0.30	,, ,, ,,
27-6	15	17.00	4.00	donker mot-
				regen zw.wind
15-7	gem. 23,3			zon zw.wind
16-7	26,5	20.00	0.45	,, ,, ,,
16-7	gem. 27,8			,, ,, ,,
17-7	12,5	6.30	1.40	,, ,, ,,
17-7	20	20.00	0.45	,, ,, ,,
18-7	16,51	7.00	2.20	,, ,, ,,
18-7	17,3			bewolkt
				geen wind
19-7	gem. 21,3			zon zw.wind
gem.	11,7	15,1	2.12	2.00
				0.48 zonder regen

Tabel 8 Aktiviteitsprotkollen

datum:	tijd:	t.o.v.	totaal	four.	ter.	slap	poets	kijk	div.	niet
HW:	ex.	ex:	%:	verd.	ex:	%:	ex:	%:	ex:	%:
ad:juv:	ad:juv:	ad:juv:	ad:juv:	ad:juv:	ad:juv:	ad:juv:	ad:juv:	ad:juv:	ad:juv:	ad:juv:
12-6	9.40	1.30+	40	13 33	20 50	- -	3 7	4 10	- -	27 67
			18	18 100	- -	- -	- -	- -	- -	- -
17-6 ¹	11.30	2.50+	62	14 23	8 13	14 23	15 25	9 15	- -	48 77
			9	5 56	- -	1 11	- -	1 11	2 22	4 44
2	12.10	2.10+	49	2 4	4 8	22 45	17 35	4 8	- -	47 96
			4	3 75	- -	1 25	- -	- -	- -	1 25
3	15.10	0.50-	36	7 19	1 3	6 17	12 33	7 19	3 9	29 81
4	15.25	1.15-	32	14 43	- -	9 28	7 22	2 6	- -	18 57
			1	1 100	- -	- -	- -	- -	- -	- -
5	15.45	1.25-	32	18 57	2 6	6 19	3 9	2 6	1 3	14 43
			1	1 100	- -	- -	- -	- -	- -	- -
6	16.00	1.40-	29	4 14	- -	5 17	17 59	3 10	- -	25 86
			2	2 100	- -	- -	- -	- -	- -	- -
7	16.30	2.10-	24	9 38	4 17	5 21	5 21	1 14	- -	15 62
			1	1 100	- -	- -	- -	- -	- -	- -
18-6 ¹	12.00	3.00+	17	5 29	2 12	4 24	2 12	4 24	- -	12 71
2	12.30	2.30+	18	2 11	4 22	5 28	3 17	4 22	- -	16 89
			3	2 67	- -	- -	- -	- -	1 33	1 33
3	12.45	2.15+	15	8 53	- -	4 27	2 13	1 7	- -	7 47
4	13.15	1.45+	16	1 6	3 19	9 56	2 12	1 6	- -	15 94
			1	1 100	- -	- -	- -	- -	- -	- -
5	13.30	1.30+	15	- -	1 7	10 67	4 25	- -	- -	15 100
			2	1 50	- -	1 50	- -	- -	- -	1 50
6	13.45	1.15+	22	1 5	- -	12 55	9 41	- -	- -	21 95
			2	1 50	- -	1 50	- -	- -	- -	1 50
19-6 ¹	17.45	2.30-	36	15 42	9 25	- -	8 22	2 6	2 6	21 58
			2	2 100	- -	- -	- -	- -	- -	- -
2	18.15	3.00-	31	18 58	3 10	4 13	- -	5 16	1 3	13 42
			3	1 33	- -	- -	- -	- -	2 67	2 67
3	19.30	4.15-	37	18 49	5 13	2 5	9 24	2 5	1 3	19 50
			3	2 67	- -	- -	- -	1 33	- -	1 33
4	20.00	4.45-	30	16 53	2 7	2 7	8 27	1 3	1 3	14 47
			16	12 75	- -	2 12	- -	- -	2 12	4 25
20-6 ¹	4.20	0.20-	18	7 39	3 17	1 6	3 17	3 17	1 6	11 61
			16	14 87	- -	- -	1 6	1 6	- -	2 13
2	4.45	0.55-	24	9 37	5 21	1 4	7 34	2 8	- -	15 63
			22	20 91	- -	2 9	- -	- -	- -	2 9
3	5.15	1.25-	26	15 58	5 19	- -	4 15	2 8	- -	11 42
			15	15 100	- -	- -	- -	- -	- -	- -
4	5.45	1.55-	18	9 50	- -	5 28	3 17	1 6	- -	9 50
			19	17 90	- -	1 5	1 5	- -	- -	2 10
5	6.15	2.25-	15	6 40	1 7	2 13	4 27	2 13	- -	9 60
			4	3 75	- -	- -	1 25	- -	- -	1 25
6	6.45	2.55-	30	13 43	3 10	2 7	5 17	7 23	- -	17 57
			26	25 96	- -	- -	- -	- -	1 4	1 4
7	7.20	3.30-	24	11 41	2 8	2 8	8 38	1 4	- -	13 59
			15	14 93	- -	- -	1 7	- -	- -	1 7
8	8.10	4.20-	17	7 41	2 12	2 12	- -	5 29	1 6	10 59
			17	16 94	- -	- -	- -	- -	1 6	1 6
25-6 ¹	16.30	3.25+	34	16 47	3 9	6 18	6 18	3 9	- -	18 53
			9	9 100	- -	- -	- -	- -	- -	- -
2	17.30	2.25+	16	6 37	4 25	- -	1 6	4 25	1 6	10 63
			12	7 58	- -	1 8	2 17	1 8	1 8	5 42

Tabel 2a. Faeces adults

1) 29-5 verzameld bij kolonie A, van een kluit die tevoren gemaaid had maar ook geroerd en horizontaal gepikt had.

inhoud: - meer dan 27 nereis kaken
 - zeer veel borstels van nereis
 - enkele stukjes corophium
 - een kleine Copepoda

2) 30-5 verzameld bij kolonie A, bij monster 1 bij een stok, verzameld van kluiten die tevoren gemaaid hadden, de faeces zijn lange sporen genomen. Er zijn geen andere soorten op die plaats waargenomen.

inhoud: - meer dan 50 nereis kaken, vrij veel borstels van nereis
 - één hele corophium en vrij veel stukjes, enkele sprieten.
 - enkele Ostracoda

3) verloren gegaan

4) 6-6 verzameld bij de 18e slenk van kluit Ia₁, na veel maaien en hor.pikken.

inhoud: - veel corophium fragmenten
 - min. twee nereis kaken en enkele borstels van nereis.
 - veel plantaardig materiaal

5) 10-6 verzameld bij de 18e slenk van kluit Ca₂, na veel maaien.

inhoud: - min. 8 nereis kaken, vrij weinig borstels.
 - vrij veel corophium
 - enkele Diptera larven

6) 26-6 verzameld bij kolonie A ongeveer 40 meter van de dijk, na roeren en enkele malen hor. pikken in ondiep water.

inhoud: - min. 10 nereis kaken, veel borstels van nereis.
 - vrij veel corophium.

7) 26-6 verzameld bij kolonie A ongeveer 40 meter van de dijk, na roeren en enkele malen hor. pikken in ondiep water.

inhoud: - min. 2 nereis kaken, vrij veel borstels van nereis.
 - vrij veel corophium.

Tabel 2b(vervolg)

8) 1-7 verzameld bij kolonie A op een plaats waar kleine jongen en oude
fourageerden, de oude maaien.

inhoud: - min. 10 nerefs kaken
- één stukje corophium
- enkele Copepoda

9) 12-7 verzameld bij pol A_1 of A_2 in territorium van A, na veel maaien en
horizontaal pikken op het slik.

inhoud: - min. 9 nerefskaken vooral kleine, enkele stukjes van kleine nerefs,
en vrij veel nerefs korstels.
- enkele stukjes corophium

Tabel 10 Faeces juveniel

1) 28-5 bij steen bij kolonie A, van een een juv. die ongeveer twee weken oud was en die aan het roeren was. Snavel lengte 2,5 cm.

Inhoud: - 2/3 nereis kaken en vrij weinig borstels.
- enkele insecten delen

2) 30-5 verzameld bij kolonie A, van een jong wat uitsluitend gepikt had.

Inhoud: - drie nereis kaken
- zeer veel corophium
- zeer veel insectendelen, o.a. vleugelstukken.

3) 6-6 verzameld van een jong dat deze faeces in de hand produceerde

Inhoud: - resten van Copepoda
- veel dunne zandige kokervormen (Tanicé ?)
- enkele stukjes corophium
- 5 nereis kaken en vrij veel borstels van nereis

4) 15-7 verzameld van een jong dat deze faeces in de hand produceerde na pikken in de spartinastrand en in het wad. Dit was een jong van familie A.

Inhoud: - 1 nereis kaak, vrij veel nereis borstels
- enkele stukjes corophium
- verscheidene insectendelen, o.a. dekschilden, poten e.d.

5) 19-7 verzameld van een jong dat deze faeces in de hand produceerde na pikken in de spartinastrand en in het wad.

Inhoud: - 1 nereis kaak, vrij veel nereis borstels
- verscheidene insecten delen, o.a. poten, dekschilden, schildjes etc.
- enkele stukjes corophium

6) 19-7-verzameld van jong Y (andere grote jong), na pikken op de kwelder.

Inhoud: - veel insectenresten, o.a. poten vleugels, dekschilden en stukken van een kop.

7) 20-7 verzameld van jong dat wandelde in een kwelderplasje

Inhoud: - veel larven van Diptera, de meeste leeg, twee vol, zes koppen.
- 1 nereis kaak, enkele borstels van nereis.
- verschillende insectendelen, o.a. een stuk vleugel.

Tabel 11. Aktiviteitsprotokollen, fouraagemethoden

datum:	tijd:	tot. ex. four.	ad: juv. ex. %	pds	pns	pow	pdw	row	mns	nou	mdw	nerefs
				ex: %	ex: %	ex: %	ex: %	ex: %	ex: %	ex: %	ex: %	spoelen
12-6	9.40	40	13 33	-	-	-	-	2 15	1 6	1 8	1 8	6 45
			2 15	-	-	-	-	-	-	-	-	5 28
17-6 ¹	11.30	62	14 23	-	-	3 22	-	2 15	-	1 7	3 22	5 35
			9 56	-	-	1 6	1 20	-	1 20	-	2 40	-
	2 12.10	49	2 4	-	-	-	-	-	-	-	2 100	-
			4 3 75	-	-	2 67	1 33	-	-	-	-	-
	3 15.10	36	-	7 19	-	-	-	2 29	-	-	-	1 14
	4 15.25	32	-	14 43	-	3 21	2 14	-	-	-	-	1 7
			1 1 100	-	-	1 100	-	-	-	-	-	-
	5 15.45	32	-	16 57	-	2 11	2 11	-	-	-	5 28	9 50
			1 1 100	-	-	1 100	-	-	-	-	-	-
	6 16.00	29	-	4 14	-	-	-	1 25	-	-	-	2 50
			2 2 100	-	-	-	-	2 100	-	-	-	-
	7 16.30	24	-	9 38	-	2 22	1 11	-	-	3 33	3 33	-
			1 1 100	-	-	1 100	-	-	-	-	-	-
18-6 ¹	12.00	17	-	5 29	-	2 40	-	-	-	2 40	1 20	-
	2 12.30	18	-	2 11	-	-	-	-	-	1 50	1 50	-
			3 2 67	-	-	2 100	-	-	-	-	-	-
	3 12.45	15	-	8 53	-	1 12	1 12	1 12	-	-	3 37	2 25
	4 13.15	16	-	1 6	-	-	-	-	-	-	-	1 100
			1 1 100	-	-	-	-	1 100	-	-	-	-
	5 13.30	15	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
			2 1 50	-	-	-	-	1 100	-	-	-	-
	6 13.45	22	-	1 5	-	-	-	-	-	-	-	1 100
			2 1 50	-	-	-	-	1 100	-	-	-	-
19-6 ¹	17.45	36	-	15 42	-	3 20	-	-	-	1 7	-	9 60
			2 2 100	-	-	1 50	1 50	-	-	-	-	-
	2 18.15	31	-	18 58	-	4 22	1 6	-	-	7 39	6 33	-
			3 1 33	-	-	-	1 100	-	-	-	-	-
	3 19.30	37	-	18 58	-	1 6	1 6	1 6	11 61	-	4 22	-
			3 2 67	-	-	2 100	-	-	-	-	-	-
	4 20.00	30	-	16 53	-	4 25	1 6	-	9 56	1 6	1 6	-
			16 12 75	-	-	9 75	-	-	1 8	2 17	-	-
20-6 ¹	4.10	18	-	7 39	-	-	4 57	-	-	-	3 43	-
			16 14 87	-	-	1 7	11 79	2 14	-	-	-	-
	2 4.45	24	-	9 37	-	4 44	1 11	1 11	1 11	-	2 22	-
			22 20 91	-	-	10 50	8 40	-	-	-	-	-
	3 5.15	26	-	15 58	-	8 53	4 27	-	-	1 7	2 13	-
			15 15 100	-	-	6 40	7 47	-	-	1 7	1 7	-
	4 5.45	18	-	9 50	-	6 67	-	-	-	1 11	2 22	-
			19 17 90	-	-	13 90	1 6	-	2 12	-	-	-
	5 6.15	15	-	6 40	-	2 33	2 33	-	-	-	2 33	-
			4 3 75	-	-	3 100	-	-	-	-	-	-
	6 6.45	30	-	13 43	3 23	4 31	-	-	1 8	1 8	4 31	-
			26 25 96	3 12	9 36	3 12	-	-	10 40	-	-	-
	7 7.20	24	-	11 41	-	7 63	-	-	-	3 27	1 9	-
			15 14 93	-	-	11 79	-	-	2 14	1 7	-	-
	8 8.10	17	-	7 41	1 14	4 57	1 14	-	1 14	-	-	-
			17 16 94	2 12	3 19	1 6	-	-	10 62	-	-	-
25-6 ¹	16.30	34	-	16 47	-	2 12	-	-	11 69	2 12	1 6	-
			9 9 100	-	-	-	-	-	9 100	-	-	-
	2 17.30	16	-	6 37	-	2 33	1 17	-	-	-	2 33	1 17
			12 7 58	-	-	2 29	-	2 29	1 14	-	2 29	-
totaal adult			264 100	4 2 64	24 25	9 8	3 36	14 24	5 67	25 36	14	
totaal juv.			193 100	7 4 78	40 51	26 4	2 35	19 4	2 12	6 0	0	1 0,5

Tabel 12 Aantallen horizontale pikken en nereï's

waargenomen in territorium van fam A, situatie vrij droog wad.

datum:	duur protokol:			hp:		nereï's:		hp/nereï's:	begin tijd:
	min	min.		tot.	p/m	tot.	p/m		
	sec								
16-7	1	53	1,88	14	7,5	7	3,7	2,0	17.32
	4	33	4,55	43	9,5	17	3,7	2,5	17.40
	3	17	3,20	38	11,8	31	9,7	1,2	19.30
17-7	0	28	0,47	6	12,7	3	6,4	2,0	4.05
	1	06	1,10	7	6,4	1	0,9	7,0	4.10
	5	54	5,90	95	16,1	32	5,4	3,0	5.50
18-7	0	46	0,77	15	19,5	7	9,1	2,1	
	1	21	1,35	27	20,0	8	5,9	3,4	
19-7	3	00	3,00	71	23,6	11	3,3	6,4	12.20
	2	05	2,08	22	10,6	9	4,3	2,4	12.42
	3	14	3,23	52	16,1	15	4,6	3,5	13.10
	1	30	1,65	32	19,4	4	2,4	8,0	13.40
	3	12	3,20	49	15,3	8	2,5	6,1	18.20
20-7	4	16	4,27	58	13,6	43	10,1	1,3	11.30
	2	53	2,88	61	21,2	20	7,0	3,0	11.35
totaal gem.	39,53			590	14,9	216	5,5	2,7	

Tabel 13 Bodemonsters, genomen in de broedtijd in territorium A op 19-7, telkens één steekbus tenzij anders vermeld.

Monster 1, in het 'slenkje' bij pol 4, veel kleikorreltjes.

<i>Nereis diversicolor</i>	5 ex.	3 cm (0,91 ml)
	49 ex.	3 cm (0,54 ml)
totaal	54 ex.	(= $3456/m^2$) (1,45 ml)
<i>Macoma baltica</i>	56 ex.	van ongeveer 2 mm (0,19 ml)
	1 ex.	van 6 mm (0,03 ml)
<i>Corophium volutator</i>	7 ex.	resp. 1,1cm; 0,8cm; 3 x 0,6cm; 0,7cm en 0,4cm.
<i>Carcinus menus</i>	1 ex.	van 0,2 cm
rode wormpjes (<i>Heteromastus filimormis</i> ?)	5 ex.	
witte wormpjes (larven van <i>Diptera</i> ?)	7 ex.	

Monster 2, bij spartinapol 1 links, veel dood plantenmateriaal.

<i>Nereis diversicolor</i>	7 ex.	3 cm (1,50 ml)
	ongeveer 140 ex.	3 cm (1,04 ml)
totaal	147 ex.	(= $9408/m^2$) (2,54 ml)
<i>Corophium volutator</i>	3 ex.	resp. 1,1 cm; 0,8 cm; 0,8 cm.
<i>Macoma baltica</i>	1 ex.	van 2 mm
rode wormpjes (<i>Heteromastus filiformis</i> ?)	3 ex.	

Monster 3, halverwege spartinapol 4 en 5.

<i>Nereis diversicolor</i>	8 ex.	3 cm (1,96 ml)
	16 ex.	3 cm (0,12 ml)
totaal	24 ex.	(= $1536/m^2$) (2,08 ml)
<i>Corophium volutator</i>	9 ex.	resp. 1,1 cm; 3 x 0,9 cm; 0,8 cm; 0,7 cm; 0,6 cm; 0,5 cm; 0,3 cm. (+ kopstuk 0,6 cm)
<i>Macoma baltica</i>	15 ex.	van 4 mm
	22 ex.	van 3 mm
	26 ex.	van 2 mm
	1 ex.	van 1,3 mm
<i>Mya arenaria</i>	1 ex.	van 1,2 cm
<i>Hydrobia spec.</i>	1 ex.	

Tabel 13b (vervolg)

Monster 4, uit de kwelderrand, veel doodplantenmateriaal, veel graszaden, op het oppervlak zaten veel kleine steekvliegjes (gesl. Culicoides ?), stukken spartinawortel en stuk zeebies stengel.

Nereis diversicolor	11 ex.	3 cm (2,08 ml)
	10 ex.	3 cm (0,10 ml)
totaal	21 ex.	(= $1344/m^2$) (2,18 ml)

Corophium volutator	$\frac{1}{2}$ ex.
---------------------	-------------------

Macoma baltica	1 ex. van 2 mm
----------------	----------------

Hydrobia spec.	2 ex.
----------------	-------

witte wormpjes (larven van Diptera ?) 26 ex. door de zeef in een doek opgevangen.

rode wormpjes (Heteromastus filiformis ?) 5 ex.

Monster 5, plasje op de kwelder, bij de grens tussen de spartinazône en de eigenlijke kwelder, zeer veel kleine kleikorreltjes, die de bodem van de zeef bedekken, één stukje Puccinellia maritima.

Nereis diversicolor	1 ex. van 2,0 cm (0,04 ml)
	1 ex. van 1,5 cm (0,03 ml)
totaal	2 ex. (= $128/m^2$) (0,07 ml)

Corophium volutator	1 ex. van 0,8 cm
---------------------	------------------

Hydrobia spec. (dood)	1 ex.
-------------------------	-------

witte wormpjes (larven van Diptera ?) 8 ex.

Monster 6, geen steekbus gebruikt maar met de hand wat van de bovenste laag afgeschraapt, in het kwelderplasje op de grens van de spartinazône en de eigenlijke kwelder, de jongen van rood-wit waren hier aan het maaien, dieper dan 0,5 cm is zwart.

Nereis diversicolor	4 ex.	3 cm (0,06 ml)
---------------------	-------	------------------

Corophium volutator	1 ex. van 1,6 cm
---------------------	------------------

witte wormpjes (larven van Diptera ?) zeer veel: uit een klein deel op een doek uitgezeefd: 40 ex. van zeer wisselende grootte, de kleinsten ong. 1,5 mm en de grootsten ong. 6 mm lang, gemiddeld ongeveer 3 mm.

Tabel 13c(vervolg 2)

Monster 7, hovenste 3 cm met schop vlak bij monster 1.

<i>Nereis diversicolor</i>	6 ex. van 2 - 2,5 cm (0,15 ml)
	8 ex. van 1,5 - 2 cm (0,18 ml)
	25 ex. van 1 - 1,5 cm (0,26 ml)
	20 ex. 1 cm (0,03 ml)
totaal	59 ex. + 3 kopstukken van 1 cm , 2 cm, en 2,5 cm.
<i>Corophium volutator</i>	4 ex. van resp. 1,0 cm, 2 x 0,8 cm, 0,7 cm.
<i>Macoma baltica</i>	6 ex. van ong. 2 mm
<i>Carcinus menus</i>	1 ex. van ongeveer 2 cm
wit wormpje (larve van Diptera ?)	1 ex. van 0,5 cm.

Tabel 14 Tellingen van kluten in de Dollart

datum:	bron:	Ned. Dollart	Duitse Dollart:
1963 23-8	Rooth (1966)	16.743	
1966 2-10	Zwarts (1967)	13.300	2700
14-11	„ „	3.400	
18-12	Dantuma en Glas (1968)	120	
1967 15-1	„ „ „ „	-	
12-2	„ „ „ „	-	
12-3	„ „ „ „	610	
16-4	„ „ „ „	1.070	
1-5	„ „ „ „	1.270	
28-5	„ „ „ „	920	
26-8	NJW	7.800	
1-10	„ „	10.550	
15-10	Dantuma en Glas (1968)	12.430	
12-11	„ „ „ „	6.700	
17-12	„ „ „ „	-	
1968 20-1	„ „ „ „	1	
18-2	„ „ „ „	-	
17-3	„ „ „ „	2.820	
28-4	„ „ „ „ (ongepubl.)	1.480	
12-5	„ „ „ „	825	
16-6	„ „ „ „	854	
14-7	„ „ „ „	660	
11-8	„ „ „ „	11.450	
13-10	„ „ „ „	14.870	
17-11	„ „ „ „	13	
22-12	„ „ „ „	-	
1969 19-1	„ „ „ „	-	
16-2	„ „ „ „	-	
16-3	„ „ „ „	1	
20-4	„ „ „ „	1.138	
20, 21, 22-5	Tjallingii (ongepubl.)	1.200	
6-7	„ „ „ „	850	
14-7	„ „ „ „	2.090	
21-7	„ „ „ „	5.800	
6-8	„ „ „ „	10 - 15.000	
13-8	„ „ „ „	12.000	

Tabel 14b (vervolg)

1969	15-8	Tjallingii (1969)			8.900	1590
	17-8	„	„		6.940	3000
	23-8	„	(ongepubl.)		6.550	
	28-8	„	„		8.400	
	4-9	„	„		4.650	
	11-9	„	„		4.820	
	23-9	„	„		8.400	
	1-10	„	„		10.300	
	12-10	Dantuma en Glas (ongepubl.)			4.432	
	23-11	„	„	„	3.050	
	14-12	„	„	„	-	

Tabel 15 Voorragoren van andere vogels dan de kluut in hetzelfde biotoop vanuit de hut tussen de 13e en 14e slenk.

Krombekstrandloper

datum:	tijd in min:	pikbew. / min:	nerefs / min:	waarn:	situatie:
5-9	2,98	26,0	4,0	ST	diatomeeën wad

Kievit

18-9	5,17	6,2	2,1	,,	3e spoor idem
	6,00	3,5	0,7	G de V.	,, ,, ,,
	6,00	6,7	0,7	,,,,	,, ,, ,, ,,

Kapmeeuw

25-9	0,95	?	3,2	,,,,	,, rand II bij hut
	2,48	?	0,4	,,,,	,, verderop in I
	2,88	?	1,4	,,,,	,, ,, ,, ,,

Wulp

14-10	4,02	?	3,5	ST	vak II, nstr I
-------	------	---	-----	----	----------------

Zilverplevier

17-10	6,08	?	2,3	,,	,, ,, ,,
	1,33	?	3 nerefs + krabje	,,	,, ,, ,,
	7,67	?	2,1	,,	,, ,, ,,
	7,33	?	3,3	,,	,, ,, ,,
	3,17	?	3,5	,,	,, ,, ,,

Tabel 16 Gegevens over het verband tussen het voorkomen van fouregorrende kluten, de horizontale bodenweerstand en het voorkomen van bodemdieren.

monsterplaatsen :			A	B	C	D
horizontale bodenweerstand in gf			20	70	160	200
„	„	„ „	30	80	190	190
„	„	„ „	10	70	190	180
„	„	„ „	10		165	200
gemiddelde hor. bodenweerstand in gf			17	73	175	193
reduktielengte begint op diepte in cm's			± 3	± 4	± 3	1-1,5
waterlengte in cm's			0,5-1,5	0-0,5	0,5-2	0-0,5
nereis ex. tot 25 cm diep			12	12	17	24
„	ml	„ „ „ „	2,11	1,56	2,07	2,81
„ ex. tot 12,5 cm diep zelfde plaats			8	8	14	19
„	ml	„ „ „ „ „ „	0,84	1,26	1,42	1,73
Corophium ex.			12	?	46	8
Heteromastus ex.			39	3	16	?

Tabel 17 De verdeling van kluten over de Dollart

datum:	totaal hele Ned. Dollart:	ex. in de oostelijke D.	= %
13-7		980	47
14-7	2.100		
21-7	5.800	2.860	49
29-7	?	1.450	?
6-8	10-15.000	7.480	75-50
13-8	min. 12.000	11.360	?
15-8	8.900	4.410	50
17-8	ong. 7.000	4.200	ong. 60
23-8	?	6.340	?
27-8		4.470	53
28-8	8.400		
3-9		4.030	
4-9	4.650		87
11-9	4.820		
12-9		2.780	58
23-9	8.400	4.340	52
1-10	10.300	5.820	56

Tabel 18 Horizontale bodemweerstand bij opkomend water

situatie :	diepte van het water:	horizontale bodemweerstand:	gem:
I	droog	200	
		250	
		400	
		250	
		280	
			276
II	0 - 2 cm	180	180
III	3 - 6 cm	250	
		180	
		170	
		190	
			197
IV	7 - 10 cm	140	
		140	
		130	
			137
V	11 - 20 cm	110	
		140	
		130	
			127

Tabel 19 Protokollen met maasbewegingen en merels

nos	datum	situatie	tijdsduur		maasbew.		merels		n/n	begin- tijd	
			min:	min:	tot:	tot:	tot:	tot:			
			sec:		p.min:	p.min:	p.min:	p.min:			
vanuit de auto op de dijk bij territorium van fam. A.											
1 ⁿ	16-7	II water 2-3cm	1 01	1,02	49	48	?	?	?	12.40	
2 ⁿ	19-7	III „ ± 3cm	0 38	0,63	29	46	-	-	-		wel slik- ken
3 ⁿ		II „ ± 2cm	0 24	0,40	13	33	-	-	-		„
4 ⁿ		II „ „ „	4 00	4,00	88	22	2	0,5	44		„
5 ⁿ		II „ „ „	2 26	2,43	37	15	-	-	-		„
6 ⁿ		II „ „ „	0 48	0,80	24	30	?	?	?		
7 ⁿ		II „ „ „	1 32	1,53	76	50	?	?	?		
8 ⁿ		II „ „ „	3 27	3,45	113	33	4	1,2	28		
9 ⁿ		II „ „ „	1 24	1,40	60	43	?	?	?		
10 ⁿ		II „ „ „	2 02	2,03	66	32	?	?	?		
vanuit de hut tussen de 13e en 14e slenk.											
11 ⁿ	5-9	III water ± 5cm	5 12	5,35	312	59	3	0,5	-	18.54	ver weg
12	10-9	I diat. wad	4 18	4,33	?	?	35	8,1	?	9.30	
13		I „ „	1 18	1,33	?	?	7	5,2	?	10.13	
14		I nat wad	1 36	1,60	40	25	16	10,0	2,5	15.15	
15		I „ „	5 17	5,28	206	39	28	5,3	7,4	15.20	
16		I „ „	3 14	3,23	89	28	21	6,5	4,2	15.30	
17		I „ „	3 04	3,07	85	28	16	5,2	5,3	15.56	
18		I „ „	3 26	3,43	109	32	23	6,7	4,7	16.00	
19	12-9	I in spoor II	3 09	3,15	104	33	29	9,2	3,6	16.25	
20	23-9	I nat wad	4 39	4,65	180	39	25	5,4	7,2	16.20	
21		I „ „	4 58	4,97	142	29	23	4,7	6,2	16.30	
22		I „ „	2 06	2,10	?	?	9	4,3	?	16.35	
23		I „ „	1 14	1,23	?	?	8	6,5	?	„	
24		I „ „	2 26	2,43	?	?	16	6,6	?	„	
25	25-9	I „ „	3 40	3,67	117	32	19	5,2	6,2	6.45	
26		I „ „	0 43	0,75	30	48	5	6,7	7,2	7.50	
27		I „ „	0 35	0,58	42	72	5	8,6	8,4	8.00	
28		II water ± 1 cm	1 32	1,53	89	58	10	6,5	9,9	9.54	
29		II „ „ „	1 36	1,60	68	43	16	10,0	4,2	10.00	
30		III „ 3-5cm	1 49	1,82	147	81	10	5,5	14,7	10.10	
31		IV „ tot buik	3 10	3,17	101	32	28	8,8	3,6	10.20	
32		IV „ „ „	2 13	2,22	?	?	15	6,7	?	10.25	
33		III „ 3-5cm	2 02	2,03	190	94	?	?	?	10.00	
34		III „ „	1 48	1,80	162	90	?	?	?	10.04	
35		III „ „	0 26	0,43	39	91	?	?	?	10.06	
36		III „ „	0 45	0,75	54	72	?	?	?	10.10	
37	28-9	III „ beneden gew.	0 36	0,60	45	75	?	?	?	12.17	
38		IV „ boven gewr.	0 13	0,22	21	95	?	?	?	12.20	GB
39		II „ ± 1 cm	1 20	1,33	97	73	?	?	?	12.23	
40		III „ beneden gew.	0 25	0,42	44	105	?	?	?	12.26	GB
41 ⁿ		?	0 17	0,28	18	64	?	?	?	12.26	GB
42 ⁿ		?	1 39	1,65	118	72	?	?	?	12.35	GB
43		III „ ± 3 cm	1 22	1,37	130	95	?	?	?	12.43	GB
44		II „ ± 2 cm	0 56	0,93	60	65	?	?	?	12.45	GB
45		III „ ± 4 cm	4 12	4,20	296	71	?	?	?	12.48	
46		III „ tot gowr.	4 12	4,20	300	72	?	?	?	12.48	GB

Tabel 19 (vervolg)

no:	datum:	situatie:	tijdsduur:		maaibew:		nereis:		m/n	begintijd:	
			min:	min:	tot:	tot:	tot:	tot:			
			sec:		p.min:	p.min:	p.min:	p.min:			
47	28-9	IV water boven gew.	1	17	1,28	69	54	? ?	?	12.50	
48		IV ,, ± 8 cm	1	17	1,28	64	50	?? ?	?	12.00	GB
49		V zwent	4	10	4,17	60	14	? ?	?	13.42	
50		V ,,	4	10	4,17	74	18	? ?	?	13.42	GB
51	14-10	II water 0-2cm	1	20	1,33	65	49	? ?	?	11.45	
52		II ,, ,,	1	05	1,08	75	69	? ?	?	11.45	
53		II ,, ± 2 cm	1	05	1,08	59	55	? ?	?	11.45	
54		II ,, ,,	0	43	0,72	48	67	? ?	?	12.08	
55		III ,, 4-5cm	2	31	2,52	174	69	? ?	?	12.10	
56		II ,, ± 2 cm	1	49	1,82	81	44	? ?	?	12.15	
57		II ,, ,,	1	07	1,12	48	43	7 6,3	6,8	12.16	
58		III ,, ± 4 cm	2	00	2,00	112	56	17 8,5	6,5	12.30	
59		III ,, ± 3 cm	0	58	0,97	64	66	6 6,2	10,7	12.32	
60		III ,, ± 4 cm	1	01	1,02	76	74	7 6,9	12,7	12.33	
61		III ,, 3-4 cm	2	29	2,58	166	64	19 7,3	8,7	12.36	
62		III ,, 4-5 cm	2	11	2,18	163	75	8 3,7	20,4	12.40	
63		II ,, ± 2 cm	3	22	3,37	183	54	31 9,2	5,9	12.45	
64		III ,, 2-3 cm	3	26	3,43	212	62	21 6,3	10,0	12.41	
65		III ,, 3-5 cm	3	06	3,10	217	70	16 5,2	13,6	12.53	
66		II ,, 1-2 cm	2	35	2,58	135	52	11 4,3	12,2	12.55	
67		IV ,, tot buik	1	37	1,62	51	31	4 2,5	12,7	13.10	
68		V zwent	4	06	4,10	65	16	14 3,4	4,6	13.25	
69		V ,,	1	24	1,40	23	16	8 5,7	2,9	13.29	
70	17-10	IV water ± 7 cm	1	20	1,33	72	54	? ?	?	14.25	
71		IV ,, ,,	1	07	1,12	49	44	? ?	?	14.28	
72		IV ,, 9-10 cm	1	20	1,33	48	36	? ?	?	14.29	
73		IV ,, ± 8 cm	2	11	2,18	112	51	? ?	?	14.30	
74		IV ,, tot buik	0	50	0,83	33	40	? ?	?	14.32	
75		II ,, ± 2 cm	0	51	0,85	51	60	10 11,8	5,1	14.29	
76		II ,, 2 cm	10	14	10,23	389	38	102 10,0	3,7	15.00	
77		III ,, ± 4 cm	6	12	6,20	335	54	55 8,9	6,1	15.10	
78		III ,, ± 3 cm	2	53	2,88	190	66	30 10,4	6,3	15.20	
79		II ,, ± 2 cm	2	40	2,67	146	55	34 12,7	4,3	15.30	
80		II ,, ,,	3	02	3,03	192	63	23 7,5	8,3	15.37	
81		III ,, 4-5 cm	4	15	4,25	272	64	48 11,3	5,7	15.40	
82		IV ,, 8cm tot b.	0	48	0,80	37	46	10 12,5	3,7	15.39	
83		IV ,, tot buik	2	20	2,33	77	33	18 7,7	4,3	15.41	
84		IV ,, ,,	2	20	2,33	94	40	19 8,2	4,9	15.54	
85		IV ,, ,,	5	08	5,13	219	43	33 6,4	6,6	16.00	
86		IV ,, ,,	2	35	2,58	82	37	20 7,7	4,1	16.08	
87		IV ,, ,,	4	38	4,63	104	22	25 5,4	4,2	16.11	
88		IV ,, ,,	2	51	2,85	81	28	? ?	?	16.15	
89		III ,, 4-5 cm	1	47	1,78	121	68	10 5,6	12,1	16.20	
90		V zwent	2	56	2,93	84	29	19 6,5	4,4	16.40	
91		IV water tot buik	1	32	1,53	75	49	13 8,5	5,8	16.43	

* van dit protokol werden de nereis waarnemingen niet gebruikt

" dit protokol werd wegens onbetrouwbaarheid geheel buiten beschouwing gelaten
 CB andere waarnemer dan de andere protokollen (G.Bakker), rest eigen waarnemingen.

Tabel 19^b (vervolg)

no:	datum:	situatie:	tijdsduur:		maaibew:		nereis:		m/n	begintijd:	
			min:	min:	tot:	tot:	tot:	tot:			
			sec:		p.min:	p.min:					
47	28-9	IV water boven gew.	1 17	1,28	69	54	?	?	?	12.50	
48		IV ,, ± 8 cm	1 17	1,28	64	50	??	?	?	12.00	GB
49		V zwemt	4 10	4,17	60	14	?	?	?	13.42	
50		V ,,	4 10	4,17	74	18	?	?	?	13.42	GB
51	14-10	II water 0-2cm	1 20	1,33	65	49	?	?	?	11.45	
52		II ,, ,,	1 05	1,08	75	69	?	?	?	11.45	
53		II ,, ± 2 cm	1 05	1,08	59	55	?	?	?	11.45	
54		II ,, ,,	0 43	0,72	48	67	?	?	?	12.08	
55		III ,, 4-5cm	2 31	2,52	174	69	?	?	?	12.10	
56		II ,, ± 2 cm	1 49	1,82	81	44	?	?	?	12.15	
57		II ,, ,,	1 07	1,12	48	43	7	6,3	6,8	12.16	
58		III ,, ± 4 cm	2 00	2,00	112	56	17	8,5	6,5	12.30	
59		III ,, ± 3 cm	0 58	0,97	64	66	6	6,2	10,7	12.32	
60		III ,, ± 4 cm	1 01	1,02	76	74	7	6,9	12,7	12.33	
61		III ,, 3-4 cm	2 29	2,58	166	64	19	7,3	8,7	12.36	
62		III ,, 4-5 cm	2 11	2,18	163	75	8	3,7	20,4	12.40	
63		II ,, ± 2 cm	3 22	3,37	183	54	31	9,2	5,9	12.45	
64		III ,, 2-3 cm	3 26	3,43	212	62	21	6,3	10,0	12.41	
65		III ,, 3-5 cm	3 06	3,10	217	70	16	5,2	13,6	12.53	
66		II ,, 1-2 cm	2 35	2,58	135	52	11	4,3	12,2	12.55	
67		IV ,, tot buik	1 37	1,62	51	31	4	2,5	12,7	13.10	
68		V zwemt	4 06	4,10	65	16	14	3,4	4,6	13.25	
69		V ,,	1 24	1,40	23	16	8	5,7	2,9	13.29	
70	17-10	IV water ± 7 cm	1 20	1,33	72	54	?	?	?	14.25	
71		IV ,, ,,	1 07	1,12	49	44	?	?	?	14.28	
72		IV ,, 9-10 cm	1 20	1,33	48	36	?	?	?	14.29	
73		IV ,, ± 8 cm	2 11	2,18	112	51	?	?	?	14.30	
74		IV ,, tot buik	0 50	0,83	33	40	?	?	?	14.32	
75		II ,, ± 2 cm	0 51	0,85	51	60	10	11,8	5,1	14.29	
76		II ,, 2 cm	10 14	10,23	389	38	102	10,0	3,7	15.00	
77		III ,, ± 4 cm	6 12	6,20	335	54	55	8,9	6,1	15.10	
78		III ,, ± 3 cm	2 53	2,88	190	66	30	10,4	6,3	15.20	
79		II ,, ± 2 cm	2 40	2,67	146	55	34	12,7	4,3	15.30	
80		II ,, ,,	3 02	3,03	192	63	23	7,5	8,3	15.37	
81		III ,, 4-5 cm	4 15	4,25	272	64	48	11,3	5,7	15.40	
82		IV ,, 8cm tot b.	0 48	0,80	37	46	10	12,5	3,7	15.39	
83		IV ,, tot buik	2 20	2,33	77	33	18	7,7	4,3	15.41	
84		IV ,, ,,	2 20	2,33	94	40	19	8,2	4,9	15.54	
85		IV ,, ,,	5 08	5,13	219	43	33	6,4	6,6	16.00	
86		IV ,, ,,	2 35	2,58	82	37	20	7,7	4,1	16.08	
87		IV ,, ,,	4 38	4,63	104	22	25	5,4	4,2	16.11	
88		IV ,, ,,	2 51	2,85	81	28	?	?	?	16.15	
89		III ,, 4-5 cm	1 47	1,78	121	68	10	5,6	12,1	16.20	
90		V zwemt	2 56	2,93	84	29	19	6,5	4,4	16.40	
91		IV water tot buik	1 32	1,53	75	49	13	8,5	5,8	16.43	

' van dit protokol werden de nereis waarnemingen niet gebruikt

" dit protokol werd wegens onbetrouwbaarheid geheel buiten beschouwing gelaten
GB andere waarnemer dan de andere protokollen (C.Bakker), rest eigen waarnemingen.

Tabel 20

Statistische bewerking van de gegevens van de waterlijn

situatie	0 cm	0 - 2 cm	3 - 6 cm	7 - 10 cm	11-20 cm	totaal
nummer	I	II	III	IV	V	
minuten	45,80	26,98	32,21	26,34	8,43	137,54

maaiër

gevonden	1150	1786	3820	1389	306	8451
verwacht	1627	1656	2645	1729	794	8451
verschil	+477	-130	-1175	+340	+488	0
log verschil	2,678	2,114	3,070	2,531	2,688	
x^2	5,357	4,228	6,140	5,063	5,377	
log verwacht	3,211	3,219	3,422	3,237	2,900	
$x^2 - \log \text{verwacht}$	2,146	1,009	2,718	1,825	2,477	
$)^2$	139,5	10,2	522,0	66,9	299,9	

nercis

gevonden	285	244	247	185	41	987
verwacht	330	194	232	189	61	987
verschil	+95	-50	-15	+4	+20	0
log verschil	1,653	1,699	1,176	0,602	1,301	
x^2	3,306	3,398	2,352	1,204	2,602	
log verwacht	2,519	2,288	2,365	2,276	1,785	
$x^2 - \log \text{verwacht}$	0,797	1,110	-0,010	-1,072	0,817	
			-1+0,990	-2+0,928		
$)^2$	6,27	12,8	0,975	0,0847	6,57	

nercis waarbij situatie II en III zijn samengenomen, zonder IV en V.

gevonden	285	491	776
verwacht	338	438	776
verschil	+53	-53	0
log verschil	1,724	1,724	
x^2	3,448	3,448	
log verwacht	2,529	2,642	
$x^2 - \log \text{verwacht}$	0,919	0,806	
$)^2$	8,29	6,40	