

Gezamenlijk overnachten van Grutto's *Limosa limosa* op de Mokkebank

Communal roosting of Black-tailed Godwits *Limosa limosa* on the Mokkebank

THEUNIS PIERSMA

Van 1977 tot en met 1980 werden tellingen verricht op de Mokkebank, waarover Mulder (1972) al opmerkte dat er in het „naseizoen” c. 100 Grutto's *Limosa limosa* overnachtten. Van de tellingen in de jaren 1978-79 werden verslagen gepubliceerd (Piersma *et al.* 1979, Kuipers *et al.* 1981). Dit artikel beoogt een analyse te geven van het gebruik door Grutto's van de gemeenschappelijke overnachtingsplaats en de timing van het vliegen naar en van de plaats van overnachting in samenhang met weersomstandigheden. Daarnaast zal worden geprobeerd te beredeneren welke functie het gezamenlijke overnachten voor Grutto's heeft.

Het verschijnsel dat Grutto's gebruik maken van gezamenlijke overnachtingsplaatsen, is pas recent voor het eerst beschreven door Jongsma (1968). Aangezien gezamenlijk overnachtende Grutto's zich dagelijks uit een wijde omgeving op één plek (de overnachtingsplaats) verzamelen, hoopte men door de Grutto's hier te tellen, een indruk te krijgen van de aantallen in een bepaald gebied of van het verloop van de doortrek, zonder dat arbeidsintensieve tellingen over uitgestrekte gebieden nodig waren (Beaudoin & Cormier 1973, van Dijk & van Os 1982, Gerdes 1975). Van Dijk (1980) beschreef het verloop van de slagpenrui aan de hand van waarnemingen op overnachtingsplaatsen.

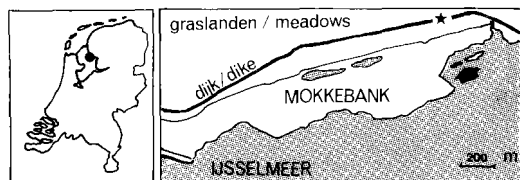
Gebied en werkwijze

De Mokkebank is een buitendijks terrein van rietlanden en kleine plasjes en slikjes aan de Zuidfriese IJsselmeerkust in de gemeente Gaasterland (figuur 1). Het terrein wordt beheerd door *It Fryske Gea*. Alle tellingen werden verricht vanaf een telpost op de IJsselmeerdijk (figuur 1). Vanaf hier was het mogelijk om zowel de overnachtingsplaats (op c. 200 m afstand) als de omliggende polders te overzien. De waarnemingen werden verricht door één tot drie personen met behulp van kijkers en 15 x- tot 60 x- telescopen. Bij ochtendtellingen werd minstens anderhalf uur voor zonsopgang (in het duister)

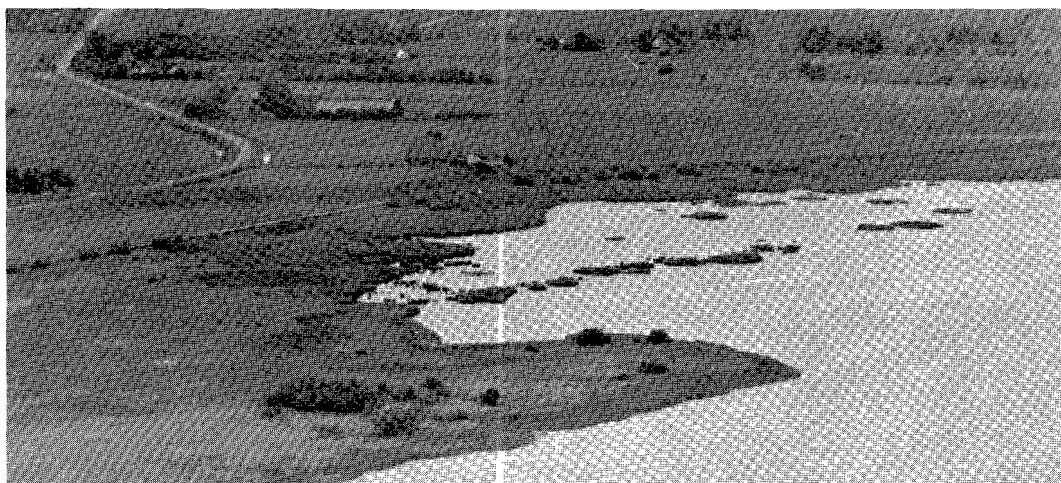
met de waarnemingen begonnen en werd er waargenomen totdat alle Grutto's van de overnachtingsplaats verdwenen waren. Bij avondtellingen werd er vanaf anderhalf tot een uur voor zonsopgang tot een half uur of meer na zonsopgang (tot de duisternis viel) waargenomen. Bij het begin van de avondtellingen werden de al op de overnachtingsplaats aanwezige Grutto's geteld. Alle aankomende en vertrekkende groepen Grutto's werden afzonderlijk genoteerd op voorgedrukte formulieren, tegelijk met de richting van waaruit ze afkomstig waren of waarheen ze vertrokken in perioden van vijf minuten. Het aantal tellingen in de jaren 1977-80 bedroeg respectievelijk 12, 22, 35 en 11. Tijdens de tellingen werden de gebeurtenissen op en rond de overnachtingsplaats, zoals verstoringen door jagende Bruine Kiekendieven *Circus aeruginosus*, zoveel mogelijk bijgehouden. Als de tijd dat toeliet werden tevens waarnemingen gedaan aan de foerageeractiviteit van de Grutto's op de overnachtingsplaats en de frequentie van slagpenrui bij vliegende Grutto's (vgl. van Dijk 1980). Een vijftal keren werd overdag de omgeving van de Mokkebank afgezocht naar Grutto's om de foerageergebieden op te sporen.

Aantallen en foerageergebied

De steltlopers overnachtten langs de rietzoom in ondiep water (5-15 cm) en op slijkige bodem. Deze strook had een oppervlakte van c. 0.5 hectare. De steltlopersoorten die op de Mokkebank overnachtten waren naast Grutto, Scholekster *Haematopus ostralegus*, Kievit *Vanellus vanellus*.



Figuur 1. Kaart van de Mokkebank Map of the Mokkebank (★) waarnemingspost observation post. ● overnachtingsplaats roost).



Mokkebank gezien vanuit zuidwestelijke richting, augustus 1982 (Piet Zomerdijk). Mokkebank seen from southwestern direction.

lus, Kemphaan *Philomachus pugnax* en Tureluur *Tringa totanus*. Grutto's waren het talrijkst: 55% van het totale aantal doorgebrachte overnachtingen van steltlopers op de Mokkebank kwam op naam van de Grutto (tabel 1).

De meeste Grutto's zijn vier of vijf maanden van het jaar in Nederland aanwezig (Mulder 1972). Ongeveer de helft van die tijd wordt doorgebracht op de broedplaatsen. Voor en na de broedtijd overnachten Grutto's in groepen. De aantallen zijn het grootst in de periode na de broedtijd, terwijl ook de periode van gebruik van de overnachtingsplaats dan langer is dan tijdens het voorjaar (figuur 2). Na de terugkeer in Nederland verschijnen Grutto's een drietal weken op de gezamenlijke overnachtingsplaats. Met de vestiging in de broedgebieden neemt het bezoek aan de overnachtingsplaats af. In een laat voorjaar (1978) maken Grutto's veel langer dan gewoonlijk gebruik van de overnachtingsplaats. Ten gevolge van winterse weersomstandigheden keerden de Grutto's 's nachts terug op de Mokkebank na een aanvankelijke aantalsafname, om later dan normaal (na 14 april) heel snel in aantal af te nemen. Een door de weersomstandigheden vertraagde definitieve vestiging van territoria in de broedterreinen zou hier de oorzaak van kunnen zijn.

Na het broedseizoen bezoeken de Grutto's opnieuw in groten getale de gezamenlijke overnachtingsplaats. Op grond van het percentage Grutto's in slagpenrui concludeert Van Dijk (1980) dat het voorjaar van 1979 een goed broedseizoen was (en eigen waarnemingen bevestigen dat en tevens voor 1980), in tegenstelling tot 1977 en 1978 toen de Grutto's weinig jongen voortbrachten. Dit verschil in broedsucces zien we weerspiegeld in het aantalsverloop op de Mokkebank. In 1977 en 1978 vinden we al vanaf begin juni redelijke aantallen Grutto's op de overnachtingsplaats terwijl de (lage) maximale aantallen al half juni aanwezig zijn. In succesvolle broedjaren (1979, 1980) daarentegen komen de Grutto's pas eind juni. De maximale aantallen zijn dan ook hoger (figuur 2).

Hoewel het aantalsverloop op de overnachtingsplaats van jaar tot jaar schommelingen vertoont, lijken zowel begin als eind van elk seizoen vast te liggen in de perioden 15-25 maart en 5-15 juli wanneer steeds het overgrote deel van de Grutto's aankwam en vertrok (hoewel dit laatste voor het jaar 1980 niet aantoonbaar is).

Op 12 maart 1978 waren alle Grutto's die 's avonds werden geteld, overdag binnen een straal van vijf kilometer van de overnachtingsplaats in vier groepen in de graslanden aanwe-

Tabel 1. Aantal overnachtingen van vijf steltlopersoorten op de Mokkebank in 1977-80. (De totalen zijn verkregen uit interpolaties van de aantalsverlopen over de maanden maart-september.) Numbers of nights spent by five wader species on the Mokkebank in 1977-80. (The totals are derived from interpolations of the numbers counted in March-September.)

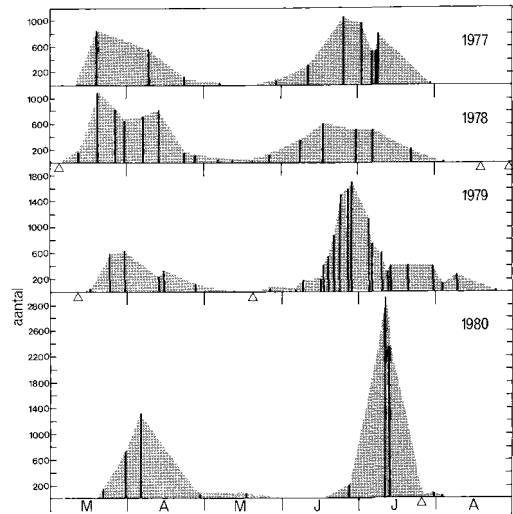
Soort Species	1977	1978	1979	1980
Scholekster <i>Haematopus ostralegus</i>	5 000	16 000	14 000	12 000
Kievit <i>Vanellus vanellus</i>	2 000	18 000	5 000	4 000
Kemphaan <i>Philomachus pugnax</i>	13 000	22 000	30 000	39 000
Grutto <i>Limosa limosa</i>	57 000	53 000	55 000	75 000
Tureluur <i>Tringa totanus</i>	500	18 000	1 500	1 000

zig. In de tweede helft van juni en begin juli 1979 werd opnieuw geprobeerd de Grutto's in de graslanden op te zoeken, maar het lukte in geen van de gevallen om meer dan 20% van de 's avonds aanvliegende aantallen Grutto's binnen een straal van zes kilometer van de Mokkebank terug te vinden. Na het broedseizoen kunnen Grutto's overdag dus op aanzienlijke afstanden van de overnachtingsplaats foerageren.

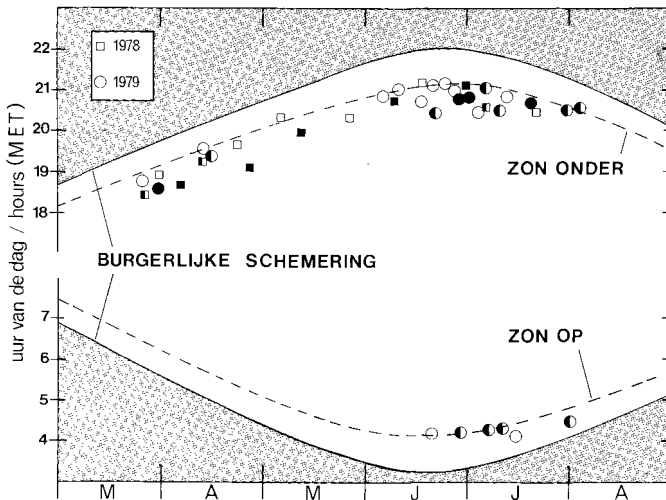
Aankomst en vertrek

Op dagen dat de lucht zwaar bewolkt is, valt de duisternis eerder in dan op lichtbewolkte of onbewolkte dagen. Als maat voor het tijdstip van aankomst op of vertrek van de overnachtingsplaats van een populatie Grutto's hebben we de mediane aankomst- resp. vertrektijd gekozen. Dit is het moment waarop de helft van de aan de trek deelnemende vogels op de overnachtingsplaats is aangekomen of ervan is vertrokken. Figuur 3 laat de mediane aankomst- en vertrektijden zien van de Grutto's in 1978 en 1979, in relatie tot de tijden van zonsondergang en zonsopgang en de schemering. Gemiddeld over beide jaren ligt de mediane aankomsttijd op onbewolkte en licht bewolkte avonden 5.7 minuten voor zonsondergang (s.d. 9.8 min, n = 16). Op half bewolkte avonden is dit 17.3 minuten (s.d. 14.8 min, n = 8) en op zwaar bewolkte avonden 23.8 minuten (s.d. 18.0 min, n = 9) voor zonsondergang. Het verschil tussen de mediane aankomsttijd op licht en op half bewolkte avonden

is statistisch significant ($t = 2.1$, $P < 0.05$), tussen half en zwaar bewolkte avonden niet ($t = 0.82$, $P > 0.05$) en tussen licht en zwaar bewolkte avonden natuurlijk zeer significant ($t = 2.7$, $P < 0.025$). Er is dus een effect van de lichtomstandigheden op de aankomsttijd aantoonbaar: op meer bewolkte dagen komen de Grutto's ten opzichte van zonsondergang eer-



Figuur 2. Het verloop van het aantal overnachtende Grutto's, 1977-80. (De driehoekjes geven tellingen aan waarbij Grutto's op de overnachtingsplaats ontbraken.). Numbers of Black-tailed Godwits roosting 1977-80. (Triangles denote counts when no godwits were seen.)



Figuur 3. Tijden van vertrek en van aankomst op de overnachtingsplaats door Grutto's. Gegeven zijn de mediane vertrek- en aankomsttijden in relatie tot de tijd van zonsopgang en zonsondergang en de tijd van burgerlijke schemering (het moment waarop de zon 6° onder de horizon is). Een open symbool geeft lichte bewolking aan (0/8-2/8), een half open symbool matige bewolking (3/8-5/8) en een gevuld symbool zware bewolking (6/8-8/8). Times of departure from and arrival on the roost in Black-tailed Godwits. Median departure and arrival times (time at which 50% of the birds have departed or arrived) are given in relation to times of sunrise/sunset and civil twilight (time at which the sun is 6° below the horizon). The symbols indicate degrees of overcast: open = clear sky (0/8-2/8), half open = partly cloudy (3/8-5/8) and filled = heavy overcast (6/8-8/8).

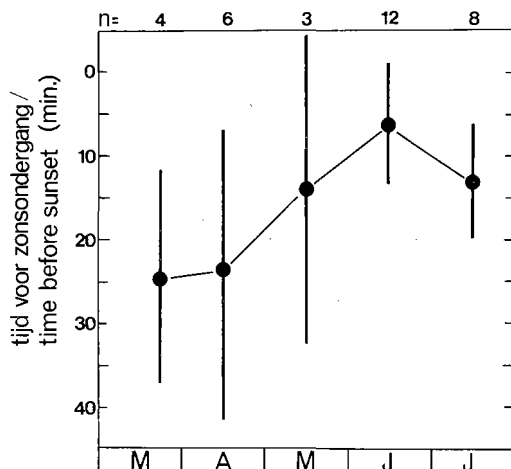
der op de overnachtingsplaats aan. Ook Eber *et al.* (1972) vonden dat het moment waarop Grutto's naar de overnachtingsplaats vlogen, door lichtomstandigheden bepaald wordt.

Een nauwkeuriger bestudering van figuur 3 doet echter vermoeden dat er ook een effect van het seizoen in de mediane aankomsttijden zit. Als de dagen langer zijn, lijken de punten dichter bij het tijdstip van zonsondergang te liggen. In figuur 4 is dit uitgewerkt: in juni komen de Grutto's relatief het laatst naar de overnachtingsplaats. In figuur 4 zijn de gegevens van 1978 en 1979 samengenomen, maar de trend is in beide jaren afzonderlijk aanwijsbaar (Piersma *et al.* 1979 en figuur 3). Dit seizoeneffect kan niet worden toegeschreven aan meer onbewolkte dagen in juni omdat de gemiddelde mate van bewolking op de waarnemingsavonden in alle maanden ongeveer gelijk was. Ook kan dit effect niet toegeschreven worden aan het feit dat na het broedseizoen eerstejaars vogels aan de trek deelnemen en dat zij relatief later aankomen. Integendeel, de mediane aankomsttijden van de herkenbare eerstejaars Grutto's was in begin juli 1979 gemiddeld 16.8 minuten (s.d. 6.6 min, $n = 4$) eerder dan de mediane aankomsttijden van de gehele groep op die avonden. De verschillen tussen de mediane aankomsttijden van opeenvolgende maanden zijn niet significant. De trend is echter onmiskenbaar en het verschil tussen de mediane aankomsttijden in maart en juni is wel significant ($t = 2.5$, $P < 0.05$).

Dat lichtomstandigheden het begin en de beëindiging van de dagelijkse activiteit van vogels bepalen is sinds lange tijd bekend (Aschoff & Wever 1962). Als een bepaalde lichtintensiteit de beëindiging van de activiteit zou bepalen, dan verwachten we dat, als de dagen langer zijn en de schemering langer duurt, de vogels op die lange dagen eerder ten opzichte van zonsondergang op de slaapplek aankomen dan op de korte dagen (met korter durende schemering). Voor veel soorten is dit beschreven, bijvoorbeeld voor Kauwen *Corvus monedula* door Aschoff & von Holst (1960) en voor Bruine Kiekendieven door Altenburg *et al.* (1982). De mediane aankomsttijden van Grutto's op de overnachtingsplaats toonden precies het omgekeerde beeld. Het lijkt er op dat Grutto's proberen om de langste dagen te verlengen.

Activiteit op de overnachtingsplaats

Gewoonlijk kwamen de Grutto's 's avonds in kleine groepjes op een hoogte van c. 50 m op de Mokkebank aanvliegen. Als ze dan recht boven de overnachtingsplaats waren, „vielen” ze als het ware op de overnachtingsplaats neer. 's Och-



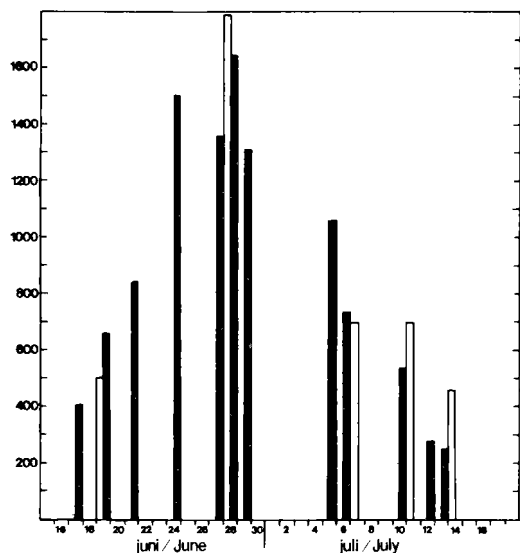
Figuur 4. Gemiddelde tijden van aankomst van Grutto's op de overnachtingsplaats in de periode maart-juli 1978-79. Gegeven zijn de gemiddelde mediane aankomsttijden (stippen) met 95%-betrouwbaarheidsintervallen (balken), ervan uitgaande dat de gemiddelden afkomstig zijn uit een normale verdeling (n = aantal avonden waarover de gemiddelden berekend zijn). Mean times of arrival on the roost of Black-tailed Godwits in March-July 1978 and 1979. Mean median arrival times (dots) with 95%-confidence intervals (bars, assuming normality) are indicated (n is the number of evening counts for which the means are calculated).

tends vertrokken ze meestal in enkele grote groepen van de overnachtingsplaats. Soms leverde de activiteit van Grutto's en andere steltlopersorten bij de overnachtingsplaats een werkelijk schouwspel op. Zoals beschreven door Piersma *et al.* (1979) waren de steltlopers in maart 's avonds vaak betrokken in plotseling voorkomende rondvluchten. Zonder aanwijsbare oorzaak vlogen dan alle steltlopers op en daalden na een aantal gesynchroniseerde vlieg-bewegingen weer neer op de overnachtingsplaats. Ze maakten tijdens de vlucht en na het landen altijd veel geluid. Ieder jaar werd eind maart dit gedrag een tot enkele keren per avond waargenomen. Op 26 maart 1978 vond dit gebeuren maar liefst zeven keer in een uur plaats.

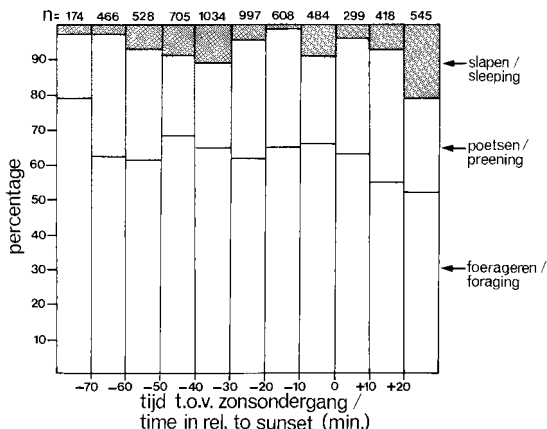
Hoewel de Grutto's na het broedseizoen opvallend weinig geluid op de overnachtingsplaats maken, vergeleken met de gemiddelde roepactiviteit vóór het broedseizoen, zijn ze ook dan vaak betrokken bij rondvluchten vanaf de overnachtingsplaats maar vrijwel altijd lijkt dan de aanleiding aanwijsbaar. In juni en juli 1979 waren jagende Bruine Kiekendieven in 45 van de 46 keren de aanleiding tot het opvliegen. Een verschil met de eerstgenoemde rondvluchten is ook dat niet alle aanwezige steltlopers erbij betrokken zijn. Scholeksters werden vrijwel nooit door een overvliegende Bruine Kiekendief verstoord. Vaak vlogen alleen die groepen Grutto's op, waar de kiekendief vlak overheen vloog. In

juni en juli 1979 verstoorden Bruine Kiekendieven de steltlopers gemiddeld 2.8 keer per avond. In andere jaren gebeurden dergelijke verstoringen ongeveer even vaak. Als gevolg hiervan vlogen Grutto's soms terug naar de binnendijkse graslanden tegenover de Mokkebank; meestal keerden ze echter terug voor of tijdens de schemering. Mogelijk als gevolg van de vrijwel permanente aanwezigheid van Bruine Kiekendieven (zeven keer opvliegen in c. een uur) overnachtten naar alle waarschijnlijkheid meer dan de helft van de Grutto's in de nachten van 12 op 13 en van 13 op 14 juli 1980 op gemaaide binnendijkse graslanden op c. 300 m afstand van de buitendijkse overnachtingsplaats. Nimmer is overigens gezien dat een Bruine Kiekendief een steltloper sloeg.

De vluchten naar de overnachtingsplaats lijken tamelijk afgeronde gebeurtenissen te zijn. Toch zijn er aanwijzingen dat er later in de nacht wel eens grote groepen Grutto's op de overnachtingsplaats aankomen. Figuur 5 laat gedetailleerde telresultaten zien van half juni tot half juli 1979. Gedurende een drietal nachten verlieten 's ochtends veel grotere aantallen Grutto's de overnachtingsplaats dan er de voorgaande avond bij het vallen van de duisternis aanwezig waren. Eén nacht bleef het aantal min of meer constant. Aangezien we de Grutto's, die kwamen aanvliegen in kleine groepjes, nauwkeurig konden tellen, lijkt het onwaarschijnlijk dat het verschil in aantallen veroorzaakt werd door tel-



Figuur 5. De aantallen Grutto's die op de overnachtingsplaats aankomen (zwarte balken) of ervan vertrekken (open balken) in juni en juli 1979. Numbers of Black-tailed Godwits arriving on (black bars) or departing from (open bars) the roost in June and July 1979.



Figuur 6. De activiteit van Grutto's op de overnachtingsplaats van 17 juni tot 10 juli 1979. De percentages vogels bezig met verschillende activiteiten zijn weergegeven (n = aantal bekeken individuen per 10 minuten periode). The activity of Black-tailed Godwits on the roost from 17 June to 10 July 1979. Percentages of birds involved in different activities are presented (n = total number of godwits observed per 10 minutes).

fouten. Bouma *et al.* (1977) beschreven een dergelijke nachtelijke aantalsvermeerdering van Grutto's op de Workumerwaard (F).

De verwachting is dat er op een overnachtingsplaats door Grutto's voornamelijk geslapen zou worden. Vaak worden overnachtingsplaatsen dan ook slaapplaatsen genoemd. De waarnemingen bij de Mokkebank wijzen er echter op dat er 's avonds tevens veel werd gepoetst en gefoerageerd (figuur 6). Hoewel er ook in de ochtendschemering veel werd gefoerageerd, is het natuurlijk mogelijk dat de Grutto's 's nachts voornamelijk slapen (al kunnen ze in het donker ongetwijfeld op de tast foerageren). Overdag foerageerden vaak veel Grutto's op de overnachtingsplaats. In maart 1978 en 1979 was gemiddeld zo'n 50% van het aantal overnachtende Grutto's ook overdag op de overnachtingsplaats aanwezig. In juni en juli 1979 was dit 40%. Toch verbleef er geen enkele Grutto de gehele dag op de Mokkebank omdat in de vroege morgen steeds alle Grutto's van de overnachtingsplaats naar de graslanden vertrokken. Een ruwe bemonstering (met een 1 mm-zeef) van het slik op de overnachtingsplaats op 28 juni 1979 wees uit dat de prooien van Grutto's voornamelijk mugelarven (Chironomiden) zijn, aangezien deze de enige talrijk in het slik voorkomende organismen waren naast exemplaren van een tweeklepige schelp (*Pisidium cf. nitidum*).

De Grutto's foerageerden op een prikkende manier waarbij ze iedere keer als ze een prooi vonden, even met de snavel uit het water wipten om de prooi naar binnen te slikken. Begin juli 1979 was de gemiddelde prooi-opname 9.4 exemplaren per minuut foerageren (s.d. 5.3,

$n = 48$). Uit eigen waarnemingen bleek dat Chironomiden-larven gemiddeld een asvrij drooggewicht van *c.* 1 mg hebben. Als we de calorische waarde van Chironomiden op 20 kilo-Joule per gram asvrij drooggewicht schatten (Cummins & Wuycheck 1972) dan betekent dat, dat de gemiddelde opname 3 Watt ($= J \cdot sec^{-1}$) was. Grutto's met een gewicht van *c.* 300 gram (Glutz von Blotzheim *et al.* 1977) zouden volgens de voorspellende formule voor het basaalmetabolisme (Lasiewski & Dawson 1967) en een veronderstelde dagelijkse behoefte van driemaal het basaalmetabolisme (Drent 1978), alsmede een veronderstelde verteringsefficiëntie van 85%, 487 kJ per etmaal nodig hebben. Als ze 15 uur per dag zouden foerageren (ongeveer de tijd die ze eind juni en begin juli maximaal in de graslanden kunnen doorbrengen) dan zou hun gemiddelde opname 9 W moeten bedragen. We kunnen dus concluderen dat de opnamesnelheid van de Grutto's, die 's avonds op de Mokkebank foerageerden, gemiddeld laag was. Het lijkt daarom onwaarschijnlijk dat, als de opnamesnelheid overdag op de Mokkebank vergelijkbaar groot is, de Grutto's alleen daar hun kostje bij elkaar kunnen scharrelen. Ze zullen daarom waarschijnlijk een deel van de dag de overnachtingsplaats wel moeten verlaten.

Betekenis van een gezamenlijke overnachtingsplaats

Het gezamenlijk overnachten van vogels kan de volgende functies hebben:

- (a) Veilige rustplaats, beschermd tegen roofvijanden (Lack 1968).
- (b) Bescherming tegen koude door de vorming van een gunstig microklimaat op de overnachtingsplek (Gyllin *et al.* 1977, Swingland 1977, Walsberg & King 1980, Warrilow *et al.* 1978, Yom-Tov *et al.* 1977).
- (c) Individuen krijgen de mogelijkheid om de lokale populatiegrootte te bepalen om zo over hun aantal nakomelingen te kunnen beslissen. Hierdoor kunnen ze hun eigen aantallen reguleren in verhouding tot de hoeveelheid beschikbaar voedsel (Wynne-Edwards 1962).
- (d) Mogelijkheid om informatie over (goede) foerageergebieden uit te wisselen (Gadgil 1972, de Groot 1980, Siegfried 1971, Ward & Zahavi 1973).
- (e) Het mogelijk maken van synchronisatie van gedrag en gemeenschappelijke beslissingsprocessen (Veen 1977, 1980).

Waarschijnlijk zijn steeds verschillende van deze functies van belang bij de evolutie van het gezamenlijke overnachtingsgedrag van een vogelsoort. Omdat het uiterst moeilijk is om het belang van de verschillende functies tegen elkaar

af te wegen, is het doen van een uitspraak over de functie van een dergelijk gedrag zelfs na gedetailleerd onderzoek vrijwel steeds onmogelijk (vgl. Gyllin & Källander 1976). Toch willen we nu proberen om het gezamenlijk overnachtingsgedrag van Grutto's te beschouwen in het licht van de bovenstaande hypothesen.

De grote foerageeractiviteit op de overnachtingsplaats, zowel overdag als 's avonds, maakt duidelijk dat deze plek niet slechts dient als slaapplaats. Het is in dit verband dan ook minder verwonderlijk dat de *timing* in de loop van het seizoen van het vliegen naar de overnachtingsplaats niet geheel aan de „regels” voldoet, die zijn opgesteld over de timing van de beëindiging van de dagelijkse activiteit van vogels (vgl. Aschoff 1969). De grote poets- en baadactiviteit 's avonds (figuur 6) maakt duidelijk dat de aantrekkingskracht van een buitendijkse overnachtingsplaats mede zou kunnen liggen in de gemakkelijke bereikbaarheid van zoet water. Berekeningen aan de voedselopname laten zien dat de opnamesnelheid op de overnachtingsplaats na het broedseizoen van 1979 waarschijnlijk te laag was om het de Grutto's mogelijk te maken er de gehele dag te foerageren. Het overnachten in ondiep water heeft verder het voordeel dat de vogels vrijwel onbereikbaar zijn voor landroofdieren. Bruine Kiekendieven zijn, zeker in de overwinteringsgebieden (NOME 1982), predatoren van steltlopers en de aanwezigheid van jagende Bruine Kiekendieven in juni en juli boven de Grutto's zorgde dan ook steeds voor opschudding en opvliegen. Dat veiligheid bij de keuze van de overnachtingsplaats een rol speelt, wordt ook gesuggereerd doordat de Grutto's in juli 1980, na voortdurende verstoring door Bruine Kiekendieven, in de graslanden gingen overnachten.

Het is dus duidelijk dat een overnachtingsplaats in ondiep water zekere voordelen biedt: de aanwezigheid van zoet water om te poetsen en te baden, de mogelijkheid om nog wat te eten en de relatieve veiligheid door het onbereikbaar zijn voor landroofdieren. Deze voordelen zou een Grutto echter ook hebben als hij er in z'n eentje zou overnachten en ze zijn dus eerder indicaties voor de selectiecriteria voor de plaats van overnachting dan dat ze iets zeggen over de voordelen van het *gezamenlijk* overnachten. De aanwezigheid van veel soortgenoten heeft echter als bijkomend voordeel dat veel vogels meer zien dan één of weinig vogels (Siegfried & Underhill 1975, Kenward 1978, Lazarus 1979), hetgeen de veiligheid van een individuele vogel op de plaats van overnachting zou doen toenemen. Het lijkt onwaarschijnlijk dat gegroepeerde Grutto's extra bescherming tegen koude zouden vinden op de overnachtingsplaats. Als dit voor-

deel zou spelen dan verwachten we dat de vogels zo dicht mogelijk tegen elkaar aan zouden zitten om warmteverlies te voorkomen. In feite lijkten de Grutto's de overnachtingsplaats echter enigszins gespreid te bezetten met onderlinge afstanden van naar schatting 10-30 cm.

Het samenkomen op een overnachtingsplaats, heeft mogelijk nog andere voordelen (zoals genoemd onder de functies c-e). Over geen van deze functies is het mogelijk om met het voorhanden zijnde materiaal echte uitspraken te doen. Wel zijn er enige verschijnselen te noemen die mogelijk samenhangen met deze functies. Ward & Zahavi (1973) maken duidelijk dat juist de vogelsoorten die gezamenlijke overnachtingsplaatsen vormen, in groepen foerageren. Het is bij Grutto's dan wellicht ook niet verwonderlijk dat ze juist in de tijd van het jaar dat ze in groepen foerageren, gezamenlijk overnachten. Het feit dat Grutto's 's ochtends in grotere groepen van de overnachtingsplaats vertrekken dan ze er 's avonds aankomen is in overeenstemming met het idee dat informatieve overdracht over goede foerageergebieden zou plaatsvinden doordat de vogels elkaar zouden volgen vanaf de overnachtingsplaats. De plotselinge rondvluchten voor het broedseizoen zouden iets te maken kunnen hebben met de synchronisatie van (broed- of trek-)gedrag. Dit wordt gesuggereerd door het feit dat van enkele soorten wadvogels (zoals Bontbekplevier *Charadrius hiaticula*, Zilverplevier *Pluvialis squatarola*, Kanoetstrandloper *Calidris canutus*, Bonte Strandloper *C. alpina* en Rosse Grutto *Limosa lapponica*) bekend is dat ze juist in mei, vlak voor het vertrek naar de noordelijke broedgebieden, vaak betrokken zijn in plotselinge wervelende rondvluchten, eindigend in een schroevende terugkeer op het wad (*tornado tumble*; M. R. van Eerden). Deze zijn volkomen vergelijkbaar met de plotselinge rondvluchten van Grutto's en andere steltlopersoorten vanaf de overnachtingsplaats. Veen (1977), die aantoonde hoe belangrijk synchronisatie van het broedgedrag is voor het succesvol broeden van Grote Sterns *Sterna sandvicensis*, beschrijft het voorkomen van vergelijkbare lawaaijerige rondvluchten van Grote Sterns met Visdieven *S. hirundo*, Noordse Sterns *S. paradisaea* en Kokmeeuwen *Larus ridibundus*. Deze vonden drie tot acht keer per dag, vrijwel altijd 's avonds, plaats. Veen (1977) noemde dergelijke vluchten *panic flights*, maar juist omdat elke aanwijsbare oorzaak ontbreekt en omdat de vluchten zo frequent voorkomen in een heel specifieke tijd van het jaar, zou ik deze bij voorkeur anders interpreteren. Voor het broedseizoen zouden de rondvluchten van Grutto's dus een rol kunnen spelen bij de synchronisatie van het broedgedrag (hoewel voor Grutto's nog niet is aangetoond

dat het adaptief is) en na het broedseizoen zouden de „verstoringsvluchten” naar aanleiding van jagende Bruine Kiekendieven eenzelfde soort betekenis kunnen hebben bij het nemen van een beslissing over de wegtrek naar de overwinteringsgebieden.

Dankzegging Yde D. Kuipers en Jappie Muizelaar verrichtten een groot aantal tellingen bij de Mokkebank. Yde Kuipers werkte een deel van de gegevens uit. Incidentele tellingen werden gedaan door Sjoerd Bakker, Piet W. Bouma en Trinus Haitjema. Jan B. Hulscher leende mij een wadzeef en E. Gittenberger (Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden) hielp bij de determinaties van de mollusken. Er werd dankbaar gebruik gemaakt van de opmerkingen die Arend J. van Dijk, Mennobart van Eerden, Bruno Ens en Nelly van Brederode over en bij het manuscript maakten!

Summary

Black-tailed Godwits *Limosa limosa* predominated amongst the waders visiting a communal roost (tab. 1) on the Mokkebank (SW. Friesland), a protected area of shallow water behind reed beds (fig. 1). The numbers of godwits using the roost during the springs and summers of 1977-80 are given (fig. 2). When engaged in parental duties, the godwits did not visit the communal roost. Post-breeding numbers are positively correlated with breeding success (high in 1979 and 1980). After the breeding season foraging occurred at distances of more than six kilometers from the roost.

The godwits arrived earliest on the roost, compared to the time of sunset, on days with heavy overcast (fig. 3). In June the godwits arrived relatively late at the roost (fig. 4) and it is suggested that during this time of the year the godwits need a long working day.

At the start of the season (end of March) all waders are engaged in noisy sudden round flights when arriving at the roost. After the breeding season the godwits are quiet but often disturbed by Marsh Harriers *Circus aeruginosus*, sometimes causing the godwits to leave the roost to move to mowed meadows nearby. There are indications that during the night sometimes godwit flocks arrived (fig. 5). At the roost, a lot of godwits are preening or foraging on Chironomid larvae (fig. 6). The intake on the roost is estimated to be too low to allow the birds to stay there all day long.

It is argued that the availability of fresh water for drinking and preening and the security against terrestrial predators by roosting in shallow water, play a role in the selection of the roost site. The observations are in accordance with the information centre hypothesis for the function of communal roosts. It is suggested that the whirling flights from the roost serve a function in communal decision making, e.g. synchronizing the breeding and migration activity.

Literatuur

ALTENBURG W. *et al.* 1982. Polygamy in the Marsh Harrier, *Circus aeruginosus*: individual variation

- in hunting performance and number of mates. Behaviour 79: 272-312.
- ASCHOFF J. 1969. Phasenlage der Tagesperiodik in Abhängigkeit von Jahreszeit und Breitengrad. Oecologia 3: 125-169.
- & VON HOLST D. 1960. Schlafplatzflüge bei Dohlen. Proc. int. orn. Congr. 12: 55-70.
- & WEVER R. 1962. Beginn und Ende der täglichen Aktivität freilebender Vögel. J. Orn. 103: 1-27.
- BEAUDOIN J. C. & CORMIER J. P. 1973. La migration des Barges à Queue Noire, *Limosa limosa* L., dans la région d'Angers (Maine et Loire) au printemps 1971. Oiseau Revue fr. Orn. 43: 16-31.
- BOUMA P. W. et al. 1977. De slaaptrek van de Grutto op de Workumerwaard in de periode 29 juni tot en met 24 augustus 1976. Vanellus 30: 67-73.
- CUMMINS K. W. & WUYCHECK J. C. 1972. Caloric equivalents for investigations in ecological energetics. Mitt. int. Verein. theor. angew. Limnol. 18: 1-158.
- VAN DIJK A. J. 1980. Waarnemingen aan de rui van de Grutto *Limosa limosa*. Limosa 53: 49-57.
- & VAN OS B. L. J. 1982. Vogels van Drenthe. Van Gorcum, Assen.
- DRENT R. H. 1978. Investeren in nakomelingschap. (Openbare les) Rijksuniversiteit Groningen, Groningen.
- EBER G., GEESINK B. & WILLERS T. 1972. Beobachtungen am Schlafplatz der Uferschnepfe (*Limosa limosa*) im NSG Zwillbrocker Venn bei Vreden. Anthus 9: 49-61.
- GADGIL M. 1972. The function of communal roosts: relevance of mixed roosts. Ibis 114: 531-533.
- GERDES K. 1975. Schlafplatzflüge der Uferschnepfe (*Limosa limosa*) und anderer Arten im Bereich des Dollart. Vogelkundliche Ber. Niedersachsen 7: 3-12.
- GLUTZ VON BLITZHEIM U. N., BAUER K. M. & BEZZEL E. 1977. Handbuch der Vögel Mitteleuropas, 7. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- DE GROOT P. 1980. Information transfer in a socially roosting weaver bird (*Quelea quelea*: Ploceinae): an experimental study. Anim. Beh. 28: 1249-1254.
- GYLLIN R. & KÄLLANDER H. 1976. Roosting behaviour of the Jackdaw *Corvus monedula* at Örebro, Central Sweden. Orn. scand. 7: 113-125.
- KÄLLANDER H. & SYLVÉN M. 1977. The microclimate explanation of town centre roosts of Jackdaws *Corvus monedula*. Ibis 119: 358-361.
- JONGSMA J. 1968. Slaaptrek van de Grutto in Drenthe. Vogeljaar 16: 657-659.
- KENWARD R. E. 1978. Hawks and doves: factors affecting success and selection in goshawk attacks on woodpigeons. J. Anim. Ecol. 47: 449-460.
- KUIPERS Y. D., PIERSMA TH. & MUIZELAAR J. 1981. Steltloperslaaptrek bij de Mokkebank in 1979. In Jaarboek 1979/1980 VWG Friese IJsselmeerkust e.o., Workum, pp. 6-33.
- LACK D. 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen, London.
- LASIEWSKI R. C. & DAWSON W. R. 1967. A reexamination of the relation between standard metabolic rate and body weight in birds. Condor 69: 13-23.
- LAZARUS J. 1979. The early warning function of flocking in birds: an experimental study with captive Quelea. Anim. Beh. 27: 855-865.
- MULDER T. 1972. De Grutto in Nederland. Wet. Meded. K. Ned. Natuurh. Veren. 90.
- NOME 1982. Wintering waders on the Banc d'Arguin, Mauritania, Stichting Veth tot steun aan Wadendonderzoek, Leiden.
- PIERSMA T., KUIPERS Y. & MUIZELAAR J. 1979. Steltloperslaaptrektellingen bij de Mokkebank in 1978. In Jaarboek 1978 VWG Friese IJsselmeerkust e.o., Workum, pp. 35-63.
- SIEGFRIED W. R. 1971. Communal roosting of the Cattle Egret. Trans. R. Soc. S. Afr. 39 (IV): 419-443.
- & UNDERHILL L. G. 1975. Flocking as an anti-predator strategy in doves. Anim. Beh. 23: 504-508.
- SWINGLAND I. R. 1977. The social and spatial organization of winter communal roosting in Rooks (*Corvus frugilegus*). J. Zool., Lond. 182: 509-528.
- VEEN J. 1977. Functional and causal aspects of nest distribution in colonies of the Sandwich Tern (*Sterna sandvicensis* Lath.). Behaviour, Suppl. XX.
- 1980. Waarom broeden vogels in kolonies? Limosa 53: 37-48.
- WALSBERG G. E. & KING J. R. 1980. The thermoregulatory significance of the winter roost sites selected by Robins in eastern Washington. Wilson Bull. 92: 33-39.
- WARD P. & ZAHAVI A. 1973. The importance of certain assemblages of birds as „information-centres” for food-finding. Ibis 115: 517-534.
- WARRILOW G. J., FOWLER J. A. & FLEGG J. J. M. 1978. Microclimate in a Reed Bunting Roost. Ringing Migration 2: 34-37.
- WYNNE-EDWARDS V. C. 1962. Animal dispersion in relation to social behaviour. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- YOM-TOV Y., IMBER A. & OTTERMAN J. 1977. The microclimate of winter roosts of the Starling *Sturnus vulgaris*. Ibis 119: 366-368.

Theunis Piersma, Korte Nieuwstraat 4, 9724 LC Groningen

Aanvaard voor opname 25 november 1982