De Levende Natuur 79 (1):1-14 (1976)

JANUARI 1976 JAARGANG 79 AFL. 1



NEDERLANDS TIJDSCHRIFT VOOR VELDBIOLOGIE
OPGERICHT DOOR E. HEIMANS, J. JASPERS Jr EN JAC. P. THIJSSE

De mosseleters van Ravenglass

N. TINBERGEN

In De Levende Natuur van januari 1962 hebben Hans Kruuk en ik beschreven, hoe een gelukkig toeval het ons mogelijk gemaakt had, om van nabij waar te nemen hoe een paar Scholeksters in Ravenglass voor hun jongen het vlees uit mosselschelpen losbeitelden. Die kans kregen we doordat rondom het nest, waarbij we eerder in het seizoen een schuilhutje gezet hadden, de omringende vegetatie sinds het leggen van de eieren zó dicht en hoog opgegroeid was, dat de ouden er niet in geslaagd waren, hun jongen zoals gebruikelijk van het nest weg te lokken (fig. 1) en naar het ebstrand te leiden. Ze hadden deze moeilijkheid opgelost door het benodigde voedsel in een geregelde „airlift" van het ebstrand naar de nestplaats te dragen. Dat voedsel bestond voornamelijk uit Mossels. Als ze daarmee op het territorium neerstreken, waren die wel al geopend, maar de jongen zagen toch nog geen kans om zelf het vlees uit de schelpen los te prepareren. Keer op keer zagen we daardoor van een paar meter afstand, hoe verbazend handig en snel de ouders het hele weekdier uit de schelpen losmaakten en het netjes, als één sappige klont, aan de jongen voorlegden. Die zomer hadden we dat broed niet langer dan tot ongeveer 2½ week na het uitkomen van de eieren hunnen volgen, maar we hadden wel duidelijk kunnen zien, dat de jongen nog op de laatste dag door hun ouders gevoerd moesten worden. Ook was het boeiend om te zien, hoe ze wel al vanaf de eerste



Fig. 1. *Al borende naar insektepoppen leidt de oude de pas opgedroogde jongen van het nest weg.*

dag, op nog heel onbeholpen manier, verschillende elementen van het eetgedrag der ouderen lieten zien; de pik-, sper- en beitelbewegingen, die hun ouders op zo'n vlotte en effectieve manier uitvoerden. Maar de kuikens maakten die bewegingen maar af en toe (en wel alleen als ze niet meer hongerig waren); de volgorde waarin ze ze maakten was chaotisch, en ze richtten ze helemaal niet uitsluitend op de mosselschelpen die al gauw overal over het territorium verspreid lagen, maar vaker op oneetbare dingen, zoals de grote bladeren van klitplanten, op grasbosjes, zelfs eenmaal op de blote tenen van Hans, die onder de voorkant van de schuilhut naar buiten staken.

In de daarop volgende jaren heeft een ander lid van ons Ravenglass-team, Mike Norton-Griffiths, een grondige studie gemaakt van de techniek die de Scholeksters bij het eten van Mosselen toepassen, en hij heeft ook heel wat kunnen ontdekken over de manier waarop de jongen die zo moeilijke kunst machtig worden. Zijn interessante waarnemingen en proeven maakten het duidelijk, hoe prachtig de Scholekster door zijn geraffineerde foerageertechniek een heel eigen oecologische „nis" heeft weten binnen te dringen, waar hij zijn tafeltje dekje bijna altijd rijk gedekt vindt. Het werd daarbij en passant ook duidelijk, waarom het leven in die nis met zich meebrengt, dat de Scholekster zijn jongen zo lang moet voeren, en waarom hij gewoonlijk pas op vierjarige leeftijd begint te broeden.

In Ravenglass (en ook op het iets verder zuidelijk liggende Walney Island) zijn verreweg de meeste Scholeksters mosselspecialisten. Er waren echter ook enkele paren die zich en hun jongen voornamelijk met Strandkrabben *(Carcinus maenas)* voerden, en één paar, dat vlakbij op een kleine slikvlakte

broedde, legde zich vrijwel helemaal op Slijkgapers *(Scrobicularia plana)* toe. Het zal wel aan de kleine oppervlakte van onze slikken liggen, dat de mariene wormen, zoals zeeduizendpoten *(Nereis)* en Zeepier *(Arenicola marina),* veel minder vaak genomen werden dan in het Waddengebied, waar Hulscher zulke interessante waarnemingen gedaan heeft.

Mike Norton-Griffiths heeft het voedselzoeken van zijn Scholeksters op drie manieren bestudeerd. Ten eerste bleek het mogelijk — zij het dan ook met enige moeite — om ook in open terrein broedende paren aan hun nestplaats te binden door ongeveer veertien dagen na het leggen, als de vogels zich niet gemakkelijk meer lieten storen, een omheining van kippegaas en jute om het nest te plaatsen die een arena van ongeveer 75 vierkante meter insloot (fig. 2). Voor wie dat zou willen nadoen, leg ik er de nadruk op, dat het oprichten van de omheining stap voor stap gebeuren moet, en dat er na het uitkomen van de jongen scherp op gelet moet worden of de ouders dan de jongen niet trachten weg te lokken. Niet alle paren die tijdens het broeden vlot over de heining af- en aanvlogen, bleven dat na het uitkomen van de eieren ook doen, zelfs als ze de jongen door de heining niet konden zien en alleen maar horen. Bij zulke paren moesten we de omheining wegnemen, en het gezin zijn gang laten gaan. Maar bij de meeste paren konden we het opgroeien van de jongen wekenlang, zelfs tot na het uitvliegen volgen, ook al bleek het dat de ouders vanwege de grote afstand naar de mosselbanken (ongeveer 1 kilometer) niet helemaal genoeg voer konden aanbrengen, zodat we de jongen moesten bijvoeren. Ten tweede nam Mike

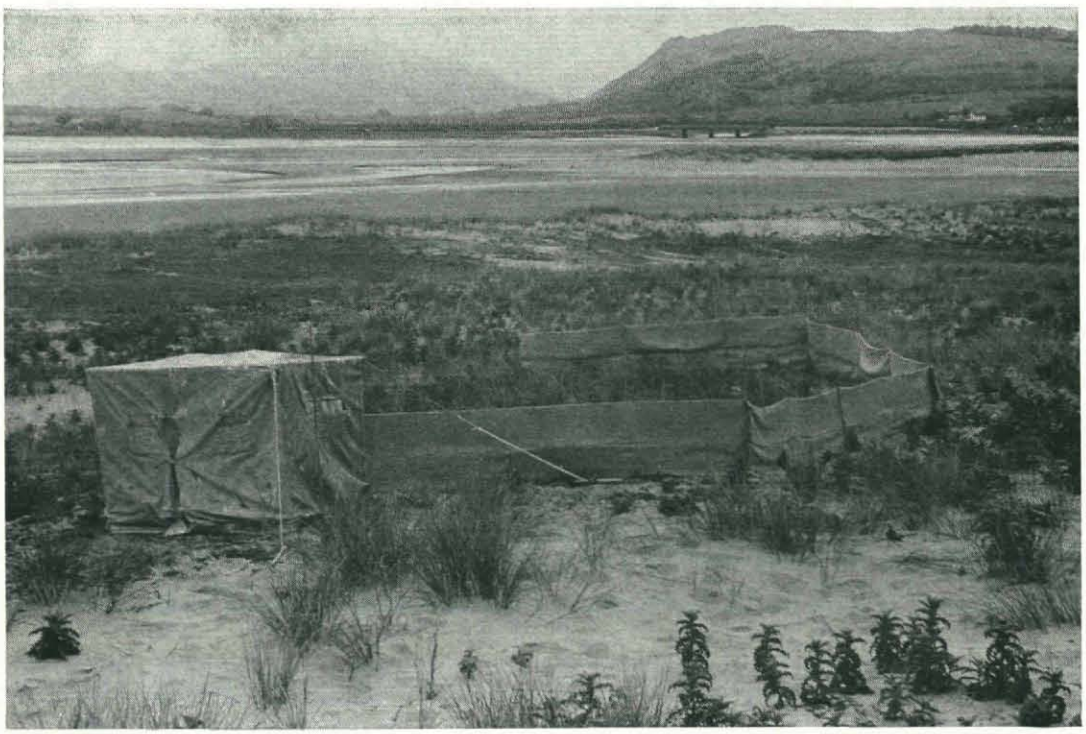


Fig. 2. *Een omheining onder constructie. Op de achtergrond het* Scrobicularia*-slik.*

vele Scholeksters bij het foerageren op de mosselbanken waar, door zich met laagwater in zijn landrover op een geschikte plaats op te stellen; de meeste vogels duldden zo'n schuilhut-op-wielen tot op 15-20 meter. Soms ook zetten we een van onze canvas schuilhutjes snel op de mosselbanken op, vanwaar we de vogels soms van nog dichterbij konden waarnemen. Ten derde nam Mike een aantal eieren mee naar het kamp, waar ze in een broedstoof uitgebroed werden, en waar hij de jongen in (goed tegen roofvijanden beschermde) arena's grootbracht. Met deze door hem zelf opgevoede jongen kon hij proeven doen om uit te maken, hoeveel, en wat voor dingen, de jongen leren moesten, en hoe dat gebeurde. Na afloop van het seizoen verhuisden die jongen naar verschillende dierentuinen, waar vele van hen „nog lang en gelukkig" geleefd hebben.

Het was telkens weer een genot, om vanuit onze bij de nesten opgestelde schuiltentjes het uitkomen van de jongen mee te maken. Al minstens twee dagen voor het uitkomen begonnen de jongen met de oude vogel „conversaties" te voeren, waarbij de oude vogel telkens met „tjuuk, tjuuk" op het piepen van de jongen antwoordde. De eieren komen betrekkelijk snel na elkaar uit. Na enige uren door de oude vogel in de typische, half staande, steltloperhouding verder bebroed geweest te zijn, waren de jongen droog, en begonnen ze de eerste stappen in de buitenwereld te doen (fig. 3). Al gauw zagen we dan de eerste pikbewegingen, meestal op strootjes of andere vlak om het nest liggende voorwerpen gericht, maar al gauw ook op de snavelpunt van de oude. Nog voordat het eerste jong opgedroogd was, verscheen bij alle waargenomen nesten de tweede vogel. Met een rups, insektepop of een worm in de snavel bleef hij op een halve meter of zo van zijn maat staan, en maakte zachte tjuukgeluiden. Bijna altijd negeerden de jongen dat de eerste keer. Na lang wachten en roepen slikte de oude het voedsel dan zelf in, en vloog weer weg. Als hij de tweede keer met voer kwam, liep er altijd een jong, zij het met onbeholpen pasjes, naar hem toe. Hierop liet de oude vogel het voer op de grond vallen, en bleef er met omlaagwijzende snavel boven staan. Het jong nam dan, dikwijls na vele mislukkingen, de prooi op. Na elke mislukking nam de oude het voer opnieuw op, liet het opnieuw vallen, en wachtte geduldig af. Pas als het jong slaagde, ging de oude opnieuw foerageren.

Al gauw bleek, dat de ouden een met de getijden corresponderend ritme hadden, dat ze daardoor ook hun jongen oplegden. Met hoogwater rustten oud en jong meestal; de broedvogels en hun gezinnen op de territoria, en de vele niet-broedende vogels op hun vaste vliedplaatsen. Sommige vogels, vooral de broedparen, die harder moesten werken dan niet-broedende vogels, zochten tijdens hoogwater ook telkens in de duinweiden voedsel, waar ze regenwormen en insektelarven en -poppen diep uit de grond haalden, of ook af en toe insekten van de oppervlakte oppikten, bv. *Anomala*-kevers. Andere, in de zeereep nestelende paren wisten ook door diep boren massa's Strandvlooien uit de ondergestoven wintervloedlijn te halen. Geen van onze Scholeksters bekommerde zich om *Arenicola*. Behoudens enkele uitzonderingen, gingen de Scholeksters in ons gebied bij het vangen van de ondergrondse prooien niet op het gezicht af. Ze wisten weliswaar de geschikte gebieden, maar eenmaal daar aangekomen, liepen ze de grond af te tasten door in razend tempo de iets geopende snavel telkens zowat een halve centimeter diep in te steken, en maar af en toe — stellig als ze iets voelden bewegen — diep in de grond te boren, en met snel zoekende bewegingen de prooi te lo-



Fig. 3. *De eerste twee jongen zijn net droog. De forse snavelbasis komt de volwassen vogel goed te stade als hij hem bij zijdelingse bewegingen als hefboom gebruikt.*

kaliseren. De ongetwijfeld in de snavelspits zetelende tastzin hebben we nooit verder onderzocht.

Dit voedselzoeken op land was echter voor onze Scholeksters „bijverdienste" en het bracht hun niet veel op. Het echte werk be-

gon met vallend water.
Een uurtje of zo nadat het tij was begonnen te vallen, vlogen de niet-broeders en, van de broedparen althans één ouder, maar al gauw na het drogen der jongen beide ouders naar het blootvallende ebstrand. Zolang de mosselbanken onder water waren, voedden ze zich (en ook hun jongen) met enkele mariene wormen, die ze meestal van de oppervlakte oppikten. Maar zodra de mosselbanken droogvielen, verhuisden ze daarheen. Gewoonlijk had ieder paar daar zijn eigen gebied, een strook zo dicht mogelijk bij de nestplaats gelegen, waarheen het bij elke eb terugkeerde, en dat het gewoonlijk tegen soortgenoten verdedigde. Waar de broedvogelbevolking dicht was, lukte het afzonderlijke paren niet, hun foerageergebied helemaal van indringers vrij te houden, al was er voortdurend gekrakeel. Het is ons in de loop der jaren telkens weer opgevallen, hoe scherp de broedparen op andere Scholeksters letten en hoe elke naderende vreemde Scholekster strijk en zet met intensief „tepieten" begroet wordt; bij vliegende vogels gebeurt dit al voordat ze op 100 meter zijn genaderd. Na de paarvormingstijd is tepieten altijd een vijandige uiting, die ook door alle indringers als zodanig begrepen wordt en ze de terugtocht doet blazen.

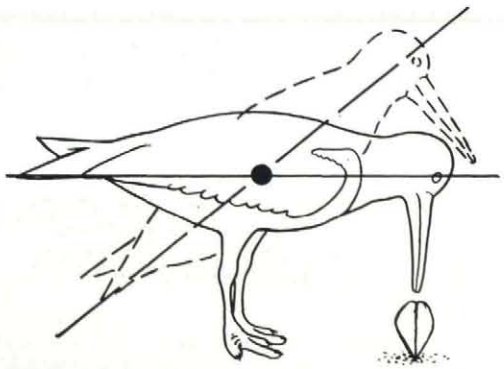


Fig. 5. *De hakbeweging.*

Hoe Scholeksters hun Mossels uitkozen, en vooral hoe ze ze openmaakten, hadden wij in 1961 nog niet gezien. Over het selecteren weten we ook nu nog niet veel meer dan dat een Mossel van ongeveer 35 mm lengte optimaal is. Sommige Mossels werden van de oppervlakte van de dik bezette bank losgetrokken, maar vele werden in ondiep water opgenomen, andere werden onder het zand uit gehaald, waarmee de getijdestroom ze dikwijls bedekte. De onder het zand liggende Mossels hebben dikwijls hun schelpen op een kier staan (waarvan de Scholeksters, stellig op de tast, handig gebruik weten te maken), maar degene die boven de waterlijn zitten, hebben hun schelpen altijd gesloten.
Als een Scholekster een Mossel uitgekozen had, drong hij eerst met zijn snavelpunt in

droeg hij hem naar een harde, vlakke zandplek. Daar hakte hij, met een serie krachtige snavelstoten, in een van de schelphelften een gat, waarna hij eveneens de sluitspier doorknipte en -scheurde. Het merkwaardige was, dat elke Scholekster zich steeds aan één van de manieren hield. Nog merkwaardiger was, dat de leden van een paar altijd dezelfde methode toepasten; mannetje en wijfje waren òf allebei boorders òf allebei hakkers. In Ravenglass en Walney waren verreweg de meeste (van de samen ongeveer honderd) paren boorders, en in beide gebieden waren er maar enkele hakkers. De plaatsen waar een paar hakkers foerageerde (die je aan het eind van laagwater aan de achtergelaten schelpen kon herkennen, fig. 6) veranderde in de loop der jaren niet. Dat het hierbij meestal om dezelfde paren ging, die jaar na jaar op dezelfde plaats kwamen broeden, bleek toen Mike een aantal van zijn paren gekleurde ringen gaf. Sommige van de in 1964 gemerkte broedparen komen nu nog elk voorjaar op hun oude territoria broeden. Wanneer de Mossel eenmaal open was, gingen de hakkers en boorders op dezelfde wijze te werk. Met heen- en weergaande bewegingen van de kop („wrikken", fig. 7) gebruikten ze de sterke snavel (fig. 3) als hefboom om de schelpen iets verder open te duwen. Hierna ging de vogel dwars voor de schelp staan, stak zijn snavel diep naar binnen en sperde hem bliksemsnel met grote kracht zo wijd mogelijk open („sperren", fig. 8). Dit zich-dwarsdraaien heeft indertijd Dewar ook al gezien, en het als een soort wrikbeweging opgevat (wat ik indertijd ook in mijn boek „The Study of Instinct" overgenomen heb). Omdat het opensperren maar zo kort duurt (twee beeldjes op mijn met 24 beelden per seconde opgenomen cinefilm) zie je het makkelijk over het hoofd.

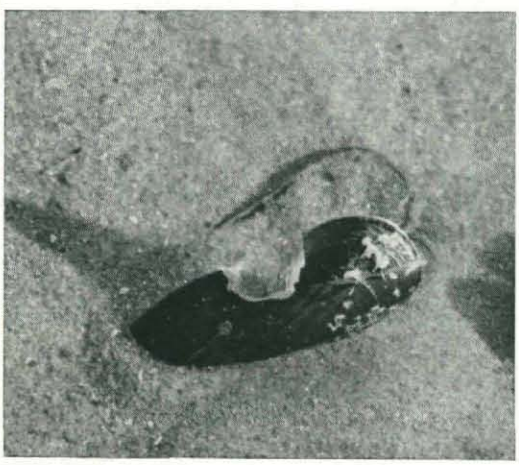


Fig. 6. *Door een „hakker" geopende schelp.*

Na een of twee sperbewegingen lag de Mossel wijd open. Hierop begon de vogel met enorme vaart en precisie het dier van de schelp los te beitelen, eerst langs de binnenkant van de ene schelp, daarna langs die van de andere. Doordat de Mossel niet vastgeklemd ligt, duwt de vogel hem steeds rond, en wordt daardoor gedwongen, zijn kop ook voortdurend rond te draaien. Van de houdingen die hij daarbij aanneemt, geeft een illustratie in ons artikel van 1962 een goede indruk. Pas als de mantel overal vrijwel losgewerkt was, greep de vogel het weekdier beet, schudde de schelpen af, en slikte het in zijn geheel in, of legde het, als er jongen te voeren waren, voor deze neer, of hield het hun voor. Vooral dit losbeitelen gebeurt met haast niet te geloven vaardigheid. Hoe handig het in zijn werk gaat, wordt je pas duidelijk wanneer je het, bv. met een mes, probeert na te doen! De hele operatie wordt door een ervaren Scholekster in ongeveer 20 tot 30 seconden voltooid. Geen wonder dan ook, dat aan het eind van laagwater de hele mosselbank vol ligt met leeggegeten mosselschelpen.

Als je, in de landrover of je schuilhutje zittend, het gedrag van de verschillende vogelsoorten nagaat die op de mosselbanken hun

kostje ophalen, wordt het duidelijk, dat de Scholekster de enige soort is die zich tijdens een laag tij met Mossels kan verzadigen. Zwarte kraaien en Zilvermeeuwen eten ook wel af en toe een Mossel, maar ze leggen er zich niet op toe. Hun methode om een Mossel te openen is ook tijdrovend: wat een Scholekster in luttele seconden doet door boren of hakken, doen kraaien en meeuwen door een Mossel herhaaldelijk mee de lucht in te nemen en te laten vallen. En zelfs als eindelijk de schelp gekraakt is, doen ze er ook veel langer over dan de Scholeksters om het vlees er uit te halen. Dikwijls ook trachten Zilvermeeuwen en Stormmeeuwen een Scholekster een Mossel afhandig te maken, maar ook dat roven is geen belangrijke bron van inkomsten voor ze. De Scholekster is dus, althans in Europa, de enige vogelsoort die zich deze belangrijke „nis" — Mossels op laag water zoeken — als het ware veroverd heeft. Weliswaar hebben Mossels tijdens hoogwater andere belangrijke roofvijanden: Eiders, zeesterren, en Noordzeekrabben. Desondanks blijft er, althans in de gebieden die ik ken, een overvloed aan Mosselen voor al deze dieren. Nog gunstiger schijnt de situatie te zijn voor Scholeksters die zich op *Scrobicularia's,* Kokkels of Schaalhorens *(Patella's)* toeleggen. Zij passen op deze soorten en ook op Strandkrabben dezelfde techniek toe, zij het met kleine modificaties. Een *Patella* bv. wordt op een kritiek ogenblik met een scherpe stoot van

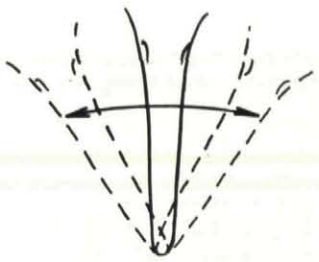


Fig. 7. *Het wrikken.*

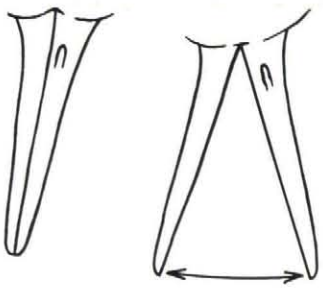


Fig. 8. *Het sperren.*

de rots afgeslagen. Krabben worden evenals de weekdieren op hun rug gelegd, en dan met lichte hakbewegingen en sperren opengeklapt (fig. 9). Het vlees wordt er niet zo elegant uitgebeiteld als bij Mossels en Kokkels maar komt er toch in vrij grote brokken uit. De poten en scharen worden met veel hard schudden losgeslingerd.

De specialisatie van de individuele Scholeksters wordt ten dele bepaald door wat beschikbaar is, maar ten dele ook door individuele voorkeur. Onze krabben- en mosselspecialisten bv. foerageren op dezelfde mosselbanken, waar ze zowel krabben als Mossels tegenkomen, maar de krabbeneters bekommeren zich niet om de Mossels en omgekeerd. Op het tafelvormige eiland Skokholm bij Pembrokshire in Zuid-Wales heeft Safriel ontdekt dat de Scholeksters die op de top nestelen zich vrijwel geheel met wormen voeden, terwijl er langs de kust *Patella*-specialisten huizen. In droge zomers hebben de wormzoekers het schraal, maar in natte zomers hebben ze meer succes dan de *Patella*-eters.

Toen Mike zijn verschillende broedsels ook na het uitvliegen ging volgen, bleek dat de gezinnen ook op het strand nog tot na september (en vermoedelijk meestal nog langer) bij elkaar bleven. Die hele tijd werden de jongen nog door hun ouders gevoerd, die zich daarbij echt uitsloofden. Wel gingen de jongen, eenmaal op het strand aangekomen,

steeds meer zelf naar Mosselen pikken. De componenten van het gedrag die ik al beschreven heb en die zelfs kleine donsjongen al te zien gaven, namen in aantal en kracht toe; de jongen begonnen ook, als ze een paar weken oud waren, hun aandacht steeds meer op de mosselschelpen te richten, en ze begonnen dan ook, meer stelselmatig dan ze dat als donsjongen gedaan hadden (fig. 10), kleine achtergebleven restjes vlees uit de leeggemaakte schelpen los te trekken. Op het strand ging die ontwikkeling voort, maar zelfs in september konden ze nog niet zelf een Mossel openmaken, al stonden ze er wel langdurig aan te pikken. Als de ouden met een opengemaakte Mossel kwamen aanrennen en hem voor hen neerlegden, probeerden de jongen wel om zelf wat uit de schelpen te pikken, maar ze hadden de kunst van het beitelen nog helemaal niet te pakken en stonden de ouden alleen maar in de weg.
Terwijl daarna de oude vogel een nieuwe Mossel haalde, liepen de jongen wat doelloos en ineffectief rond te pikken.
Dit alles bracht Mike er toe, om zich af te vragen, hoe de jonge Scholeksters de techniek verwierven. A priori leek het onwaarschijnlijk, dat dit ingewikkelde en prachtig aangepaste gedrag helemaal zonder leren tot ontwikkeling zou komen. Wel is er een zekere mate van aangeboren programmering; daarop wijst alleen al het feit dat zelfs één dag oude jongen al de elementaire bewegingen uitvoeren. Maar dat vervolmaking van de vaardigheid zo lang duurde, deed vermoeden, dat er toch ook leerprocessen in het spel waren. Daarop wees verder ook het feit, dat de jongen van krabbenspecialisten zich later zelf op krabben gingen toeleggen, terwijl die van mosseleters zelf ook mosselaars werden. Mike kon dit vaststellen, doordat hij sommige van zijn gemerkte jongen in volgende seizoenen kon gadeslaan.

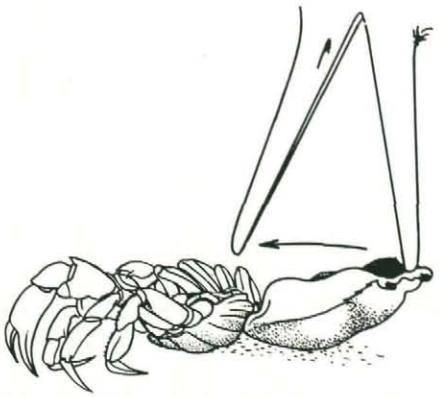


Fig. 9. *Hoe een krab behandeld wordt.*

Om na te gaan of de jonge vogels ervaring nodig hadden, en zo ja, wat voor soort ervaring, voedde Mike een aantal jongen onder verschillende omstandigheden op, waarbij òf deze, òf die mogelijkheid tot leren was uitgesloten. Na een aantal weken vergeleek hij dan de vaardigheid en kennis van die verschillende groepen met elkaar en met jongen die in een normaal milieu opgegroeid waren. Hij kon aantonen dat er op zijn minst drie leerprocessen in de ontwikkeling betrokken waren.
Het eerste probleem was: hoe kwam het dat de jongen, die eerst naar allerlei voorwerpen pikten, zich langzamerhand op Mossels (of Kokkels, of krabben) gingen toeleggen? Omdat de jongen in het wild vele weken lang konden toezien, waaruit de ouden hun eten tevoorschijn haalden, zou het kunnen zijn dat ze voedsel en bv. de mosselschelpen met elkaar gingen associëren. Mike deelde een groep jongen in drie ondergroepen. Groep 1 kreeg nooit een mosselschelp te zien; deze jongen werden uitsluitend met door Mike uitgeprepareerde Mossels gevoerd (fig. 11). Groep 2 kreeg hetzelfde voedsel, maar steeds als (al losgeprepareerd) klontje in een opengeslagen mosselschelp. Groep 3 kreeg ook hetzelfde voedsel, maar in de vorm van opengemaakte, maar niet losgebeitelde

Mosselen. Door de oude Scholeksters na te bootsen, en met een namaaksnavel op het voer te wijzen, bracht hij de jongen er toe, het voorgezette voedsel te eten. De jongen van groep 3 brachten natuurlijk van het beitelen niet veel terecht en kregen maar een deel van de Mossel eruit. Zij moesten dus wat bijgevoerd worden, wat met uitgeprepareerde Mossels werd gedaan.

Na een week of drie werd aan de vogels van alle drie groepen een keus tussen mosselschelpen en een aantal andere voorwerpen geboden. De aantallen vogels die voor zulke proeven gebruikt werden, waren natuurlijk niet groot, maar de resultaten waren duidelijk en bijzonder interessant. Zoals te verwachten was, toonden de dieren van groep 1 geen voorkeur. Maar het kwam als een verrassing dat die van groep 2 ook geen voorkeur ontwikkeld hadden. Alleen de dieren die niet alleen „mosselvlees-in-schelp" toegediend kregen, maar die er bovendien voor hadden moeten beitelen, ontwikkelden snel een voorkeur voor mosselschelpen! Dit betekende dat de associatie niet tot stand kwam wanneer alleen maar voedsel in de schelp aangeboden was, en dat de „beloning" die tot dit leerpoces leidde, ook iets inhield dat de dieren tijdens het beitelen waarnamen. In technische taal: voor „conditionering" op de mosselschelpen verschafte alleen-maar-voedsel geen voldoende beloning" maar de vogel moest bovendien door de ervaring van gebeiteld-hebben beïnvloed zijn. Volgens de klassieke, door Pavlov beinvloede psychologie zouden de dieren van groep 2 net zo goed geleerd moeten hebben. Voedsel was voor de dieren misschien wel een zekere beloning, maar het was in dit geval niet voldoende om de associatie op gang te brengen. Dat dieren (en ook mensen) niet alle beloningen voor het leren gebruiken, maar alleen van enkele, zeer speciale beloningen leren, wordt nu langzamerhand ook in de psychologie meer ingezien.

Terwijl deze proef inzicht gaf in de ontwikkeling van de selectieve gevoeligheid voor bepaalde zintuigprikkels (nl. diegene die van de mosselschelp uitgaan) moest een ander soort proef uitmaken, of de techniek van het prepareren van een Mossel misschien van een ander leerproces — van „oefening" — zou kunnen afhangen. Hiervoor nam Mike twee nieuwe groepen. Beide mochten mosselschelpen zien, maar terwijl de ene geprepareerd voedsel kreeg, mocht de andere naar hartelust aan alleen maar opengemaakte Mosselen rondbeitelen. Na een week of drie werd van deze beide groepen nauwkeurig vastgesteld, hoe lang ze over het uitprepareren van een, opengemaakt aangeboden, Mossel deden. Het bleek, dat de „beitelaars" de andere inderdaad, hoewel niet veel, voor waren. Maar het verschil verdween toen beide groepen daarna, één dag lang, hadden mogen oefenen. De verfijnde techniek wordt dus in de eerste weken wel iets, maar niet veel door oefening verbeterd. Zoals we later zullen zien, gaat de verbetering ook bij in het wild levende jongen nog jarenlang door, en het lijkt waarschijnlijk, dat werkelijke deskundigheid toch heel wat oefening vereist.

Het derde leerpoces was eigenlijk het merkwaardigste. Zoals gezegd, waren er onder de mosselaars „boorders" en „hakkers". Mike had gezien, dat de jongen van boorders zelf ook gingen boren, en dat die van hakkers zich tot hakkers ontwikkelden. Dit zou natuurlijk een erfelijk vastgelegd verschil kunnen verraden (net zoals bij de Kemphanen de „satelliet-mannetjes" erfelijk blijken te verschillen van de andere mannetjes). Maar dat dit bij de Scholeksters niet zo was, bleek, toen Mike de eieren van een hakker-paar met die van een paar boorders omwisselde. De jongen bleken de techniek van de pleegouders te ontwikkelen! Dat moet

betekenen, dat de jongen het aangeboren potentieel hebben om òf hakken òf boren te leren, maar dat ze van de ouders afkijken hoe te werk te gaan. Ook van dit leren-door-afkijken zijn andere voorbeelden bij allerlei dieren bekend, evenals trouwens ook van leren-door-horen, maar het was toch een aardige ontdekking.

Doordat Mike nogal wat jongen geringd had, en verscheidene ervan in later jaren weer op de mosselbanken verschenen, kon hij op een eenvoudige manier hun vaardigheid met die van oude, ervaren vogels vergelijken, door de tijd (en andere bijzonderheden) te meten, die elke keer tussen het vinden van een Mossel en het uiteindelijk doorslikken verstreek. Hij kon ook ongeringde jongen van één jaar oud herkennen aan hun donkere snaveltip en witte keelband. Het bleek, dat zulke jongen zelfs na verloop van een heel jaar nog heel wat minder bekwaam waren dan de oude dieren, zodat ze tijdens elk laag tij langer moesten werken.

Hier heeft P. Dare, die vooral de Scholeksters van Morecambe Bay bestudeerd heeft, nog een ander interessant gegeven aan toegevoegd. Hij heeft op grote schaal Scholeksters, van verschillende leeftijden en in alle tijden van het jaar, gewogen. Hij vond dat oude, ervaren Scholeksters in het vroege voorjaar hun hoogste gewicht bereiken, maar dat ze sterk afvallen in de tijd dat ze jongen te verzorgen hebben (wat, zoals we gezien hebben, ook hard werk is). In de loop van de winter worden ze weer zwaarder, totdat ze het volgend voorjaar weer zwaar genoeg zijn om opnieuw te kunnen gaan broeden. Maar jonge Scholeksters bereiken in de winter dit hoge gewicht van oude vogels niet. Ze doen het iets beter in hun tweede winter, en weer iets beter, maar nog niet helemaal zo goed als de ouden, in hun derde winter. Pas daarna kunnen Scholeksters zich voldoende vol-eten om het gewichtsverlies te kunnen verdragen dat familiezorgen met zich mee brengen. Inderdaad worden Scholeksters dan ook pas in hun vierde jaar geslachtsrijp. Om dit goed in zijn verband te zien moet men weten dat Scholeksters, tenminste diegene die het eenmaal tot broeden brengen, opvallend oud worden — vogels die vijftien-twintig seizoenen achtereen, steeds weer op dezelfde plaats, komen nestelen, zijn helemaal geen zeldzaamheid. Als hun broedsels dus af en toe, of zelfs in de meeste jaren mislukken (wat inderdaad veel voorkomt), dan hebben zij altijd een volgend jaar weer een kans. Maar als ze te vroeg zouden gaan broeden, zouden ze niet alleen de inspanning niet goed kunnen opbrengen, ze zouden ook stellig tot een gevaarlijk laag gewicht afzakken en aan het eind van hun leven dus waarschijnlijk minder afstammelingen achterlaten dan wanneer ze gewacht hadden tot ze meer efficiënt waren. Aangezien natuurlijke teeltkeus diegene

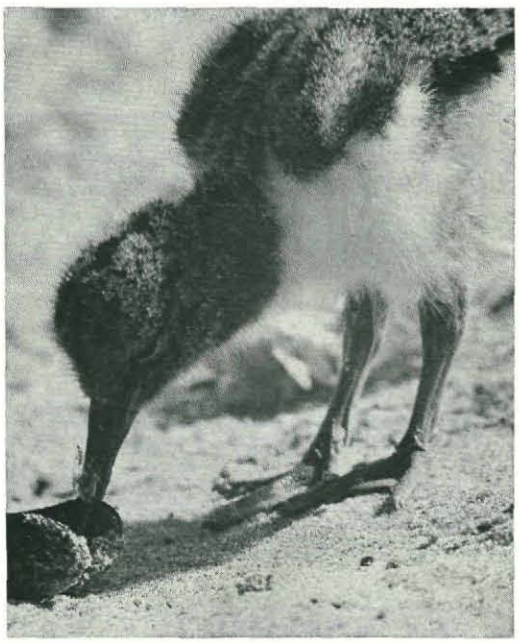


Fig. 10. *Zo leren de jongen een Mossel kennen en bewerken.*

bevoorrecht die meer en fittere jongen dan andere produceren, is het „uitgestelde broeden" bij hen een natuurlijk uitvloeisel van het feit dat ze er zo lang over doen om vakkundig hun voedsel, plus dat voor een heel gezin te leren vergaren. Wat er in de evolutie bij de aftwijging van de Scholeksters van de primitieve steltlopers gebeurd moet zijn, zou je als volgt kunnen beschrijven. Hiertoe verlokt door een bijna onuitputtelijke voedselbron, zijn ze zo langzamerhand gaan toeleggen op het steeds vaardiger uitbuiten van die voedselbron. Maar daarmee werd het, omdat de techniek zo moeilijk is en dus langzaam aan geleerd moest worden, steeds meer nodig om de jongen te voeren in plaats van, zoals de andere steltlopers doen, ze alleen maar de weg naar de voedselgronden te wijzen. Maar dat ging meer en meer energie kosten, en daardoor werd het van voordeel om later en later met broeden te beginnen. De Scholekster is er dus een voorbeeld van, hoe de evolutie van een bepaalde manier van voedselzoeken (die hem de enorme voorraadkast van de mosselbanken, de Kokkels, de Slijkgapers, de Strandkrabben enz. ontsloten heeft) gepaard gegaan is met een wijziging van zijn sociale systeem, in zijn geval de lange verzorging van zijn jongen. En bij dat systeem behoort dus ook het prijsgeven van al jong met de voortplanting te beginnen.

Hoe rijk voor onze specialisten de tafel gedekt was, bleek daaruit, dat ze zich, zelfs als ze opgroeiende jongen te voeren hadden, toch een deel van elke laagwaterperiode rust konden gunnen. Dikwijls begonnen de jongen al na een uur van intens gevoerd-worden meer voedsel te weigeren en gingen zowel zij als de ouders een tijd slapen. Een uurtje daarna begonnen de jongen dan weer te bedelen, en dan kwam er weer een piek, zij het dan ook weer een kleinere, in het voeren.

Maar nu rijzen er andere vragen op. Ten eerste: als het specialiseren voor de soort van zo groot belang is, waarom is die specialisatie dan nooit volledig? Waarom eten al de verschillende specialisten ook wormen, insektelarven enz.? Er zijn op zijn minst twee verschillende mogelijkheden, beide even plausibel. Ten eerste zou het heel best kunnen zijn, dat de vogels uit hun speciale gerecht niet alles halen wat ze voor volledige gezondheid nodig hebben, en dat ze dus behalve hun hoofdvoedsel ook wat anders nodig hebben. Inderdaad is ons in de loop der jaren duidelijk geworden, dat in de broedstoof uitgebroede kuikens het beste gedijden wanneer we ze, behalve Mosselen, ook een variatie van andere prooien gunden. We namen ze daartoe bij laag water mee het slik op voor een wandeling; ze pikten dan zelf wormen, slakjes enz. op. Een tweede mogelijkheid (die de eerste niet noodzakelijkerwijs uitsluit) is, dat, wanneer langdurige stormvloeden of vorstperioden de mosselbanken dagenlang, soms wekenlang ontoegankelijk maken, het voor de vogels van voordeel kan wezen, niet al te kieskeurig te zijn. Hoewel onze Scholeksters bij strenge vorst en masse wegtrekken, moet het voor ze van voordeel zijn wanneer ze zich onderweg en in de nieuwe winterkwartieren met ander voedsel althans staande kunnen houden. Maar zekerheid bestaat over deze vraag niet.

Een andere open puzzel is, hoe het komt, dat de beide leden van een broedpaar gewoonlijk op dezelfde prooisoorten gespecialiseerd zijn, en de mosselspecialisten zelfs dezelfde techniek gebruiken (wat bij alle aan Mike bekende broedparen het geval was). Dat dit voor hun succes van belang is, lijkt, gezien het feit dat de jongen van hun ouders zoveel moeten leren, erg plausibel: een jong dat twee verschillende methoden zou moeten leren zou elk van de twee waarschijnlijk minder perfect kunnen leren dan wanneer het in de voetsporen van „eensge-

zinde" ouders volgt.
Maar hoe komen die eensgezinde paren tot stand? Aangezien, zoals Huxley en Makkink hebben aangetoond, de paarvorming zich vroeg in het voorjaar op en om de foerageerterreinen afspeelt, is het mogelijk, dat ieder dier de voorkeur geeft aan een maat die op hetzelfde prooidier gespecialiseerd is. Maar het is ook denkbaar dat een van de twee zich tijdens de paarvorming op de ander instelt, en snel een andere specialisatie verwerft. Dat zulke snelle omschakelingen kunnen voorkomen, wordt waarschijnlijk wanneer we bedenken dat jongen, die in het binnenland zijn opgegroeid (zoals in Schotland en Noord-Engeland, en trouwens ook hier en daar in Nederland gebeurt) toch op de trek meestal aan de zeekust terechtkomen, waar ze zich misschien voor het eerst met schelpdieren moeten voeden. Ik heb in ieder geval van één geval gehoord van een in het Schotse binnenland geringd jong, dat in de herfst aan de Engelse westkust werd waargenomen, waar het zich met Kokkels voedde.

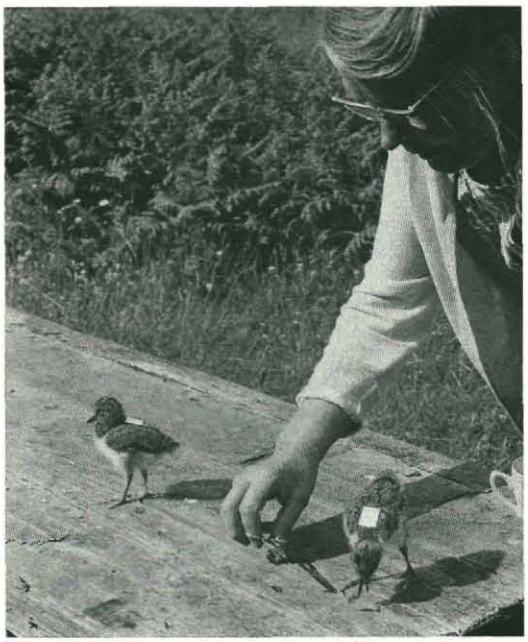


Fig. 11. *Jongen van groep 1 worden gevoerd.*

Ook moeten we natuurlijk vooral niet denken, dat we nu van het foerageergedrag van de Scholekster alles weten, zelfs als we de diepgaande studies van Hulscher en anderen in aanmerking nemen. Bij mijn sporenzoeken over het strand heb ik dikwijls sporen van Scholeksters gevonden die slingerend over een bepaald stuk hard, glad strand gelopen hadden, en maar heel af en toe de ondiepe, tastende snavelindrukken hadden achtergelaten, terwijl diepe boorgaten elke keer bij dozijnen, soms honderden te zien waren. Ze moeten dus op het gezicht afgegaan zijn. Maar ondanks ijverig waarnemen ben ik er niet in geslaagd te weten te komen wat ze daar te pakken hadden gekregen en op wat voor tekens ze afgegaan waren.
Ook hebben we geprobeerd te weten te komen, aan wat voor tekenen de *Scrobicularia*-Scholeksters hun prooien herkennen. Op het slik, waar ze elke dag aan het werk zijn, zie je massa's van die stervormige indrukken van *Scrobicularia*- sifo's, maar ondanks langdurig toekijken vanuit een schuilhutje hebben we nooit kunnen uitmaken of ze op die sterretjes afgingen. Wel hebben we eenmaal gezien hoe zo'n Scholekster op een dag, toen het slik betrekkelijk droog was, stelselmatig een oud mensenspoor volgde, waarvan de afzonderlijke voetstappen nog water bevatten, in die voetstappen boorde, en dan Slijkgapers vond. Zulk boren in kuilen doen bv. Bonte strandlopers ook veel, maar in elke kuil pikken die naar ik meen lukraak rond, net als Scholeksters bij het vangen van Strandvlooien.
We kennen dus stellig de scholekstergeschiedenis nog maar in grote trekken. Toch is het nu al duidelijk, hoevele repercussies de specialisatie van de Scholekster op voor andere vogels moeilijk te bemachtigen prooidieren

voor hem gehad heeft. Niet alleen heeft hij de boven beschreven bijzondere gedragstypes ontwikkeld, maar ook een heel bijzonder gebouwde snavel. Die is lang, zodat hij diep onder de oppervlakte levende prooien kan bereiken; zijn top bezit een hoogst gevoelige tastzin en is uitstekend zowel voor beitelen als voor boren geschikt, terwijl zijn opvallend brede, sterke basis hem de nodige stevigheid verleent voor de krachtige zijdelingse bewegingen die de vogel bijvoorbeeld bij het wormen-vangen in de duinweiden maakt. Het zou ook best kunnen zijn, dat de gewoonte van de Scholekster (die deze met zovele andere soorten deelt) om elk jaar weer op dezelfde plaats te nestelen, het voordeel heeft dat hij zijn voedselterrein door en door leert kennen.

Het is ons met de Scholekster gegaan zoals met alle andere dieren die we van nabij bestudeerd hebben: hoe langer je ze kent, hoe interessanter ze blijken te zijn. En wie weet wat latere waarnemers nog zullen ontdekken.

In de loop der jaren heb ik, telkens wanneer ik daartoe de kans kreeg, zoveel mogelijk foto's gemaakt en, omdat de vakkundigheid van de vogels met foto's en tekeningen alleen niet echt goed duidelijk gemaakt kan worden, ook cinefilms opgenomen. Het eindresultaat van dit filmen is niet lang geleden ook op de Nederlandse televisie vertoond, onder de titel „De Scholekster" in de serie „De geheimen van de dierenwereld". Voor collega's-fotografen zijn misschien de volgende gegevens van interesse. De foto's werden met een Nikon-camera voor 35 mm film gemaakt, met lenzen van 50-300 mm brandpuntsafstand. Voor het filmen op 16 mm gebruikte ik een standaard Bolex-camera. Bij de nesten kon ik met een zoomlens van 17-75 mm volstaan, maar op de mosselbanken, waar de vogels zelden dicht genoeg bij de landrover of de schuilhut kwamen, heb ik met lenzen van 300 en zelfs van 800 mm gewerkt. Bij het laatste zijn mijn collega's Peter Parks en Dr. Lary Schaffer me behulpzaam geweest, en voor een grote close up scene van een Nederlandse kokkeleter ben ik dank verschuldigd aan Jan van de Kam.

Bladrollers (Tortriciden), een interessante groep microlepidoptera (6)

De Groene eikebladroller (Tortrix viridana L.)

A. VAN FRANKENHUYZEN en D. J. DE JONG

De Groene eikebladroller is een Tortricide die talrijk op eiken kan voorkomen. Vanwege de schade die de rupsen kunnen aanrichten, is er in Europa veel onderzoek naar dit insekt gedaan, zodat er over de levenswijze en de economische betekenis veel is bekend geworden. Er is daarvoor een massa litteratuur ter beschikking. Voor dit artikel volgen wij in grote lijnen de gegevens van Escherich (1).

Naar de groene kleur van de vlinder en zijn voorkomen op eik heet het insekt in het Nederlands „Groene eikebladroller". In Duitsland en Oostenrijk spreekt men veelal van „Grüner Eichenwickler", en in Frankrijk wordt de soort gewoonlijk „Tordeuse