
TERRITORIAAL GEDRAG BIJ WULPEN BUITEN
HET BROEDGEBIED

Bruno Ens

Leo Zwarts

INLEIDING

Dit artikel geeft een beschrijving van het territoriale gedrag van wulpen die voedselzoeken op het wad. Ook zullen we ingaan op de vraag wanneer en waarom wulpen voedselterritoria verdedigen.

Voor een verantwoording van de gebruikte methoden en een overzicht van het onderzoeksgebied -het wad nabij Paesens en Moddergat- wordt verwezen naar het vorige nummer van Watervogels (Ens & Zwarts, 1980) waar een artikel over de voedseloecologie van de wulp is opgenomen.

ETHOGRAM

Begonnen zal worden met een uitvoerige beschrijving van alle gedragingen (=ethogram) die we in onze studie hebben opgemerkt.

Dit ethogram is gebaseerd op ca. 400 uur nauwkeurig protokolleren van individuele wulpen -meestentijds van kleurringen voorzien-, aangevuld met incidentele observaties verzameld tijdens vele honderden uren tellen en ringlezen.

Fourageren: het zoeken naar en eten van prooien. Deze activiteit neemt gedurende de laagwaterperiode verreweg de meeste tijd in beslag: fourageerpercentages lager dan 80% zijn zeldzaam. Het vaststellen of een prooi gegeten wordt levert zelden moeilijkheden op. Er bestaat een aanzienlijke variatie tussen prooien. De hannes-tijd (door Joke Bloksma ingevoerde Nederlandse vervanging van het

engelse "handling-time") van sifo's van slijkgapers (*Scrobicularia plana*) bedraagt een fraktie van een seconde; soms worden er meer dan 10 per minuut gegeten. Bij het leegeten van een zeer grote strandgaper (*Mya arenaria*) van 10 cm. lang daarentegen kan het vele minuten duren, voordat alle brokken vlees uit de grond getrokken zijn. Meestal worden de prooien of stukken prooi afgespoeld voor het inslikken. Als het wad op een zinderende zomerdag vrijwel geheel uitgedroogd is aan het eind van de laagwaterperiode, kunnen de wulpen soms vele meters afleggen op zoek naar een spoelplasje.

Het vaststellen van zoekgedrag is soms een subjektieve zaak. Voor onze studie hebben we de tijd die overblijft na het aftrekken van alle andere handelingen zoektijd genoemd. Tijdens de meest algemeen voorkomende fourageermethode, waarbij alle prooien gevonden kunnen worden, stappen de wulpen heel rustig rond (1 à 2 stappen per seconde), waarbij ze in meer of mindere mate naar de grond pikken of boringen verrichten. Wanneer wulpen op defaecerende wadpieren jagen (*Arenicola marina*) doen ze qua voortbeweging aan zilverplevieren denken. Met uitgestrekte hals lopen ze uiterst langzaam (vaak staan ze sekondenlang "bevroren" stil), waarna een plotselinge sprint komt, gevolgd door een al of niet succesvolle boring. Ook kunnen ze in buikdiep water naar strandkrabben (*Carcinus*

meamas) "vissen" of met hun snavel in mosselplukjes priegelen, op zoek naar krabbebroedjes (stapsnelheid: $\frac{1}{2}$ stap per seconde of minder). Als er nog een dun laagje water op het wad staat zien we ze vaak "snebben". Met een trillende beweging wordt de snavelpunt van de iets geopende snavel over het wad oppervlak bewogen, waarbij de kop langzaam heen en weer gaat onder een traag loop-tempo (minder dan 1 stap per seconde). Deze methode leidt vooral tot het vinden van strandgapers, garnalen (Crangon vulgaris) en soms strandkrabben. Bij het zoeken naar zeeduizendpoten (Nereis diversicolor) kunnen de wulpen of snel rondlopen en de wormen met één pik uit de grond trekken, of langzaam rondlopen en erg veel tijd aan boren besteden. Bij de laatste methode wordt vaak langdurig op één plek beurtelings in twee gaten geprikt (20 seconden is niet zeldzaam) en het lijkt alsof de zeeduizendpoot uit zijn U-vormige buis gejaagd wordt.

Soms twijfelden we er aan of we niet een gedrags-kategorie lopen in moesten voeren, wanneer de wulp in een rechte lijn en ogenschijnlijk doelgericht naar een poetsplek o.i.d. liep. Heel vaak echter werd er toch nog onderweg gepikt of zelfs een prooi gevonden.

Drinken: door de poten zakken in een geultje of plas, de iets geopende snavel in het water steken en vervolgens de kop achterwaarts bewegen. Drinken hebben we zeer zelden gezien.

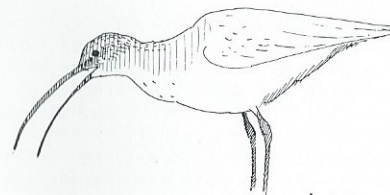
Poetsen: alle handelingen die als verzorging van het verenkleed kunnen worden aangemerkt. Poetsen komt op twee manieren voor. Enerzijds als een onderbreking van enkele seconden tijdens het fourageren, waarbij het volgende kan optreden: met de poot aan de kop krabben, met de poot door de uitgestrekte vleugel strijken, met de snavel enkele veren schikken of alle lichaamsveren uitzetten en het lichaam schudden. Anderzijds zien we langdurige poets- (en pit-) pauzes, die variëren van 5 minuten tot meer dan een half uur, maar meestal een kwartier duren. Het snel achter elkaar eten van een aantal losse kleppen van schelpdie-

ren bij een geultje of plasje blijkt meestal een goede indicatie voor een pauze (ook voor de waarnemers). Daarna wordt de vaak tot aan de ogen bemoderde snavel in het water gelegd, waarop deze zeer "voorzichtig" schoongekrabbd wordt. Hierna wordt met de kop water over de rug gegooid en met de basis van de snavel over de rug gestreken, afgewisseld met snavelkrabben. Tot slot verlaat de wulp het water, schudt zich flink en strijkt met zijn snavel afwisselend door zijn veren en over zijn stuitklier. Dit wordt afgewisseld met pitten (zie hieronder) tot de wulp na enige poetsjes vrij plotse-ling weer aan het fourageren slaat.

Pitten: op één poot (zelden twee poten) stilstaan met de kop in de veren. Treedt alleen langdurig op (zie hierboven) en wordt op het wad vrijwel altijd voorafgegaan door het poetsritueel.

Kijken: stilstaan met de kop uit de veren, van enkele seconden tot vele minuten durend. Langdurig kijken (tientallen seconden) treedt vooral op bij overvliegende roofvogels, grote mantelmeeuwen en kleine jagers of rariteiten voor het gebied zoals jan van genten en ooievaars. Vaak wordt daarbij het hoofd gekanteld. Niet zelden gaan de wulpen na enige tijd toch op de wieken.

Fluiten: vliegend of staand voortbrengen van een fluitend, meestal tweeletter-grepig kort twuut-twuut. Ook wel drie-lettergripig. In tegenstelling tot jodelen gaat fluiten niet gepaard met een typische houding. Het treedt vaak op vlak voor en tijdens opvliegen. Indien dit als gevolg van verstoring is klinkt het geluid schriller dan normaal. Tijdens het opkomende water kunnen ware fluitconcerten ontstaan onder de wegtrekkende wulpen, waarbij het lijkt alsof de wulpen elkaar antwoorden. Wanneer tijdens laagwater een wulp het fourageren af en toe onderbreekt om te fluiten, kan met vrij grote zekerheid voorspeld worden, dat hij binnen enkele minuten zal opvliegen naar een nieuwe fourageerplek.



jodelen

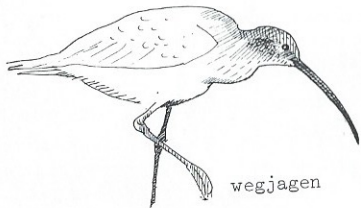
Jodelen: in een typische houding voortbrengen van een trillend tu-tu-tu geluid, dat sterk gelijkt op de "zang" in het broedgebied. Tijdens jodelen zakt de "jodelaar" enigszins door zijn poten, kantelt zijn lichaam in de richting van een wulp en spreidt zijn staart. Bij

interakties op zeer korte afstand (bijvoorbeeld een territorium-eigenaar, die een niet direkt vluchtende indringer probeert te verjagen) komt het voor dat de jodelaar zover door zijn poten zakt dat hij plat op het wad komt te liggen. Wij kunnen jodelen niet anders zien dan als dreigedrag. Het komt voor bij berovingen (of pogingen daartoe) van wulpen onderling en berovingen van of door andere soorten. Territorium-eigenaren laten het vaak horen tegen overvliegende wulpen en indringers op een afstand, wat lijkt op een soort waarschuwings-sigitaal. Jodelen kunnen we ook wel eens horen op de hoogwater-vluchtplaats, waar het te maken lijkt te hebben met het bewaren van individuele afstand.

Een poging tot beroven door een geringd σ ; de wulp met de krab weet een beroving jodelend te voorkomen.



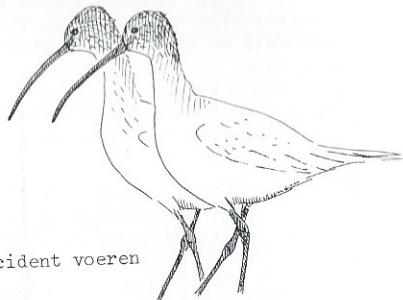
Beroven: in een voorovergebogen houding toerennen (soms vliegen) op een wulp die bezig is een prooi te verorberen. Vaak jodelt de berover naar zijn "slachtoffer" als hij deze dicht genaderd is. Als deze vlucht zonder prooi is er sprake van een succesvolle beroving. Wanneer het "slachtoffer" terug jodelt in plaats van te vluchten, staakt de berover vaak zijn roofpoging. Zet hij echter toch door, dan kan dit tot een kort gevechtje leiden met onvoorspelbare afloop. Roofpogingen zijn bepaald niet zeldzaam en spelen zich meestal af over afstanden van een paar tot enkele tientallen meters waardoor verwarring met verjagen mogelijk is. Prooien met lange hantestijden, zoals strandgapers en tweedejaars strandkrabben lenen zich bij uitstek voor berovingen. Bij strandgapers wil het nog wel eens voorkomen dat een succesvolle berover het gat niet kan vinden en met uitgestrekte hals zoekend rondloopt. Berovingen komen ook voor tussen wulpen en andere soorten. Wulpen kunnen regenwulpen en steenlopers beroven van krabjes en tureluurs van garnalen. Zelf zijn ze meestal het slachtoffer van kok- en stormmeeuwen als ze wadpieren zoeken.



wegjagen

Wegjagen: voorovergebogen naar een wulp zonder prooi rennen (soms vliegen), totdat deze wegvliegt of totdat deze vluchtend een bepaald gebied verlaat. Dit laatste kan men natuurlijk alleen met zekerheid vaststellen als een verjagend individu langdurig gevolgd wordt. Wanneer de verjager een eindje gevlogen heeft jodelt hij meteen na landing tegen de indringer, ook als deze direkt opvliegt. Verjagingen spelen zich niet zelden af over afstanden van meer dan 100 meter met als door ons vastgesteld

maximum bijna 200 meter. Ook regenwulpen, scholeksters, en kokmeeuwen kunnen verjaagd worden. De laatste twee soorten alleen over korte afstanden. Wegjagen moet niet verward worden met de sprints van het eerder beschreven wadpieren-jagen. Soms is verjagen moeilijk te onderscheiden van fourageren: een wulp begint langzaam te rennen, pikt dan toch weer een paar keer, vindt soms zelfs een prooi en begint dan weer te rennen.



grensincident voeren

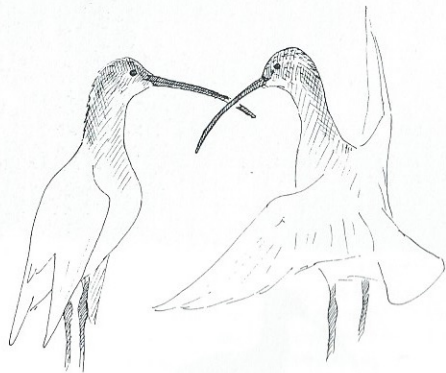
Grensincident voeren: langdurige niet kort te omschrijven interactie tussen twee wulpen op korte afstand. Een rechtvaardiging voor de naam grensincident, gebaseerd op het idee dat het hier rituele gevechten tussen territorium-eigenaren betreft, zal verderop gegeven worden. Grensincidenten zijn de enige intraspecifieke interacties, waarbij beide wulpen hetzelfde gedrag vertonen. Meestal lopen twee wulpen, op een afstand van enkele meters, langzaam zij aan zij in een typische houding. Ze hebben de hals gestrekt, de snavel iets naar beneden gericht en alle veren opgezekt, waarbij met name de witte onderstaartdekveren opvallen. Af en toe onderbreekt één der wulpen dit "paraderen" met een korte sprint die onveranderlijk eindigt in het pikken in schelpen, mosselhoopjes en indien aanwezig markeringspaaltjes. Soms worden deze objecten met de snavel opgetild en rondgeslingerd. Ook kunnen boringen verricht worden. Als onderwijl een prooi gevonden wordt, wordt deze gekonsumeerd. Meestal ontstaan grensincidenten



Grensincident tussen twee wulpen op mosselbank onder Schiermonnikoog.
- augustus 1973-

ten, doordat een vluchtende wulp jodelt, met vluchten stopt en als de verjager dicht genaderd is, de grensincident-houding aanneemt, waarna de verjager hetzelfde doet. Meestal lopen de wulpen een aantal malen langs een denkbeeldige lijn van 10 tot 20 meter heen en weer. De langste afstand tot op heden gemeten

is 90 meter. Over het algemeen duren grensincidenten enkele minuten, maar tijden van een half uur of meer komen voor. Een heel enkele maal treden gevechten op tijdens een grensincident. Ons territoriale vrouwtje 20Y had in zomer en herfst 1978 gemiddeld één grensincident per tij.



vechten

Vechten: met de snavel pikken en met de vleugel slaan naar een "tegenstander". Meestal is de tegenstander een wulp, maar gevechten met scholeksters komen voor. Tijdens het meest dramatische gevecht dat we tot nu toe zagen, rolden de vogels letterlijk door de modder, wat leidde tot een van alle kanten toeren van "belangstellende" tureluurs en scholeksters.

Vluchten: met opgeheven kop wegrennen; meestal voor een wegjagende of berovende wulp. Ook wel voor kok- en stormmeeuwen die een roofpoging doen.



vluchten

Kruken: vrijwel verticaal staand, met zeer lang uitgerekte nek (snavel horizontaal) een hees, krassend kruk-kruk-kruk uitbrengen. Zeer zelden waargenomen; betekenis onduidelijk. Optredend in situaties waarbij de wulp onderworpen lijkt aan zowel een hoge vlucht- als agressie-neiging, zoals de aanwezigheid van een opgezette wulp of een bakje met krabben, dat leeggetrokken wordt.

Vliegen: behoeft geen verdere beschrijving.

WANNEER IS EEN WULP TERRITORIAAL?

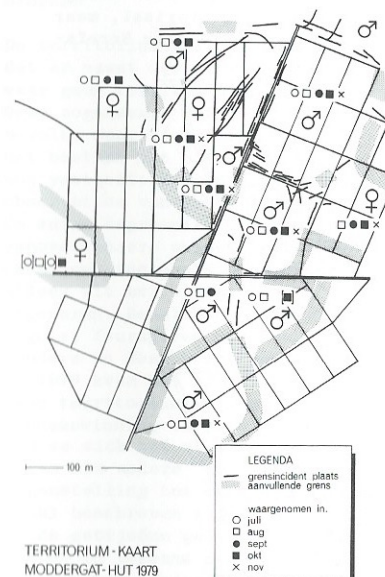
Brown en Orians (1970) noemen de volgende kenmerken essentieel voor een territorium:

1. Het is een vast gebied, dat echter geleidelijk kan veranderen in een zeker tijdsbestek.
2. Er is sprake van actieve verdediging door de eigenaar, wat tot vluchten en vermijden bij rivalen leidt.
3. Door deze verdediging heeft de eigenaar het exclusieve gebruik van het territorium.

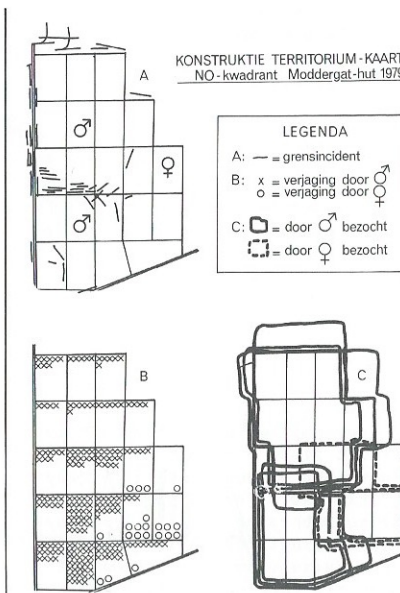
Dankzij onze waarnemingen aan de gemerkte wulp 20Y in de zomer en herfst van 1978, weten wij dat sommige wulpen territoria verdedigen. Zij was toen de enige gekleurde wulp, die vrijwel altijd in ons 7,5 ha. grote studiegebied rondliep. Daarbij was ze steeds te vinden in een vast gedeelte van het gebied. Hier verjoeg ze andere wulpen, jodelde naar overvliegende wulpen en had grensincidenten aan de rand van haar fourageergebied, dat we derhalve haar territorium doopten. De grensincidenten kwamen meestal op ongeveer dezelfde plaatsen voor en waren naar ons idee ook meestal met dezelfde opponenten. Het zekerst hiervan waren we met haar opponent in het noorden: een vrouwtje met een opvallend rechte snavel en zeer donkere, vrijwel egaal gekleurde kop. Dit beest verjoeg ook wulpen uit haar territorium. Volgens ons zijn grensincidenten rituele gevechten tussen eigenaren van aangrenzende territoria. Het jodelen van territorium-eigenaren naar overvliegende wulpen heeft een waarschuwingfunctie.

Een probleem doet zich voor met betrekking tot de exclusiviteit van het territorium. Onder sommige omstandigheden stroomde het territorium van 20Y namelijk vol met indringers. Het meest duidelijke voorbeeld hiervan was 11 september 1978, toen een zware storm grote delen van het wad buiten de landaanwinning onder water hield.

Figuur 1:



Figuur 2:

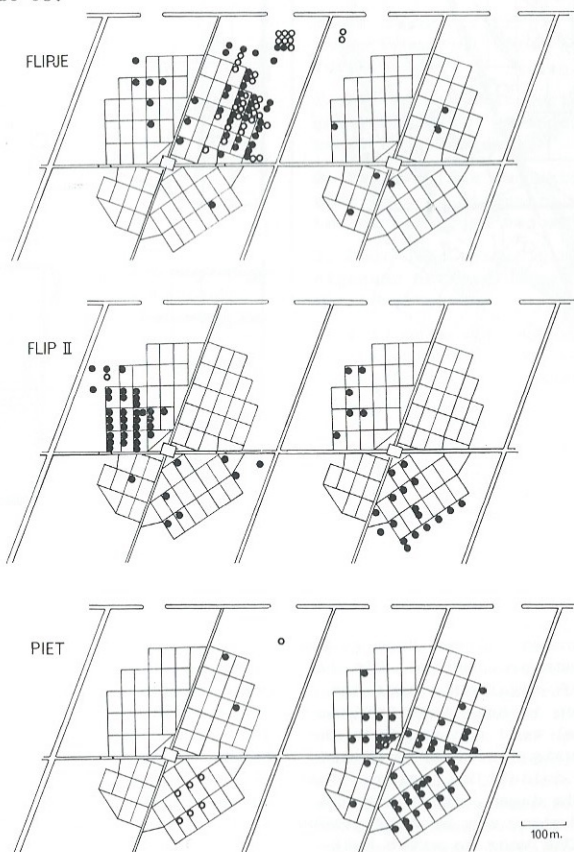


Daardoor ontstonden extreem hoge wulpendichtheden in ons proefgebied. Die dag liepen naast 20Y regelmatig meer dan 10 andere wulpen in haar territorium. Geen enkele maal werd een van deze indringers langdurig door haar verjaagd of ondernam ze duidelijke pogingen daartoe. De volgende dagen, onder normale weersomstandigheden, was ze weer gewoon territoriaal. Ook voor de witte kwikstaart (Davies, 1979) en de drieteenstrandloper (Myers et al, 1979a) is een dergelijk somtijds "volstromen" der territoria beschreven. Een al te strikte toepassing van het exclusiviteits-kriterium lijkt ons dan ook niet zinvol. Wij stellen daarentegen voor dit "volstromen" als een interessant aspect te zien, dat ons meer kan leren over het waarom van territoriaal gedrag.

Kunnen we nu in één oogopslag een territoriale vogel als zodanig onderkennen?

Helaas niet. Zoals we zagen is jodelen niet specifiek voor territoriale dieren. Ook verjagen komt wel eens voor in de niet-territoriale situatie en heeft dan waarschijnlijk te maken met het bewaren van de individuele afstand. Van de naar schatting 200 door ons waargenomen grensincidenten hebben wij driemaal met zekerheid kunnen vaststellen dat het om een confrontatie tussen een territoriale en een niet-territoriale wulp ging. In alle gevallen fourageerde een niet-territoriale, gemerkte vogel in een vrij gebied aan de rand van een territorium. Toen de eigenaar in kwestie de vogel probeerde te verjagen nam de indringer de grensincident-houding aan en ontstond een grensincident, waarbij de indringer uiteindelijk in alle drie gevallen een aanzienlijk eind terugweek. Ook waren het zeer korte incidenten. We geloven derhalve dat de grensincident-houding meer de betekenis heeft

Figuur 3: Waarnemingen van drie geringde wulpen in 1978/79 (o) en 1979/80 (●) in de landaanwinningsvakken rond de twee waarnemingshutten nabij Paesens-Moddergat. Deze drie wulpen waren niet-territoriaal, maar vertoonden toch een grote plaatstrouw. Het zijn alle drie Nereis-etende óó.



van "ik laat me hier niet weggagen" dan van "ik ben hier de baas".

Het is ook mogelijk bij langdurige observatie van ongeringde wulpen een territoriumkaart te maken (zie figuur 1). De procedure is als volgt: over een aantal weken worden alle verjagingen en grensincidenten ingetekend, alsmede het geslacht van de verjagers en paradeerders geschat. Tevens worden individuele verjagers langdurig gevolgd om het ge-

bied dat zij bestrijken te bepalen. Het feit dat in sommige gebieden alleen door mannetjes en in andere gevallen alleen door vrouwtjes verjaagd wordt (zie figuur 2), grensincidenten steeds op ongeveer dezelfde plaats optreden en de gebieden van individuele verjagers goed passen in het beeld van verjagingen vormt een extra aanwijzing voor de juistheid van de methode.

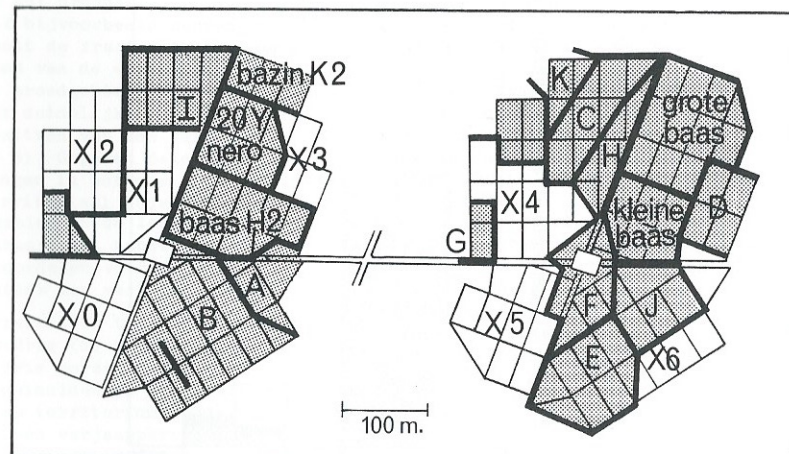
EIGENSCHAPPEN VAN HET TERRITORIALE SYSTEEM

De territoriumkaart (figuur 1) laat zien dat er naast territoria ook plekken zijn, waar geen territoria verdedigd worden. Deze zogenaamde "vrije gebieden" worden bevolkt door niet-territoriale vogels. Het bestaan van niet-territoriale vogels kon vastgesteld worden door langdurige observaties van gekleurde individuen. De enige "agressie" die deze wulpen tegenover andere wulpen vertonen bestaat naast een incidentele beroving eigenlijk alleen uit het vluchten voor territorium-eigenaren. Behalve niet-territoriale vogels, fourageren soms ook territoriumhouders in deze vrije gebieden. In 1978 en 1979 kwam het af en toe voor dat 20Y haar territorium verliet om buiten de landaanwinning te gaan fourageren, waarbij ze zich net zo gemakkelijk liet verjagen als andere "vrije vogels". In tegenstelling tot de door Evans (in druk) beschreven wulpen, die hun hoog in de getijzone gelegen territoria verlieten in verband met de uitdroging van het wad vonden haar uitstapjes op

willekeurige tijdstippen plaats. Een heel enkele dag kwam zij in het geheel niet opdagen.

Van de "vrije vogels" zou men verwachten dat ze een zwervend bestaan leiden. Dit is slechts ten dele waar. Wanneer een niet-territoriale vogel een geheel getij gevolgd werd kwam het vaak voor, dat hij zijn activiteiten beperkte tot een gebied niet groter dan 2 ha, indien geen verstoring optrad. Vaak werden deze plekken dan gedurende vele weken achtereen regelmatig bezocht, waarna de vogel plotseling verdween en slechts zo nu en dan werd gezien. In figuur 3 is het terreingebruik van drie niet-territoriale gemerkte mannetjes weergegeven. Vergelijking met figuur 4 leert dat zoals beschreven het grootste deel van de bezoeken plaatsvonden in de vrije gebieden. Het feit dat de tijdsduur van de bezoeken niet in de figuren betrokken is leidt tot een overwaardering van bezoeken aan territoria, waar wij soms de

Figuur 4: De territoria (gearceerd) en "vrije gebieden" rond de Nes-hut (links) en Moddergat-hut (rechts) in zomer en herfst 1979.



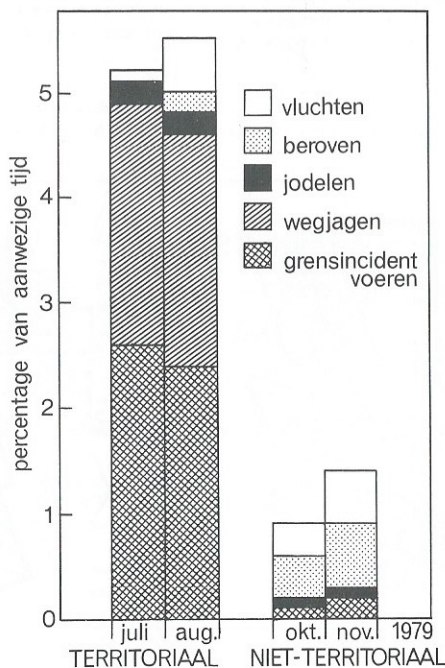
ringen van de gemerkte wulp nog net konden aflezen voor hij/zij verjaagd werd. Opmerkelijk zijn de grote verschillen in terreingebruik tussen de individuen. Deze kunnen niet verklaard worden uit verschil in voedselkeuze, daar alle drie de mannetjes hoofdzakelijk Nereis aten. Opmerkelijk is ook dat Flippe in beide jaren zijn aktiviteit in hetzelfde gebied konsentreerde. Het feit dat wij Piet in 1978 zelden zagen klopt aangezien wij pas in 1979 de oostelijke waarnemingshut in gebruik konden nemen. Flip II tenslotte werd pas zeer laat in het seizoen 1978 geringd.

Volgens Evans (in druk) lopen niet-territoriale dieren in troepen. Speciaal door ons verzamelde gegevens, waarbij de

theoretisch verwachte afstand tussen een wulp en zijn naaste buur vergeleken werd met de dichtheid, wees eerder uit dat ze zich niets van elkaar aantrekken. Dat komt goed overeen met het boven gesctete beeld van individuen die ieder jaar hun vaste "stekkie" bezoeken. Dit in tegenstelling tot de situatie in de weilanden waar op het oog van zeer duidelijke troepverbanden sprake is.

Hoe lang behouden wulpen eenzelfde sociale status (territoriaal/niet territoriaal)? Zeer lang. Onze waarnemingsperiode van 4 maanden blijkt duidelijk te kort. Myers et al (1979a) vonden dat drieteenstrandlopers hun territoria vaak niet langer dan 20 dagen verdedigden (met een rekordhouder van 7 maanden).

Figuur 5: Tijd besteed aan agressie door 20Y wanneer zij in landaanwinningsvak 5A fourageerde, waar zij minstens vanaf januari 1978 territoriaal was. Dit territorium gaf zij op in de loop van september 1979 (zij is toen niet geprotokolleerd). Het hoge percentage vluchten en beroven in augustus 1979 is het gevolg van één dag, waarin zij vaak even buiten haar territorium fourageerde.



De enige wulp die wij tot nu van status zagen veranderen is 20Y. In het derde jaar (1979) dat zij territoriaal was bij de Nes-hut gaf zij dit territorium aan het eind van de zomer geleidelijk op door steeds minder vaak te verschijnen er als ze verscheen geen wulpen meer te verjagen.

Zowel mannetjes als vrouwtjes kunnen territoriaal en niet-territoriaal zijn. Hierbij laten de niet-territoriale vrouwtjes zich gemakkelijk door de soms aanzienlijk kleinere territoriale mannetjes verjagen.

WAAROM EEN TERRITORIUM?

De meest kwellende vraag is ongetwijfeld waarom sommige wulpen een territorium verdedigen en andere niet. Hamilton (1959) die als één der eersten territoriaal gedrag bij wadvogels vaststelde, konkludeerde dat het een overblijfsel van het broedgedrag was en geen speciale aanpassing aan de wintersituatie. Dat nu, lijkt uiterst onwaarschijnlijk. Myers et al (1979b) noemen een aantal soorten waarbij de jongen en vrouwtjes die niet meedoen aan de verdediging van de broedterritoria, wel winterterritoria kunnen hebben. Ook noemt hij verschillen in gedragsrepertoire van territoriumverdedigers in en buiten het broedseizoen als argument. Wijzelf bijvoorbeeld hebben op het wad nog nooit de fraai golvende cirkelvluchten van de wulp gezien, zoals die in het broedgebied te zien zijn. Tenslotte zijn er duidelijke kosten verbonden aan het bezitten van een territorium (zie figuur 5). Gegeven deze grotere inspanningen is het moeilijk voorstelbaar dat territoriaal gedrag buiten het broedgebied in de loop van de evolutie gehandhaafd is, zonder dat daar duidelijk voordelen voor de territoriumhoud(st)er aan verbonden zijn.

Het verschil in tijd verloren aan agressief gedrag (de zojuist genoemde kosten) heeft drie oorzaken:

1. Grensincidenten komen alleen op rekening van territoriumhouders.
2. Bij een verjaagpartij is de gemiddelde afstand, die de verjager af moet leg-

gen groter dan voor de vluchter en dus ook de tijd besteed aan agressie. Daar staat tegenover dat een wulp soms een aantal indringers tegelijkertijd uit zijn territorium kan jagen.

3. Daar bovenop komt nog eens het feit, dat er meer niet-territoriale dan territoriale vogels zijn, zodat een verjager gemiddeld vaker moet verjagen, dan een vluchter vluchten. Als we agressie niet in tijd, maar in verloren energie zouden meten, zou het verschil vermoedelijk nog groter worden. De belangrijke vraag die wij moeten beantwoorden is daarom welke voordelen tegen deze duidelijke nadelen opwegen (Brown, 1964).

Het ligt voor de hand daarbij aan het voedsel te denken. Tot op heden hebben wij geen aanwijzingen kunnen vinden dat de prooi soort van belang is. Alle prooi-soorten hebben wij zien eten door territoriale en niet-territoriale vogels. Tevens hebben wij van de 4 belangrijkste prooien: zeeduizendpoot, strandkrab, wadpier en strandgaper kunnen vaststellen, dat zij het stapelvoedsel vormden van territoriale en niet-territoriale wulpen. Sprekend in dit verband is het verschil tussen 20Y, die haar territorium waar ze strandgapers als soms verliet om op een zandig stuk wad (buiten ons proefgebied) wadpiere te zoeken en de gemerkte wulp W100B1 die op dit zandige stuk wad een "wadpier-territorium" verdedigde en dit soms verliet om binnen de slikkige landaanwinning strandgapers te eten. Aangezien we vermoeden, dat een klein aantal wulpen territoria in de weilanden verdedigt, zouden ook de regenwormen door zowel territoriale als niet-territoriale wulpen gegeten worden.

Nu de prooi soort niet van belang lijkt is het logisch om naar de dichtheid van prooidieren te kijken, om na te gaan of territoria alleen op zeer rijke plekken verdedigd worden. Het eerste probleem is dan het verkrijgen van een statistisch betrouwbare schatting. In augustus en september 1979 zijn per vakje van 25 x 40 m steeds vier monsters van elk 179 cm² genomen, tot op een diepte van 25 cm. Voor geen enkele

prooi-soort is een achtstal monsters voldoende om een betrouwbare uitspraak over de dichtheid in het vak te kunnen doen. Wanneer je echter de vakken samen neemt in het geval van een territorium, lijken de resultaten voor een aantal prooi-soorten aanvaardbaar. Niet alzo voor de oudejaars strandgapers die in 1979 voorkwamen met een gemiddelde dichtheid van slechts 10-15 dieren per m², zodat je per prik maar een kans van 1 op 4 hebt om überhaupt een strandgaper te vinden. Nog erger is dit bij de tweedejaars strandkrabben, die in 1978 voorkwamen met een dichtheid van ongeveer 1 per m². Wij waren derhalve genoodzaakt voor deze prooien extra monsters te nemen, waarbij oppervlakkig een bakje van ¼ m² acht keer per vak werd leeggesept.

Het tweede probleem vormt de grote verscheidenheid aan belangrijke prooi-soorten. We mogen de biomassa van de diverse prooidieren niet zomaar optellen, vanwege de grote verschillen in bereikbaarheid en vindbaarheid voor de wulp. De strandkrab is zonder meer de klos. In 1978 toen de dichtheid van bereikbare strandgapers (80% van het aantal en 50% van de biomassa strandgapers was bereikbaar) ongeveer 30x hoger was dan de dichtheid strandkrabben was het aantal prooivangsten per tijdseenheid van beide prooidieren door 20Y ongeveer gelijk (gegevens Marja de Vries). Bij een ruwweg geschat 10x hogere dichtheid in 1979 vonden de Nereis-eters mannetjes gemiddeld slechts 3x vaker een Nereis dan 20Y een strandgaper.

Wij boften in 1979 in zoverre, dat slechts een zeer klein aantal strandkrabben de strenge winter had overleefd (gegevens Renske de Vries). Ook de strandgaper bleek in 1979 aanzienlijk minder belangrijk dan in 1978. De jaar-klasse van 1976 was voor een groot deel onbereikbaar geworden (en waarschijnlijk snel uitgeput) en in de daarop volgende jaren had geen broedval van betekenis plaatsgevonden. Met slechts twee van de negentien bestudeerde territoriale dieren waren de strandgaper-eters dan ook ver in de minderheid. In aantal gegeten prooidieren was Nereis veruit de belangrijkste prooi-soort, met meer of minder aanvulling van Arenicola

en andere prooien. Wij moeten nog uitrekenen of in biomassa gerekend de veel zwaardere Arenicola in een aantal territoria mogelijk het hoofdvoedsel vormde.

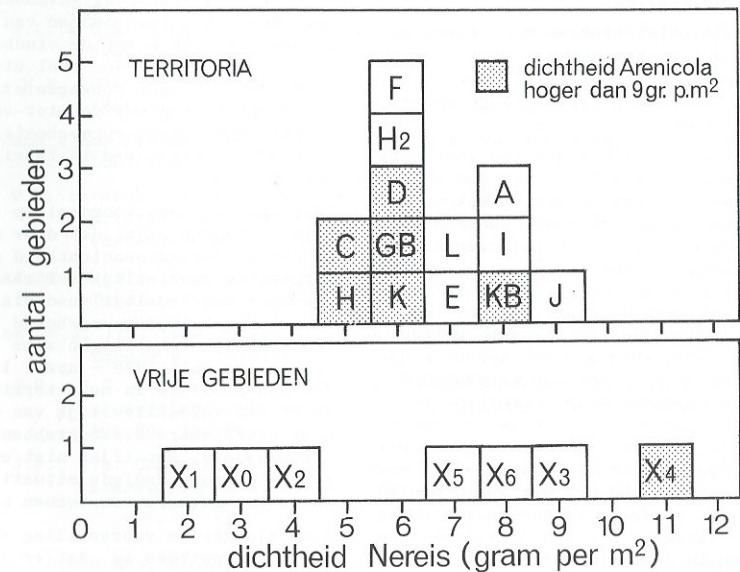
Letten wij voorlopig alleen op Nereis (figuur 6) dan zien we dat in zeer arme gebieden geen territoria verdedigd worden. Echter in het allerrijkste gebied (X4) merkwaardig genoeg ook niet! Hier zou hetzelfde aan de hand kunnen zijn als bij de drieteenstrandlopers van Myers (1979), waar de allerrijkste gebieden niet meer economisch verdedigbaar bleken, door de enorme toevloed van indringers. Hiermee klopt het feit, dat in X4 de hoogste dichtheden wulpen voorkwamen: tijdens een aantal dagen in juli en augustus 1979 gemiddeld bijna 3 x zoveel als in de vrije gebieden met een laag voedselaanbod: X0, X1 en X2. Kijken we nu beter naar de territoria met "lage" Nereis-dichtheid, dan zien we dat vijf territoria een hoge Arenicola-dichtheid hebben, die vrijwel zeker de "lage" Nereis-dichtheid compenseert. Voor het mannetje H2 vormen de slijkgapersifo's een compensatie. In zijn gebied komen de hoogste dichtheden (tot 1000 ex. per m²) van ons hele onderzoek-gebied voor. Het mannetje F tenslotte heeft merkwaardig veel dam in zijn territorium en wij hebben hem ook op deze dammetjes op krabbebroedjes zien fourageren. Dit suggereert dat de ondergrens van een "puur" Nereis-territorium 7 gram per m² is. Dat betekent weer dat X5 met een Arenicola-dichtheid van slechts 3 gram per m², mogelijk te arm voor territoria is. Gezien de bovengeschetste complicaties mogen wij nog van geluk spreken, dat slechts één gebied (X6) vooralsnog niet duidelijk in dit hypothetische beeld past. De waarnemingen aan 20Y vormen een extra aanwijzing. Wij zagen reeds dat zij bij zeer hoge wulpdichtheden de territorium-verdediging staakte. Tevens zagen wij dat zij haar territorium definitief opgaf in de loop van de zomer van 1979, terwijl ook het aanbod van strandgapers toen zeer sterk daalde. Opmerkelijk is dat in de herfst van 1979 in dit gebied een wulp (nieuwe Nero) territoriaal werd, die in tegenstelling tot 20Y naast

strandgapers ook Nereis at. Tenslotte mogen we van de huidige wulpenploeg (Peter Esselink, Rik Looyen en Bertrin Roukema) verklappen, dat 20Y ook dit jaar niet-territoriaal is en dat de dichtheid van voor wulpen eetbare strandgapers een absoluut dieptepunt bereikt heeft.

Maar waarom fourageren niet alle wormen-specialisten in het rijkste gebied X4? Het zou kunnen dat een hoge wulpendichtheid een negatief effect heeft op de fourageefficiëntie (het idee waarmee het hele onderzoek is begonnen overigens). Wij weten dat wulpen elkaar beroven van grote prooien als strandgaper, strandkrab en wadpier, en dat sommige individuen zich ontpoppen als rovers, terwijl andere individuen altijd het

slachtoffer lijken. Bij een toenemende wulpendichtheid wordt dit roven steeds voordeliger voor de rovers, zodat de situatie voor de beroofde wulpen zo slecht zou kunnen worden, dat ze beter op een armer voedselgebied kunnen gaan fourageren. Helaas hebben wij nog nooit berovingen gezien tussen Nereis-eters (het inslikken van Nereis is een kwestie van sekonden), zodat deze verklaring onwaarschijnlijk is. Een andere veronderstelling (Goss-Custard, in prep.) is dat de beesten bij hoge dichtheden elkaar steeds meer in de gaten gaan houden en daardoor kostbare fourageertijd verliezen. Ook dit lijkt onwaarschijnlijk, aangezien er zoals we zagen voor Nereis-eters geen enkele reden lijkt te zijn om elkaar buitensporig veel in de gaten te houden.

Figuur 6: Het aantal territoria en het vrije gebied rond de twee waarnemingsgebieden (zie fig. 4) in zomer en herfst 1979 bij verschillende dichtheden (gram asvrij drooggewicht) van het belangrijkste prooidier, de zee-duizendpoot (Nereis diversicolor). De twee territoriale vrouwtjes die strandgapers aten (20Y en K2, zie fig. 4) en territoria die grotendeels buiten de vakjes vielen (G, zie fig. 4) of waarvan de grenzen onzeker waren (B, zie fig. 4) zijn in deze grafiek niet opgenomen.





-Het onderzoeksgebied: de verwaarloosde landaanwinning bij Moddergat-

Blijft over een tweetal hypothesen, die een negatief effect op de prooien veronderstellen:

1. de prooien trekken zich terug bij hoge wulpdichtheden,
2. de kleine "oogstbare" fraktie wordt snel uitgeput bij hoge wulpdichtheden.

Het laatste idee lijkt ons voorlopig het meest waarschijnlijk. Een precieze bestudering van de manier waarop wulpen fourageren maakt aannemelijk dat de sporen die de wadorganismen achterlaten (zoals de faeces van de wadpier en sifogaten van de strandgaper) uiterst belangrijk zijn. In 1978 zou 20Y op enkele vierkante meters wad de 100 strandgapers hebben kunnen vinden, die ze per laagwaterperiode at. Toch wezen stapfrequentie- en staplengtemetingen uit dat ze ongeveer drie kilometer liep per laagwaterperiode (gegevens Joke Bloksma). Dit suggereert dat slechts een klein aantal prooien vindbaar is per laagwaterperiode. Naarmate het aantal wulpen toeneemt is deze vindbare fraktie sneller uitgeput.

Keren wij terug naar het waarom van een territorium dan hebben wij nu een korte-termijn voordeel gevonden: door het kunstmatig laag houden van de wulpendichtheid wordt de vindbare fraktie prooien minder snel uitgeput en de zo verhoogde fourageerefficiëntie (in vergelijking met de niet-verdedigde situatie) weegt ruimschoots op tegen de tijd, geïnvesteerd in territoriumverdediging.

Daarnaast zou een voordeel op lange termijn kunnen zijn, dat door het laaghouden van de wulpendichtheid de prooiuitputting aanzienlijk vertraagd wordt waardoor een redelijk voedselaanbod voor langere tijd gewaarborgd is. Zeer voorzichtige schattingen voor 20Y over de periode juli 1978 - april 1979 leveren een predatie in haar territorium van 35 en 22% respectievelijk van de voor haar beschikbare strandkrabben en strandgapers. Het lijkt niet onmogelijk, dat in de onverdedigde situatie de predatie het dubbele zou hebben bedragen.

Een belangrijke voorspelling van bovenstaande hypothese is, dat er geen verband bestaat tussen het voedselaanbod

en de fourageer-efficiëntie in de onverdedigde situatie. Dit idee is niets anders dan de "ideale vrije verdeling" van Fretwell (1972). Verder voorspellen we dat territoriale dieren gemiddeld een hogere fourageer-efficiëntie hebben dan de niet-territoriale dieren. Het goed meten van de voedselopname is vanaf het begin van de studie ons allerbelangrijkste doel geweest. De complicaties (verschillen tussen prooi-soorten, individuen, weersomstandigheden en gebieden) zijn echter dermate immens, dat het ons voorlopig niet verantwoord lijkt een uitspraak te doen over systematische verschillen tussen territoriale en niet-territoriale dieren. Wij werken hard aan onze schattings- en omrekeningsmethoden en hopen te zijner tijd met verdedigbare methodes en gegevens te komen. De eerste resultaten zijn echter bemoedigend.

DANKWOORD

Velen hebben bijgedragen aan het onderzoek. De waarnemingen aan de gekleur-

Uiteindelijk willen we een kwantitatieve theorie kunnen formuleren, die bijvoorbeeld in staat is een precieze voorspelling te maken over de territoriumgrootte, afhankelijk van vermoedelijk voedselaanbod en het totaal aantal wulpen.

Het feit dat een deel van de wulpen op het wad voedselterritoria verdedigt, zou wel eens een van de belangrijkste factoren kunnen zijn die bepaalt dat 100.000 wulpen in de Nederlandse Waddenzee fourageren, en bijvoorbeeld niet 150.000. Het onderzoek van Myers et al (1979b) in Amerika waarbij zij vonden dat 22 van de 33 door hen bekeken stellers soms territoriaal waren, maakt aannemelijk, dat de wulp geen buitenbeentje is, maar meer een vertegenwoordiger van een algemeen verschijnsel.

ringde wulpen -gevangen door Piet Zegers- werden verricht samen met Joke Bloksma, Marja de Vries en Renske de Vries.

E. Leeuwinga verzorgde de illustraties.

LITERATUUR

- Brown, J.L. & G.H. Orians. 1970. Spacing patterns in mobile animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1: 239-262.
- Davies, N.B. 1976. Food, flocking and territorial behaviour of the pied wagtail (*Motacilla alba*) in winter. *J. Anim. Ecol.* 45: 235-253.
- Ens, Bruno & Leo Zwartz. 1980. Wulpen op het wad van Moddergat. *Watervogels* 5: 108-120.
- Evans, P.R. in druk. Adaptations shown by foraging shorebirds to cyclical variations in the activity and availability of their intertidal invertebrate prey.
- Fretwell, S.D. 1972. *Populations in a seasonal environment*. Princeton University Press.
- Hamilton, W.J. III. 1959. Agressive behaviour in migrant pectoral sandpipers. *Condor* 61: 161-179.
- Myers, J.P., P.G. Connors & F.A. Pitelka. 1979a. Territory size in wintering sanderlings: the effects of prey abundance and intruder density. *Auk* 96: 551-561.
- Myers, J.P., P.G. Connors & F.A. Pitelka. 1979b. Territoriality in non-breeding shorebirds. *Studies in Avian Biology* 2: 231-246.

Adressen: Bruno Ens, Zoölogisch Laboratorium, Kerklaan 30, Haren.

Leo Zwartz, RYP, Smedinghuis, Postbus 600, Lelystad.