

Voedselkeuze en voedselopname van Zilverplevieren *Pluvialis squatarola* in de Waddenzee tijdens de voor- en najaarstrek

Prey choice and food intake of Grey Plovers *Pluvialis squatarola* in the Wadden Sea during spring and autumn migration

MARCEL KERSTEN & THEUNIS PIERSMA

Zilverplevieren *Pluvialis squatarola* broeden op de toendra's van Noord-Rusland en Siberië (Voous 1962). De belangrijkste overwinteringsgebieden liggen langs de westkust van Afrika, met name op de Banc d'Arguin, Mauritië (Engelmoer 1982). In de Nederlandse Waddenzee overwinteren zo'n 2000-3000 vogels. Tijdens de doortrekperiodes in mei en september lopen de aantallen op tot 15 000-20 000 vogels (Boere & Smit 1981). Gedurende dit verblijf in de Waddenzee is de voedselbehoefte waarschijnlijk relatief hoog; er moet immers trekvet worden aangelegd om de lange afstand naar broed- of overwinteringsgebied te overbruggen. Dit geldt waarschijnlijk het sterkst tijdens de voorjaars-trek. Zowel in de Waddenzee als in de Wash, Engeland, is vastgesteld dat het gewicht van adulte Zilverplevieren in mei zeer sterk toeneemt van c. 250 gram in het begin tot c. 350 gram vlak voor vertrek (Boere & Smit 1981, Jones 1981). Tijdens de najaarstrek is de gewichtstoename van Zilverplevieren minder groot, exemplaren zwaarder dan 300 gram zijn dan schaars.

Het lijkt er dus op dat de voedselbehoefte van Zilverplevieren in het voorjaar groter zal zijn dan in het najaar. De voedselsituatie lijkt in het voorjaar echter minder gunstig te zijn. Beukema (1981) toonde aan dat de biomassa van ongewervelde bodemdieren per vierkante meter wadoppervlak maximaal is tussen juli en september. Daarna neemt de biomassa geleidelijk af tot een minimum in het vroege voorjaar. Vanaf maart neemt de biomassa weer toe.

Om na te gaan hoe Zilverplevieren reageren op de veranderende voedselsituatie, hebben wij op het wad ten zuiden van Ameland in september 1978 en mei 1979 de bodemfauna bemonsterd en waarnemingen gedaan aan het foeragegedrag.

Methode

De gegevens werden verzameld in drie proefvlakken

op het wad ten westen van de aanlegsteiger bij Nes, Ameland. De proefvlakken lagen c. 100 meter ten zuiden van de dijk. Proefvlak 1 (1 ha) bestond uit zandig wad. Proefvlak 2 (1 ha) lag op een kokkelbank. Proefvlak 3 omvatte 0.5 ha slibrijk wad en lag iets beneden NAP. In dit vak werden de meeste Zilverplevieren waargenomen. Het overgrote deel van de gegevens is dan ook gebaseerd op waarnemingen uit dit proefvlak.

Zowel in september als in mei zijn in ieder proefvlak 12 bodemonsters met een oppervlakte van 12.5×12.5 cm² en een diepte van 15 cm genomen. Strandgapers *Mya arenaria* en wadpieren *Arenicola marina*, die vaak dieper leven dan 15 cm, werden niet door Zilverplevieren gegeten. De monsters werden ter plaatse gezeefd (maaswijdte 1 mm), waarna de bodemdieren werden gedetermineerd en geteld. De volgende dag werden van iedere soort de dieren afkomstig uit hetzelfde proefvlak samengevoegd en gedurende drie dagen gedroogd bij 60 °C. Daarna werd het drooggewicht bepaald en het overgebleven materiaal verbrand gedurende een half uur bij 550 °C. Hierna werd van de resterende as het gewicht bepaald en uit het verschil tussen drooggewicht en asgewicht kon het asvrije drooggewicht (AFDW) worden berekend met een nauwkeurigheid van 0.001 gram. In september 1978 werd een deel van de droge stof niet verbrand, maar gebruikt om met behulp van een bomcalorimeter de energie-inhoud te bepalen.

Op iedere waarnemingsdag werd het tijdstip genoteerd waarop het wad in de proefvlakken droogviel. De foerageerwaarnemingen werden overdag uitgevoerd vanaf de waddijk met een 20-50×60-telescoop. Daarbij werd een in het proefvlak foeragerende Zilverplevier zo lang mogelijk gevolgd en werd per minuut opgeschreven hoeveel pikbewegingen er gemaakt werden (pikfrequentie), hoeveel er hiervan succesvol waren (foerageersucces) en, indien mogelijk, welke prooidieren werden gegeten.

Voedselkeuze

In september bestond het voedsel voor 74% uit zeeduizendpoten *Nereis diversicolor* (341 prooien geïdentificeerd, totale aantal 353); in mei werd zelfs alleen deze prooi soort gegeten (111 prooien geïdentificeerd, totale aantal 121). De overige prooien bestonden voor het overgrote deel uit zeer kleine dieren die zo snel werden

Tabel 1. Samenstelling van de bodemfauna (aantal/m²) in de drie proefvlakken in september 1978 en mei 1979. (De dichtheid van het wadslakje *Peringia ulvae* is niet bepaald omdat we niet over een goede methode beschikten om dode en levende dieren van elkaar te scheiden.) *Densities (numbers/m²) of benthic macrofauna in the three study plots (gebied) in September 1978 and May 1979 (Peringia ulvae omitted).*

	Gebied 1		Gebied 2		Gebied 3	
	sep	mei	sep	mei	sep	mei
<i>Cerastoderma edule</i>	118	0	958	0	74	0
<i>Macoma balthica</i>	96	81	118	184	302	111
<i>Scrobicularia plana</i>	0	7	0	0	59	15
<i>Mya arenaria</i>	0	0	0	7	37	22
<i>Lanice conchilega</i>	700	0	192	0	0	0
<i>Nereis diversicolor</i>	287	192	44	133	811	420
<i>Scoloplos armiger</i>	88	118	111	324	0	0
Capitellidae indet. ¹	612	228	206	155	766	66
<i>Arenicola marina</i>	29	66	44	26	22	7

¹ waarschijnlijk probably *Heteromastus filiformis* en/of and/or *Capitella capitata*.

Tabel 2. Asvrij drooggewicht (AFDW;g/m²) van de bodemfauna in de drie proefvlakken in september 1978 en mei 1979. *Ashfree dry weight (AFDW;g/m²) of benthic macrofauna in the three study plots in September 1978 and May 1979.*

	Gebied 1		Gebied 2		Gebied 3	
	sep	mei	sep	mei	sep	mei
<i>Cerastoderma edule</i>	23.9	0	70.5	0	19.5	0
<i>Macoma balthica</i>	3.5	2.5	1.7	7.7	5.4	5.2
<i>Scrobicularia plana</i>	0	1.7	0	0	9.6	2.6
<i>Mya arenaria</i>	0	0	0	0.4	4.3	2.0
<i>Lanice conchilega</i>	5.4	0	1.5	0	0	0
<i>Nereis diversicolor</i>	3.2	3.9	0.5	4.2	11.4	8.6
<i>Scoloplos armiger</i>	0.7	0.7	0.6	1.0	2.0	0.1
Capitellidae indet.						
<i>Arenicola marina</i>	2.5	4.8	2.8	0.7	0.4	0.7
Totaal Total	39.2	13.6	77.6	14.0	52.6	19.2

ingeslikt dat het niet mogelijk was deze nader te determineren. In aanmerking komen enkele kleine soorten wormen, o.a. *Scoloplos armiger*, *Heteromastus filiformis* en *Capitella capitata* en mogelijk het wadslakje *Peringia ulvae*.

Tabel 1 geeft de gemiddelde dichtheid van de bodemdieren in de proefvlakken en tabel 2 de biomassa. In alle proefvlakken was de biomassa in mei aanzienlijk lager dan in september. Deze daling komt echter vrijwel geheel voor rekening van de tweekleppigen. De wormen, die het hoofdvoedsel vormden van de Zilverplevieren, gaan wel in aantal achteruit maar de biomassa in mei verschilt slechts weinig van die in september. Het gemiddelde gewicht van een zeeduizendpoot is in mei dan ook hoger dan in september (tabel 3).

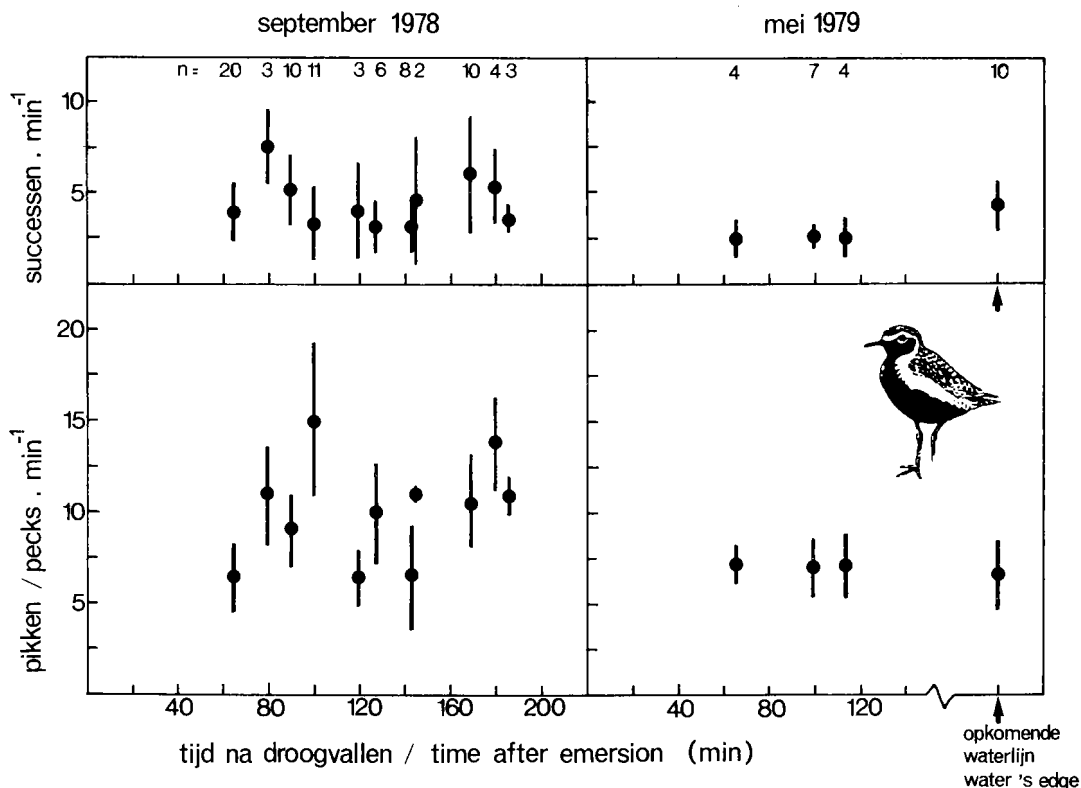
Voedselopname

In figuur 1 is voor proefvlak 3 de pikfrequentie en het foerageersucces uitgezet tegen de tijd na het droogvallen van het wadoppervlak (drooglichtijd). Zilverplevieren foerageerden hier tot ongeveer drie uur na het droogvallen, daarna werd het proefvlak verlaten. Zowel pikfrequentie als foerageersucces vertoonden in september een grote variatie, maar lijken beide onafhanke-

Tabel 3. Gemiddelde gewicht (AFDW) van zeeduizendpoot tijdens de studieperiode. *Average weight (AFDW) of Nereis diversicolor during the study period.*

Gebied Plot	Gem. Mean AFDW (mg)	
	sept 1978	mei 1979
1	11.1	20.3
2	11.4	31.6
3	14.1	20.4

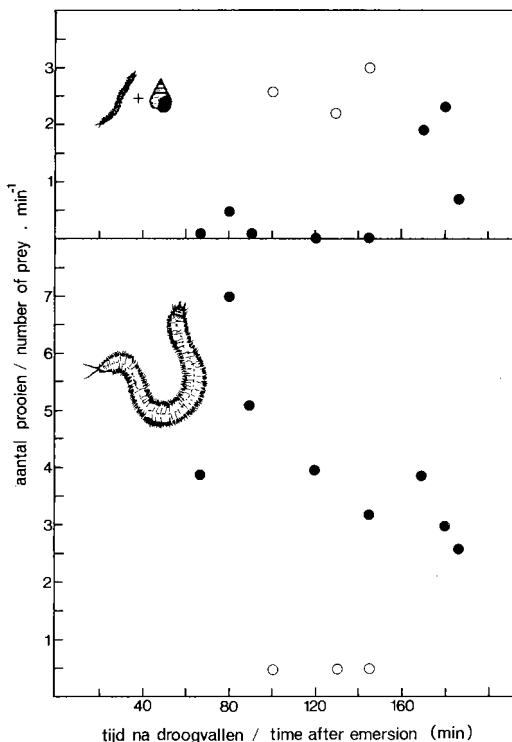
lijk van de drooglichtijd (Kendall rangcorrelatie-toets, resp. $\tau = 0.018$, $p = 0.468$ en $\tau = 0.345$, $p = 0.071$). Er is geen significante correlatie tussen pikfrequentie en foerageersucces ($r = 0.188$, $p > 0.1$). Voor mei beschikken we slechts over vier protocollen, die onderling echter weinig variatie vertonen. Het foerageersucces van een Zilverplevier die toen in de opkomende waterlijn foerageerde (4.3 ± 1.4 (S.D.) prooien per minuut) was hoger dan dat van vogels op drooggevallen wad (2.5 ± 0.8); dit verschil is significant (Student's t-toets, $t = 6.92$, $p < 0.0005$). Op drooggevallen wad was de gemiddelde pikfrequentie in mei (6.9 ± 1.4) significant lager dan in september (9.5 ± 4.0) ($t = 4.5$, $p < 0.0005$). Hetzelfde geldt voor het foerageersucces: respectievelijk 2.5 ± 0.8 en 4.4 ± 2.4 prooien per minuut in mei en in september ($t = 7.05$, $p < 0.0005$).



Figuur 1. Pikfrequentie en foerageersucces (gem $\pm$ 1 SD) van Zilverplevieren in proefvlak 3 (n = gemiddeld aantal waarnemingsminuten). Mean peck and success rates $\pm$ 1 SD of Grey Plovers in study plot 3 (n = mean number of observation minutes).

Aangezien in september behalve zeeduizendpotten ook kleinere prooidieren werden gegeten, is in figuur 2 per vogel het gemiddelde aantal zeeduizendpotten en kleine prooien dat per minuut werd gegeten, uitgezet tegen de drooglig-tijd. Laten we de gegevens van drie Zilverplevieren die vrijwel geen zeeduizendpotten aten buiten beschouwing, dan blijkt dat het aantal gegeten zeeduizendpotten per minuut sterk afnam naarmate het wad langer droog lag ($\tau = 0.640$, $p = 0.016$). Het aantal gegeten kleine prooidieren per minuut lijkt voor deze Zilverplevieren enigszins toe te nemen met de drooglig-tijd, maar deze toename is niet significant ($\tau = 0.286$, $p = 0.199$).

In figuur 3 is de voedselopname van Zilverplevieren in proefvlak 3, uitgedrukt in mg AFDW per seconde, uitgezet tegen de drooglig-tijd. De berekening van de voedselopname is noodgedwongen gebaseerd op de veronderstelling dat



Figuur 2. Opnamesnelheid van zeeduizendpotten en kleine prooien door Zilverplevieren in september 1978 in proefvlak 3 (open rondjes geven vogels aan die vrijwel uitsluitend kleine prooien aten). Capture rate of Nereis diversicolor and small items by Grey Plovers in September 1978 in plot 3 (open dots indicate birds that ate predominantly small preys).

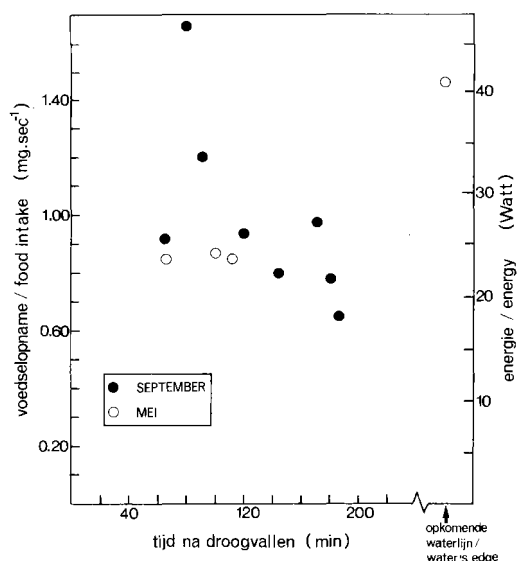
Zilverplevieren niet selecteren op prooidieren van een bepaalde grootte. Het gemiddelde gewicht van zeeduizendpotten in proefvlak 3 bedroeg in september 1978 14.1 mg en in mei 1979 20.4 mg. Het gemiddelde gewicht van een kleine prooi schatten we op ongeveer 2 mg. In september nam de voedselopname van wormenetende Zilverplevieren sterk af naarmate het wad langer droog lag. Aangezien het gewicht van een kleine prooi gemiddeld minder dan 20% bedroeg van dat van een zeeduizendpoot, kan de eventuele kleine toename van het aantal gevangen kleine prooien de afname van het aantal gegeten zeeduizendpotten niet compenseren.

Omdat het gemiddelde gewicht van een zeeduizendpoot in mei veel hoger is dan in september, komt de gemiddelde voedselopname per laagwaterperiode in mei goed overeen met die in september, ondanks het feit dat het foerageersucces in mei kleiner is (figuur 1).

In figuur 3 is ook de voedselopname uitgedrukt in termen van energie (Watt = Joules per seconde) weergegeven. Deze werd berekend door de energie-inhoud van zeeduizendpotten, die in september 1978 27.9 J per mg bedroeg, te vermenigvuldigen met het opgegeten gewicht. We nemen aan dat de energie-inhoud van zeeduizendpotten in mei gelijk is aan die in september. Gegevens verzameld aan de Friese waddenkust wijzen erop dat seizoenvariëaties hierin gering zijn (L. Zwarts).

Bespreking

Buiten het broedseizoen zijn Zilverplevieren voor hun voedselvoorziening vrijwel geheel aangewezen op tijdelijk droogvallende platen in getijdengebieden. Op het wad bij Ameland vormen zeeduizendpotten de belangrijkste voedselbron. Hetzelfde geldt voor Zilverplevieren foeragerend op het Duitse wad (Höfmann & Hoerschelmann 1969, Filbrandt 1982), in het estuarium van de Tees in NO-Engeland (Evans *et al.* 1979, Dugan 1982) en in het kleine estuarium bij Sidi Moussa langs de Atlantische kust van Marokko (Piersma & Zegers 1983). Op het zandige wad bij Lindisfarne in NO-Engeland, waar geen zeeduizendpotten voorkomen, zijn de polychaete wormen *Notomastus latericeus* en wadpier de belangrijkste prooi-soorten (Pienkowski 1982). Op de Banc d'Arguin, waar ongeveer 23 000 Zilverplevieren overwinteren, komt de aan onze zeeduizendpoot verwante *Nereis falsa* voor. De dichtheid hiervan is, evenals die van andere soorten wormen, tamelijk gering en het voedsel van de Zilverplevieren bestaat er uit een rijke schakering bodemdieren (Piersma 1982). In het Swartkops estuarium in Zuid-Afrika eten Zilverplevieren voornamelijk de kreeftachtige *Upoge-*



Figuur 3. Voedsel- en energie-opname van Zilverplevieren in proefvlak 3. Food and energy intake of Grey Plovers in plot 3.

bia africana (Schramm 1978). Ook hier komen polychaete wormen niet voor. Baker (1974) ten slotte, bestudeerde het foerageergedrag van Zilverplevieren aan de Atlantische kust van de Verenigde Staten en vermeldt dat de aan onze zeeduizendpoot verwante *Nereis succinea* de belangrijkste prooi-soort vormt. Samenvattend kan geconcludeerd worden dat buiten het broedgebied *Nereis* spp. indien zij voorkomen, vrijwel steeds de belangrijkste prooien vormen voor Zilverplevieren.

Gezien de overheersende rol van zeeduizendpoot in het dieet lijkt het aannemelijk dat het voorkomen van deze prooi-soort van grote invloed is op de verspreiding van Zilverplevieren. De meeste Zilverplevieren werden waargenomen in proefvlak 3 waar de dichtheid van zeeduizendpotten het hoogst was. Daarentegen werden in proefvlak 1 nimmer Zilverplevieren waargenomen hoewel de dichtheid van zeeduizendpotten hier hoger was dan in proefvlak 2, waar vooral in mei wel Zilverplevieren foerageerden. Uit de gegevens in tabel 1 en 3 blijkt dat in proefvlak 1 vooral veel kleine zeeduizendpotten zaten. In proefvlak 2 waren de zeeduizendpotten in mei gemiddeld 1.56 keer zo zwaar als in proefvlak 1. Waarschijnlijk zijn kleine zeeduizendpotten niet erg aantrekkelijk en wordt de verspreiding van de Zilverplevieren vooral bepaald door het voorkomen van grotere exemplaren.

Het is jammer dat we tijdens het protocolleren de lengte van de gegeten zeeduizendpotten niet systematisch geschat hebben. Anders was het wellicht mogelijk geweest na te gaan of een

dergelijke grootselectie ook werkelijk optrad. De voedselopname in proefvlak 3 (figuur 3) is berekend op grond van de veronderstelling dat er niet op grootte geselecteerd werd. Nu we rekening moeten houden met de mogelijkheid dat kleine zeeduizendpoten worden gemeden, zal het duidelijk zijn dat de berekende opnamecijfers minimum-schattingen zijn.

In september nam het aantal gevangen zeeduizendpoten af van gemiddeld zes per minuut kort na het droogvallen tot ongeveer drie per minuut drie uur na droogliggen. Daarna lag het wad nog ruim twee uur droog, maar in die periode werden geen Zilverplevieren meer waargenomen. De afname van het foerageersucces naarmate het wad langer droogligt, wordt vrijwel zeker veroorzaakt door de reactie van zeeduizendpoten op het uitdrogen van het wad. Vader (1964) toonde in een experimentele opstelling aan dat zeeduizendpoten zich dieper in hun gangen terugtrekken naarmate het wad langer droogligt. Als typische oogjager (Pienkowski 1981) is de Zilverplevier met zijn korte snavel aangewezen op prooidieren die zich op of juist onder het wadoppervlak bevinden. Zodra er een klein laagje water op het wadoppervlak staat worden de zeeduizendpoten weer actief en begeven zich naar boven (Vader 1964). Dit verklaart waarschijnlijk het grote foerageersucces van de Zilverplevier die in mei in de opkomende waterlijn foerageerde (figuur 1).

Aangezien er in september ruim drie uur na het droogvallen geen foeragerende Zilverplevieren meer werden waargenomen in proefvlak 3 kunnen we uit onze gegevens niet direct afleiden hoeveel voedsel een Zilverplevier gemiddeld per laagwaterperiode eet. Het lijkt aannemelijk dat de vogels verhuisden naar later drooggevallen wadgedeelten waar de verwachte voedselopname op dat moment hoger was. Buiten de proefvlakken werden inderdaad foeragerende Zilverplevieren waargenomen, maar de voedselopname van deze vogels kon niet gekwantificeerd worden vanwege de grote afstand. Wanneer we veronderstellen dat de gemiddelde voedselopname in die periode op zijn minst gelijk was aan de laagste opname van wormenetende Zilverplevieren in proefvlak 3, dan kunnen we een ruwe indicatie geven van de voedselopname per laagwaterperiode.

Per laagwaterperiode hadden de Zilverplevieren gemiddeld zeven uur de tijd om te foerageren. Gedurende de eerste helft van deze periode werden ze waargenomen in proefvlak 3. De gemiddelde voedselopname bedroeg daar 0.99 mg/sec (figuur 3). Gedurende de tweede helft van de laagwaterperiode veronderstellen we de voedselopname gelijk aan de laagste voedselopname gemeten in proefvlak 3, dit is 0.65 mg/sec.

De geschatte voedselopname per laagwaterperiode bedraagt dan $(12\ 600 \times 0.99) + (12\ 600 \times 0.65) \approx 20.7$ gram.

Zeeduizendpoten vormden de hoofdmoot van het voedselpakket en hadden in september een energie-inhoud van 27.9 kJ per gram. De bruto energie-opname per laagwaterperiode bedroeg in september dus $20.7 \times 27.9 = 578$ kJ voor wormenetende Zilverplevieren.

In augustus en september op Vlieland gevangen Zilverplevieren wogen gemiddeld 230 gram (Boere & Smit 1981). Het basaalmetabolisme van een 240 gram wegende Zilverplevier bedroeg ongeveer 168 kJ per etmaal (Kersten & Piersma 1984). Dit is 54% hoger dan het verwachte basaalmetabolisme voor een vogel met een dergelijk gewicht (Aschoff & Pohl 1970). De dagelijkse energie-uitgaven van vrij levende vogels worden door King (1974) geschat op 3.5 keer het basaalmetabolisme. De maximale energie-uitgaven gedurende opeenvolgende dagen bedragen ongeveer 4 keer het basaalmetabolisme (Drent & Daan 1980). Gaan we voor onze Zilverplevieren uit van de factor 3.5, dan betekent dit een verwachte dagelijkse energie-uitgave van 588 kJ. De wormenetende Zilverplevieren hadden in september een geschatte energie-opname van 578 kJ per laagwaterperiode. Dit komt aardig overeen met de verwachte opname.

Omtrent de voedselopname in mei beschikken we slechts over een klein aantal gegevens. In proefvlak 3 bedroeg het foerageersucces op drooggevallen wad 2.5 zeeduizendpoten per minuut ($n = 15$). Uitgedrukt in termen van gewicht (tabel 3) levert dit 0.85 mg/sec op. Als we voor het gemak dit getal aanhouden voor de gemiddelde voedselopname gedurende een laagwaterperiode, dan wordt de geschatte voedselopname per laagwaterperiode 21.4 gram. Dit vertegenwoordigt een energie-inhoud van 597 kJ. De energie-opname per laagwaterperiode was in mei dus vrijwel gelijk aan die van wormenetende Zilverplevieren in september. Het lagere foerageersucces (figuur 1) werd gecompenseerd door het hogere gemiddelde gewicht van de zeeduizendpoten (tabel 3). Waarschijnlijk profiteerden de Zilverplevieren van het feit dat de voorjaarsstrek door de Waddenzee samenvalt met het reproductiesizoen van de zeeduizendpoten, welke gepaard gaat met een periode van groei van de volwassen exemplaren (Hartmann-Schröder 1981). In september valt gemiddeld één laagwaterperiode in daglicht en een ander in het donker. In mei is de daglengte echter langer en dit betekent dat Zilverplevieren dan meer dan één laagwaterperiode per etmaal bij daglicht kunnen foerageren. De voedselopname gedurende deze extra tijd kan benut worden voor de aanleg van reservevet, die het mogelijk

maakt om de vlucht naar de arctische broedgebieden te ondernemen.

Dankzegging Tijdens het veldwerk werden we bijgestaan door Peter Brouwer, Bert Lotz, Kees Rappoldt en Carla Visser. Jan Nijboer verleende logistieke steun in Haren. Jan Hulscher en Mennobart van Eerden suggereerden talrijke waardevolle verbeteringen en Joke Poelstra-Hiddinga typte het artikel. Dank aan Leo Zwarts voor zijn altijd stimulerende belangstelling.

Summary

Prey choice and food intake of Grey Plovers *Pluvialis squatarola* were studied in September 1978 and May 1979 on three study plots in the Dutch Wadden Sea near the barrier island Ameland. In September, ragworms *Nereis diversicolor* formed 74% of the diet. In May ragworms were taken exclusively.

Overall peck and success rates in September did not change during low tide (fig. 1), but the capture rate of ragworms decreased significantly with time after emersion (fig. 2). The latter is attributed to the reaction of ragworms, which withdraw deeper in their burrows when the surface of the mud dries out. At the same time the capture rate of small prey items tended to increase, but this could not compensate for the loss: total food intake decreased with time after emersion (fig. 3). About three hours after emersion the intake rate had dropped to 0.65 mg AFDW/sec or 18.1 J/sec. During the remaining two hours before immersion not a single Grey Plover was seen in the study plot. Birds were then, however, foraging on lower laying mudflats. We infer that Grey Plovers try to maintain their food and energy intake rate at 0.65 mg/sec during the second part of the low water period.

The gross energy intake during a low water period of seven hours in daylight is estimated at 578 kJ in September and 597 kJ in May. In May, both the density of ragworms and the success rate of foraging Grey Plovers were significantly lower than in September. This apparently did not affect the total energy intake during a low water period. This is due to the fact that in May average weight of ragworms was higher than in September (tab. 3).

The daily energy expenditure of free living Grey Plovers is estimated at 588 kJ ($DEE = 3.5 \times BMR$ (King 1974), BMR taken from laboratory measurements by Kersten & Piersma 1984). Since the gross energy intake during a daylight low water period approximately meets the requirements, both in September and in May, it is concluded that Grey Plovers do not need to feed at night in order to meet their normal daily energy expenditure. In order to deposit fat reserves in May, prior to departure to the breeding grounds, Grey Plovers may benefit from the opportunity that consistently more than one low water period occurs during daylight at this time of the year.

Literatuur

- ASCHOFF J. & POHL H. 1970. Der Ruheumsatz von Vögeln als Funktion der Tageszeit und der Körpergröße. *J. Orn.* 111: 38-47.
- BAKER M. C. 1974. Foraging behavior of Black-bellied Plovers (*Pluvialis squatarola*). *Ecology* 55: 162-167.
- BEUKEMA J. J. 1981. Quantitative data on the benthos of the Wadden Sea proper. In N. DANKERS, H. KÜHL & W. J. WOLFF, *Invertebrates of the Wadden Sea*, p. 134-142. Balkema, Rotterdam.
- BOERE G. C. & SMIT C. J. 1981. Grey Plover (*Pluvialis squatarola* L.) In C. J. SMIT & W. J. WOLFF, *Birds of the Wadden Sea*, p. 128-135. Balkema, Rotterdam.
- DRENT R. H. & DAAN S. 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68: 225-252.
- DUGAN P. J. 1982. Seasonal changes in patch use by a territorial Grey Plover: weather-dependant adjustments in foraging behaviour. *J. Anim. Ecol.* 51: 849-858.
- ENGELMOER M. 1982. The importance of the Banc d'Arguin for wintering waders. In W. ALTENBURG *et al.*, *Wintering waders on the Banc d'Arguin, Mauritania*, p. 91-100. Stichting Veth tot Steun aan Wadden Onderzoek, Leiden.
- EVANS P. R. *et al.* 1979. Short-term effects of reclamation of part of Seal Sands, Teesmouth, on wintering waders and Shelduck. I. Shorebird diets, invertebrate densities, and the impact of predation on the invertebrates. *Oecologia* 41: 183-206.
- FILBRANDT U. 1982. Nahrungsökologie und Tidalrhythmic des Kiebitzregenpfeifers *Pluvialis squatarola* (L.) in der Nordstrander Bucht, Nord-Friesland. (Dipl. Biol. Thesis) Universität Göttingen, Göttingen.
- HARTMANN-SCHRÖDER G. 1981. The ragworm *Nereis diversicolor*. In N. DANKERS, H. KÜHL & W. J. WOLFF, *Invertebrates of the Wadden Sea*, p. 113-114. Balkema, Rotterdam.
- HÖFMANN H. & HOERSCHELMANN H. 1969. Nahrungsuntersuchungen bei Limikolen durch Mageninhaltanalysen. *Corax* 19: 7-22.
- JONES H. M. 1981. Wader weights. In N. J. B. A. BRANSON, *Wash Wader Ringing Group Report 1979-1980*, p. 67-70. Cambridge.
- KERSTEN M. & PIERSMA T. 1984. Weight cycles and energetics of Oystercatchers, Turnstones and Grey Plovers in captivity. (Doctoraalverslag) Zoologisch Laboratorium, Rijksuniversiteit Groningen.
- KING J. R. 1974. Seasonal allocation of time and energy resources in birds. *Publ. Nuttall orn. Club* 15: 4-85.
- PIENKOWSKI M. W. 1981. How foraging plovers cope with environmental effects on invertebrate behaviour and availability. In N. V. JONES & W. J. WOLFF, *Feeding and survival strategies of estuarine organisms*, p. 179-192. Plenum Press, New York.
- 1982. Diet and energy intake of Grey and Ringed Plovers, *Pluvialis squatarola* and *Charadrius hiaticula*, in the non-breeding season. *J. Zool., Lond.* 197: 511-549.
- PIERSMA T. 1982. Foraging of Grey Plovers. In W. ALTENBURG *et al.*, *Wintering waders on the Banc d'Arguin, Mauritania*, p. 149-153. Stichting Veth tot Steun aan Waddenonderzoek, Leiden.

- PIERSMA T. & ZEGERS P. 1983. Aspects of the foraging behaviour of Grey Plovers. *In* M. KERSTEN *et al.*, Wader migration along the Atlantic coast of Morocco, March 1981, p. 119-126. (RIN report 83/20) Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Texel.
- SCHRAMM M. 1978. The feeding ecology of Grey Plovers on the Swartkops Estuary. (B. Sc. Thesis) University Port Elizabeth, Port Elizabeth.
- VADER W. J. M. 1964. A preliminary investigation into the reactions of the infauna of the tidal flats to tidal fluctuations in water level. *Neth. J. Sea Res.* 2: 189-222.

Voous K. H. 1962. *Die Vogelwelt Europas und ihre Verbreitung*. Parey, Hamburg.

M. Kersten & T. Piersma, Zoölogisch Laboratorium, Rijksuniversiteit Groningen, Postbus 14, 9750 AA Haren

Aanvaard voor opname 8 maart 1984

