

Vadefuglenes fouragering og predation på bundfaunaen på Tipperne

BODIL DEEN PETERSEN

(With an English summary: Foraging of waders Charadrii and their predation on the bottom fauna at the reserve Tipperne)

Fredningsstyrelsens forskningsrapport nr. 9 fra naturreservaterne

INDLEDNING

Der er særligt i England og Tyskland publiceret en del undersøgelser over vadefuglenes fouragering (Ehlert 1964, Davidson 1967, 1971, Hofmann & Hoerschelmann 1968, Lange 1968, Goss-Custard 1969, 1970 a, b, 1976, Edington *et al.* 1973, Burton 1974), mens der her i landet kun foreligger enkelte etologisk orienterede artikler om emnet (Lind 1957, 1965). Problemer omkring vadefuglenes fouragering omfatter såvel økologiske som etologiske aspekter, men det er udelukkende de første, der vil blive behandlet her. Undersøgelsens formål har været at klarlægge spørgsmål omkring vadefuglenes valg af fødeemner og fourageringsområder, deres fourageringshastighed og -succes, samt at beregne vadefuglenes predation på bundfaunaen.

Undersøgelsen er udført i perioder i 1974-77 som led i et specialestudium ved Københavns Universitets zoologiske laboratorium (Petersen 1977). Felt- og laboratoriearbejdet foregik på det videnskabelige reservat Tipperne i den sydlige del af Ringkøbing Fjord i Vestjylland. Reservatet omfatter strandengene på den nordlige del af Tipperhalvøen og de omliggende lavvandede områder. Af reservatets samlede areal på omkring 2000 ha er ialt ca. 650 ha land, men dette areal øges stadigt, da der sker en landtilvækst på 4,3 ha om året. Landtilvæksten sker særligt i den østlige del af reservatet, hvor der siden begyndelsen af 1950'erne er dannet adskillige større og mindre øer med Kogleaks- og Tagrørssump (»Oprøden«), som

har reduceret Tippetvaderens areal med ialt ca. 100 ha. De senere års ændringer i reservatets topografi og disses indflydelse på vegetationen og ynglefuglene er beskrevet af Gravesen (1972) og Møller (1975, 1978).

Et område som Tippetvaderne er specielt godt egnet til undersøgelser over vadefuglenes fouragering, da bundfaunaen næsten udelukkende består af 4 arter, hvoraf de to, børsteormen *Nereis diversicolor* og Slikkrebsen *Corophium volutator*, helt dominerer i de områder, hvor vadefuglene fouragerer. Dette letter bestemmelsen af vadefuglenes fødeemner, og da bundfaunaens arter alle er velegnede fødeemner, kan man anse hele den målte biomasse som værende potentiel føde for fuglene.

På Tipperne forekommer regelmæssigt ialt 21 arter af vadefugle, som raster under trækket, og der yngler 8 vadefuglearter. Undersøgelsen har været koncentreret om de to arter, Lille Kobbersneppe *Limosa lapponica* og Almindelig Ryle *Calidris alpina*, der forekommer talrigest på reservatet.

Jeg vil gerne takke Naturfredningsrådet og Fredningsstyrelsen, særligt Poul Hald-Mortensen, for tilladelse til at arbejde på Tipperne og for finansiering af undersøgelsen. Observatørerne og andre beboere på Tipperne takkes for stor hjælpsomhed og givtige diskussioner. Jørgen Rabøl og Jan Dyck takkes for kritik af specialerapporten, som ligger til grund for denne artikel. Hans Ulrik Skotte Møller takkes for hjælp til feltarbejdet og for kritik af manuskriptet. Hans Meltofte og Thomas Kjørboe takkes for kritik af manuskriptet.

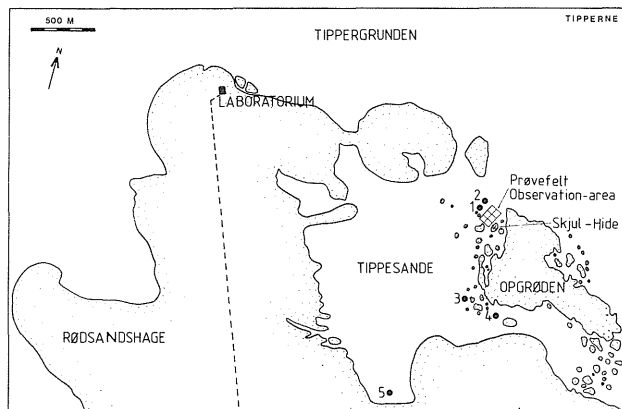


Fig. 1. Kort over reservatet Tipperne med placeringen af prøvefeltet til observation af vadefugle samt de fem stationer (1-5), hvor der blev taget bundprøver igennem et år. *Map over the reserve Tipperne with the location of the area for observation of the waders, and the five stations (1-5) where bottom samples were taken over one year.*

MATERIALE OG METODER

Med det formål at få en kvalitativ og kvantitativ oversigt over bundfaunaen blev der i maj 1974 taget bundprøver på 57 stationer på fladvandet omkring Tipperne. Stationerne lå med 200-400 m's afstand. På hver station blev der taget to prøver på hver 79 cm, mens de bundprøver, der er taget senere, i 1975 og 1976, består af en prøve på 300 cm². Alle bundprøver blev taget ned til 7-9 cm's dybde, og de blev på stedet sigtet i en nylonpose med masker på 0,6 mm. Fra juni 1975 til maj 1976 blev der på 5 faste stationer i Tippetande (Fig. 1) taget 1 bundprøve med 1-3 måneders mellemrum for at få et overblik over bundfaunaens årsvariation. På den ene af stationerne (nr. 1) blev prøverne taget under et bur af ståltrådsnet med en grundflade på 2×2 m, hvor predation fra fuglene var udelukket.

Observationerne af de fouragerende vadefugle blev foretaget i perioden 28. april til 25. maj 1976 med ialt 66 observationstimer i et prøvefelt i den nordøstlige del af reservatet (Fig. 1). Prøvefeltet var 100 m × 150 m og var inddelt i 6 felter på hver 50×50 m markeret med lave stokke. Observationerne foregik fra et skjul på en lille ø ved prøvefeltet v.h.j.a. et teleskop med 25-50 × forstørrelse. Den 24.-25. april, umiddelbart før observationerne startede, blev der taget 12 bundprøver, en ved hver pæl, i prøvefeltet.

I observationsperioderne blev fuglenes placering indtegnet på kort hver halve time samtidig med, at deres aktivitet blev regi-

streret. Desuden blev der ved observation af enkeltindivider målt fourageringsfrekvens (antal fourageringsforsøg pr. minut), fourageringssucces (antal fødeemner taget pr. minut), arten af fødeemnerne, hvorvidt fuglen fouragerede socialt eller solitært (mindst 50 m fra artsfæller), samt hvor og i hvilken vanddybde, den færdedes under fourageringen. Vanddybden blev angivet i forhold til fuglens benlængde (længden af tarsen), således at en vanddybde på 1/4 betyder, at fuglens ben (tarse) var helt vanddækkede, en vanddybde på 1/2 betyder, at ca. halvdelen var synligt over vandet, og en vanddybde på 0, at området var tørlagt. Disse målinger strakte sig over et til to minutter, og det var muligt at foretage dem i en afstand af indtil ca. 150 m fra skjulet. Den faktor, det var lettest at få nøjagtige mål for, var fourageringsfrekvensen, idet ét fourageringsforsøg var lig med et stik med næbbet enten ned i eller til overfalden af sedimentet. Fourageringssuccesen var vanskeligere, da man her enten måtte konstatere et fødeemne i fuglens næb eller se fuglen gøre en synkebevægelse efter fourageringsforsøget. Dette kunne kun lade sig gøre hos Lille Kobbersneppe, mens det var umuligt at observere det hos Alm. Ryle. Arten af fødeemnet var endnu vanskeligere at bestemme, men det var oftest muligt at se det hos Lille Kobbersneppe, da den normalt først sluger byttet efter at næbbet er over vandet.

Endvidere er der anvendt materiale fra

observatørernes daglige optællinger, der viser antallet og fordelingen af rastende fugle på hele reservatet. Disse observationer indsamles rutinemæssigt hele året ved ture i terrænet og fra faste skjul med teleskop.

I det følgende er der til alle sammenlignende statistiske tests anvendt Mann-Whitney U test (Siegel 1956) eller t-test

(Simpson *et al.* 1960), hvis N i den ene gruppe er over 20.

RESULTATER

Bundfaunaen på Tippervaderne

Saltholdigheden på Tippervaderne svinger mellem ca. 1 og ca. 10‰, men den har i de senere år vist en faldende tendens.

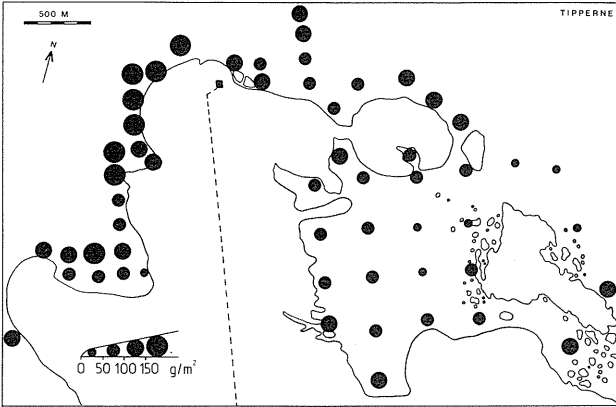


Fig. 2. Total biomasse (vådvægt) pr. m² af bundfaunaen på 57 stationer omkring Tippetvæderne maj 1974.
Total biomass (wet weight) per sq. m of the bottom fauna at 57 stations around Tippetvæderne May 1974.

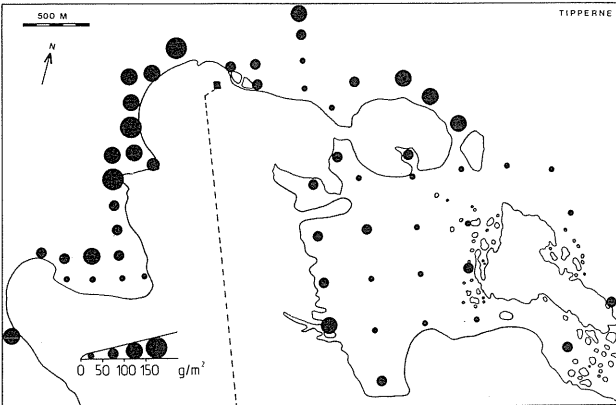


Fig. 3. Udbredelsen af *Nereis* på Tippetvæderne maj 1974.
The distribution of *Nereis* around Tippetvæderne, May 1974.

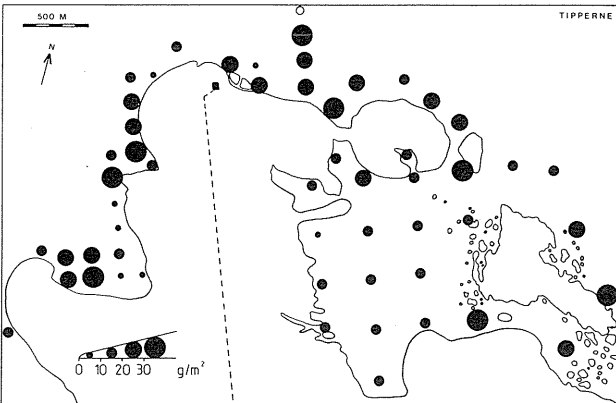


Fig. 4. Udbredelsen af *Corophium* på Tippetvæderne maj 1974.
The distribution of *Corophium* around Tippetvæderne, May 1974.

Tabel 1. Antal og vægt pr. m² af bunddyrene på 57 stationer på Tippervaderne maj 1974, gennemsnit samt laveste og højeste værdi.*Number and weight per sq.m of the bottom fauna at 57 stations around Tipperne, May 1974; mean and extreme values.*

Art <i>Species</i>	Antal pr. m ² <i>No per m²</i>	Vægt pr. m ² <i>Weight per m²</i>
<i>Nereis diversicolor</i>	3062 (1536-4864)	78,0 g (11,1-166,6 g)
<i>Oligochaeta</i>	2109 (0-9656)	0-7,1 g
<i>Potamopyrgus jenkinsi</i>	1745 (0-14016)	0-20,2 g
<i>Corophium volutator</i>	3711 (0-9152)	18,9 g (0-39,4 g)

Vandstanden er afhængig af vindens retning og styrke. Store områder af vaderne kan være tørlagte flere dage i træk, mens den maksimale vandstand i det undersøgte område er ca. 80 cm. Der er intet tidevand i fjorden, da forbindelsen til Vesterhavet er reguleret gennem slusen ved Hvide Sande.

Den lave, svingende saltholdighed og de hyppige tørlægninger gør det kun muligt for få dyrearter at leve på Tippervaderne. Bundfaunaen er sammensat af meget euryøke arter, hvoraf de fire helt dominerer: en børsteorm *Nereis diversicolor*, en rød ledorm *Oligochaeta sp.*, en Dyndsnegl *Potamopyrgus jenkinsi* og Slikkrebs *Corophium volutator*. Desuden blev der på enkelte stationer fundet nogle få larver af dansemyg *Chironimidae* og krebsdyret *Cyathura carinata* (*Isopoda*).

Den samlede biomasse (vådvægt) i maj 1974 lå mellem 27,3 og 200,0 g pr. m² med et gennemsnit på 98,7 g pr. m² (N = 57). De enkelte arters andel i den samlede biomasse ses i Tabel 1, og deres udbredelse på Tippervaderne ses i Fig. 2, 3 og 4.

Vadefuglenes fourageringsområder

Ved observatørernes daglige optællinger på re-

servatet indtegnes fugleflokkene på kort. En gennemgang af disse viser, at der er meget tydelig koncentration af vadefugleflokkene i den nordøstlige del af Tippersande samt nord og øst for Opgrøden (Fig. 5). Det er primært en følge af, at vandstanden i disse områder oftest er lav nok til, at vadefuglene kan færdes her. Ialt er ca. 4,5 km² af Tippervaderne potentielt tilgængelige for vadefuglene som fouragerings- og rasteplads, mens den del, der er aktuelt tilgængelig, bestemmes af vandstanden, d.v.s. primært af vindretningen og -styrken.

Resultaterne fra bundprøverne i maj 1974 viser, at der er en signifikant mindre biomasse i det område, hvor vadefuglene fouragerer end i det område, som ikke er tilgængeligt for vadefuglene (Tabel 2). De hyppige tørlægninger af netop dette område, kan i nogen grad medvirke til den lavere biomasse, men sandsynligvis er forskellen i biomasse i endnu højere grad en direkte følge af vadefuglenes predation, da det er vist for andre vadefugle, som Strandskade *Haematopus ostralegus* og Rødben *Tringa totanus*, at de fortrinsvis fouragerer i de områder, hvor der findes den største biomasse af byttedyr (Goss-Custard 1970a, 1977a). Det er en forskel i boomassen af *Ne-*

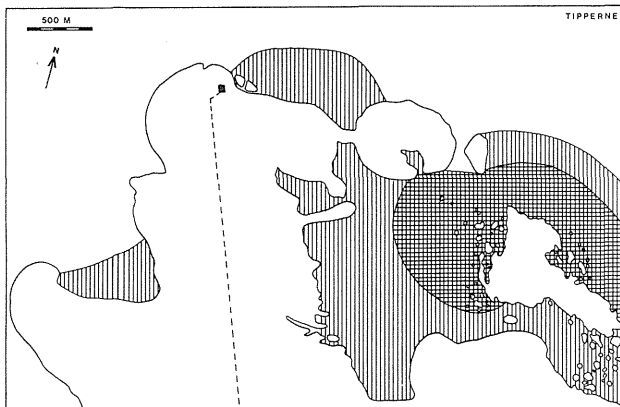


Fig. 5. Vadefuglenes fourageringsområder på Tippervaderne. Lodret skraveret: potentielt tilgængelige som fourageringsområde for vadefuglene. Krydsskraveret: De hyppigst benyttede fourageringsområder
The feeding areas of waders around Tipperne. Vertically hatched: Potentially accessible as feeding area for waders. Cross-hatched: The most heavily utilized feeding areas.

Tabel 2. Bundfaunaen i områder med og uden predation fra vadefuglene.
The bottom fauna in areas with and without predation from the waders.

	Ingen predation fra vadefugle N = 29 <i>No predation by waders</i>	Predation fra vadefugle N = 27 <i>Predation by waders</i>	p
Samlet biomasse, g pr. m ² <i>Total biomass, g per m²</i>	129 ± 8	72 ± 5	<0,001
Antal pr. m ² <i>No. per m²</i>			
Nereis	3047 ± 149	3076 ± 146	<0,80
Corophium	3593 ± 378	3820 ± 378	<0,60
Vægt pr. individ, mg <i>Weight per individual, mg</i>			
Nereis	36,3 ± 2,1	17,1 ± 1,5	<0,001
Corophium	5,1 ± 0,2	5,5 ± 0,3	<0,10

reis, som giver forskellen i den samlede biomasse i de to områder. Det viser sig imidlertid, at der ikke er nogen forskel i antallet af *Nereis* pr. m², men at der er en signifikant lavere vægt pr. individ af *Nereis* i det område, hvor vadefuglene fouragerer (Tabel 2, Fig. 6). For *Corophium* er der ingen forskel i de to områder, hverken på antallet pr. m² eller på vægten pr. individ (Tabel 2, Fig. 7).

Bundprøverne er taget i maj, samtidig med at antallet af rastende Små Kobbersnepper på Tippervaderne er maksimalt (Fig. 12). Det helt dominerende fødeemne for Lille Kobbersnepper er *Nereis* (se senere), og det faktum, at individerne af dette byttedyr er signifikant mindre i fourageringsområdet, kan skyldes, at kobbersnepperne fortrinsvis tager de store individer under fourageringen. Dersom tætheden

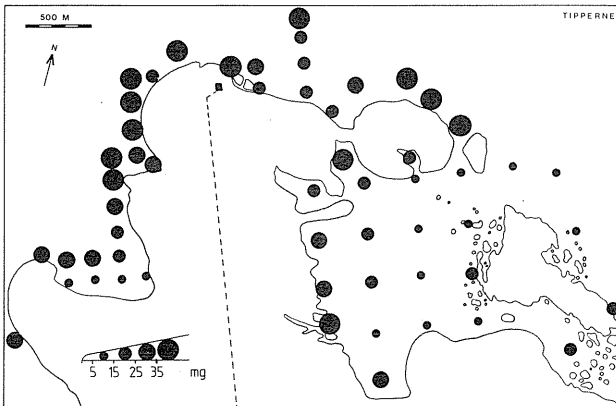


Fig. 6. Den gennemsnitlige vægt pr. individ af *Nereis* på 57 stationer på Tippetterne maj 1974.

Average individual weight of Nereis at 57 stations around Tippetterne, May 1974.

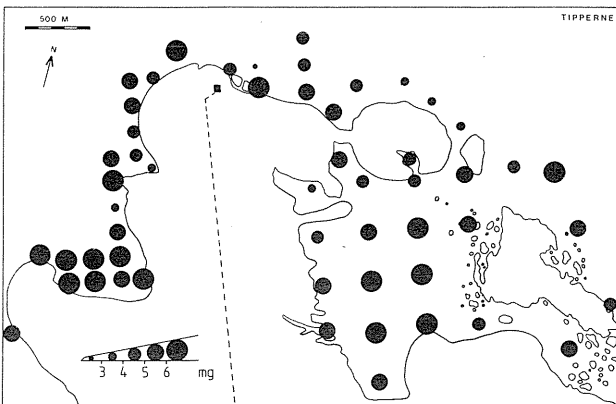


Fig. 7. Den gennemsnitlige vægt pr. individ af *Corophium* på 57 stationer på Tippetterne maj 1974.

Average individual weight of Corophium at 57 stations around Tippetterne May 1974.

af de store *Nereis*-individer er tilstrækkelig stor, vil kobbersnepperne kunne maksimere deres fødeindtagelse i forhold til investeringen ved at få fat i byttet (antallet af skridt og af fourageringsforsøg for hvert bytte), hvis de koncentrerer sig om kun at tage de store eksemplarer af byttedyrene. Denne såkaldte optimale fourageringsstrategi er bl.a. påvist for Rødben og Musvit *Parus major* (Goss-Custard 1977b, Krebs *et al.* 1977).

Fouragering hos Lille Kobbersneppe *Limosa lapponica*

Denne art fouragerer altid ved at bore næbbet ned i sedimentet, oftest i hele dets længde og altid i mindst halvdelen af længden. Det var forholdsvis let at konstatere arten af fødeemnerne, da disse altid blev ført med op af sedimentet, og de bestod i alle registrerede tilfælde af *Nereis* på mindst 2-3 cm's længde. Lange (1968) angiver forskellige *crustaceer* (krebsdyr), *annelider* (orme) og mindre *mollusker* (snegle og muslinger) og Höfmann & Hoerschelmann (1969) angiver *Hydrobia* (Dyndsneegl) og *Nereis* som de vigtigste fødeemner for Lille Kobbersneppe. Glutz von Blotzheim *et al.* (1977) skriver, at polychaeter (børsteorme) er det vigtigste fødeemne for Lille Kobbersneppe i Vadehavet.

Resultaterne af målingerne af fourageringsfrekvens, fourageringssucces og antal skridt hos Lille Kobbersneppe er anført i Tabel 3. Der er ikke signifikante forskelle på fourageringssuccesen imellem nogen af de fire grupper. De socialt fouragerende fugle har derimod en signifikant højere fourageringsfrekvens end de solitært fouragerende, begge ved vanddybde $\frac{1}{2}$ ($p < 0,01$). Der er ligeledes en signifikant højere fourageringsfrekvens hos de Små Kobbersnepper, der fouragerer ved vanddyb-

der på $\frac{1}{2}$, end hos de kobbersnepper, der fouragerer i tørlagte områder ($p < 0,001$), mens der ikke er nogen signifikant forskel på fourageringsfrekvensen hos fugle ved vanddybder på henholdsvis $\frac{1}{2}$ og $\frac{1}{4}$ ($0,20 < p < 0,30$).

I en lignende undersøgelse ved Lindisfarne i England over Lille Kobbersneppe har Smith & Evans (1973) fundet en fourageringsfrekvens på $76,4 \pm 3,1$ ($\mp \pm$ S.E.) (fourageringsforsøg pr. min.) for fugle i flok og på $50,3 \pm 11,5$ for solitært fouragerende fugle og tilsvarende fourageringssucceser på $1,9 \pm 0,2$ og $0,7 \pm 0,3$ (byttedyr pr. min.). I dette område består Lille Kobbersneppes føde næsten udelukkende af Sandorm *Arenicola marina*, som forekommer i meget lavere tætheder end *Nereis* på Tippervaderne. Den enkelte fangst er til gengæld så meget større af Sandorm end af *Nereis*, at fuglene ikke behøver så mange fødeemner pr. tidssenhed, men energiinvesteringen målt som antal fourageringsforsøg pr. bytte er tilsyneladende større end på Tipperne.

Forskellene i fourageringsfrekvensen hos socialt og solitært fouragerende fugle kan skyldes, at fuglene benytter sig af forskellige metoder til at få fat i byttedyrene under forskellige forhold. Således vil vadefugle, der fouragerer i flok, generelt registrere byttedyrene v.h.j.a. følesansen i næbbet, mens de solitært fouragerende vadefugle vil registrere dem v.h.j.a. synsansen, da tilstedeværelsen af de kompakte vadefugleflokke får byttedyrene til at trække sig ned i deres gange i sedimentet og ud af synsvidde (Goss-Custard 1970b, 1976). En fugl som skal finde et bytte v.h.j.a. følesansen i næbbet vil være nødt til at bruge flere forsøg end en fugl, som benytter synet, men den sidstnævnte vil afsøge længere strækninger for føde (Goss-Custard 1976). De solitært fouragerende kobbersnepper bevæger sig da også en signifi-

Tabel 3. Resultater fra observationer over Lille Kobbersneppe, gennemsnit \pm S.E. (N). Vanddybden er angivet i forhold til fuglens benlængde (længden af tarsen). Hastigheden er udregnet på grundlag af en skridtlængde på 11 cm (Goss-Custard 1970b).

The results from the observations on Bar-tailed Godwit Limosa lapponica; mean \pm S.E. (N). Depth of water is given in relation to length of tarsus of the bird. Speed is calculated on the basis of a pace-length of 11 cm (Goss-Custard 1970b).

Status	Vanddybde	Fourageringsfrekvens (four. forsøg pr. min.)	Fourageringssucces (byttedyr pr. min.)	Antal skridt per minut	Hastighed (m pr. min.)
Status	Depth of water	Peck rate (no of pecks per min)	Feeding rate (no of preys per min)	No of paces per minute	Speed (m per min)
Social	0	22,3 \pm 2,4 (11)	4,8 \pm 0,8 (8)		
Social	$\frac{1}{2}$	35,2 \pm 1,6 (39)	8,7 \pm 1,9 (15)	56,3 \pm 7,0 (8)	6,19 \pm 0,77
Social	$\frac{1}{4}$	30,3 \pm 3,2 (7)	3,5 \pm 0,9 (3)		
Solitær	$\frac{1}{2}$	25,5 \pm 1,8 (13)	5,6 \pm 0,4 (10)	88,0 \pm 11,4 (3)	9,68 \pm 1,25

kant længere strækning pr. minut end de socialt fouragerende (Tabel 3, p (0,05), materialet er dog ret lille. Sandsynligvis kan Lille Kobbersneppe tillige lokalisere byttedyrene (*Nereis*) efter de synlige huller fra deres gange på sedimentets overflade, hvilket kan forklare den lave fourageringsfrekvens hos de fugle, der fouragerer i flok på de tørlagte vader.

De fleste arter af vadefugle kan fouragere på begge måder, men de har ofte en udpræget tendens til at benytte den ene metode. Arter som Strandskade og Rødben fouragerer overvejende solitært eller i fåtallige flokke og anvender synet til at lokalisere byttedyrene, mens Lille Kobbersneppe og Alm. Ryle mest fouragerer i flok og lokaliserer byttedyrene v.h.j.a. følesansen i næbbet (Goss-Custard 1970b).

Fouragering hos Alm. Ryle *Calidris alpina*

Undersøgelserne over denne art var som tidligere omtalt noget vanskeligere, og det var kun muligt at få et mål for fourageringsfrekvensen. Såvel fourageringssucces som arten af fødeemnerne var umulige at fastslå ved observationerne. I de fleste andre undersøgelser over Alm. Ryle har det ved undersøgelser af maveindholdet vist sig, at *Nereis* er et vigtigt fødeemne (Bengtson & Svensson 1968, Ehlert 1964). Andre steder angives henholdsvis *Hydrobia* (Dyndsnegl) og *Corophium* (Slikkrebs) som vigtige fødeemner (Burton 1974, Davidson 1971, Goss-Custard 1970b).

Det er dog muligt at få et indirekte udtryk for arten af fødeemner ved at benytte resultaterne fra prøvetagningen af bundfaunaen hen-

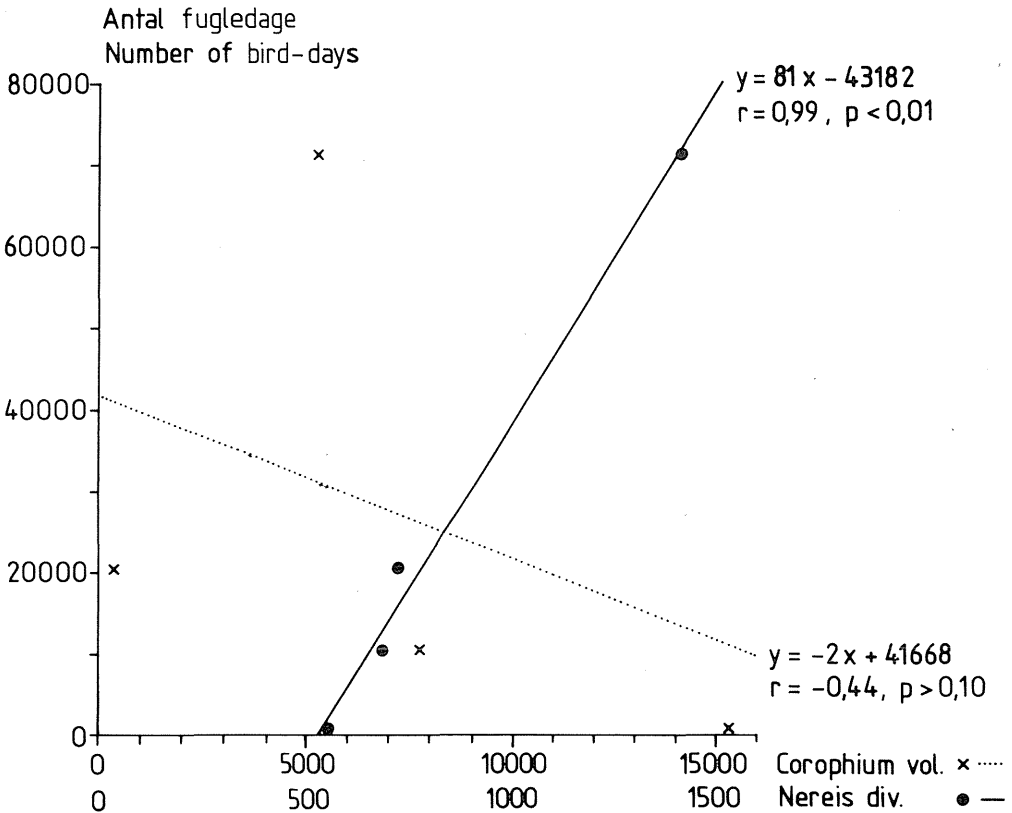


Fig. 8. Forsøg på indirekte at bestemme Alm. Ryle's fødeemner på Tippetvaderne v.h.j.a. korrelationsanalyser. Abscisse: Forskellen i antallet af *Nereis* og *Corophium* inden i og uden for buret på station 1 (Fig. 1) ved fire prøvetagninger i efteråret 1975. Ordinat: Antal fugledage af Alm. Ryle på Tippetterne i perioden siden den foregående prøvetagning af bundfaunaen.

An indirect attempt to determine food items of Dunlin *Calidris alpina* at Tipperne by means of correlation analysis. Abscissa: The difference in the number of *Nereis* and *Corophium* inside and outside a fenced-in area unavailable to waders on station 1 (Fig. 1) at four samplings in the autumn 1975. Ordinate: Number of bird-days of Dunlin at Tipperne in the period since the previous sampling of the bottom fauna.

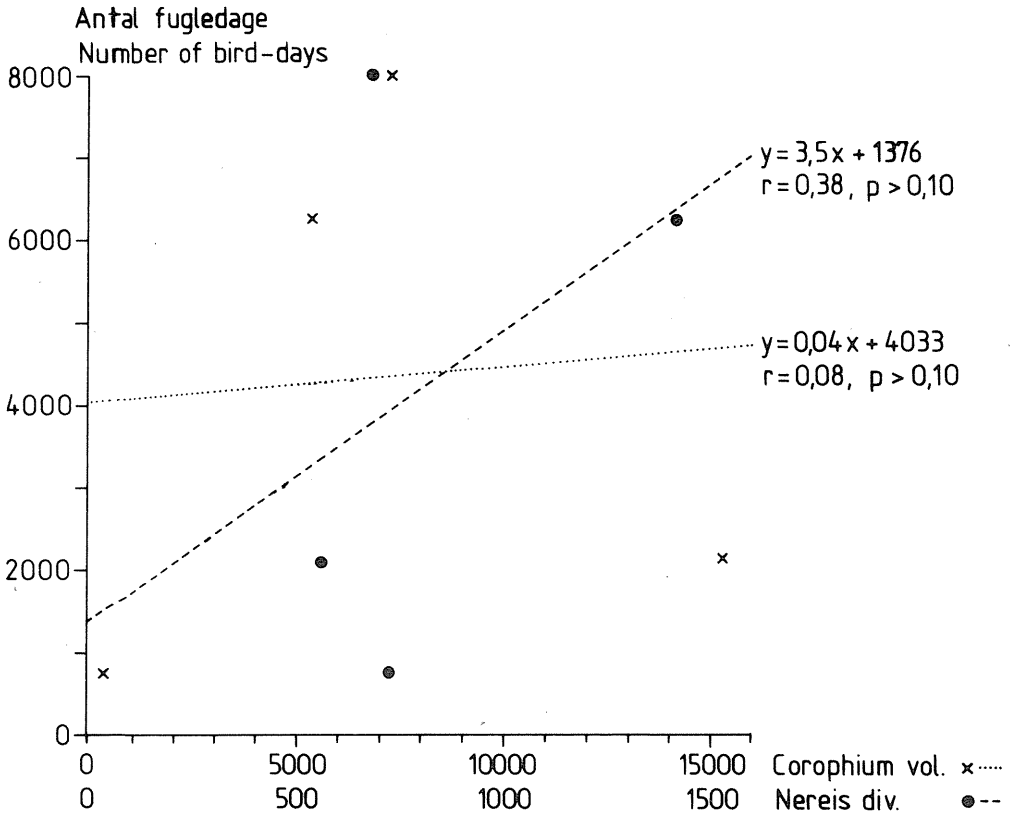


Fig. 9. Forsøg på indirekte at bestemme Klydens fødeemner på Tippetvaderne v.h.j.a. korrelationsanalyser. Se Fig. 8 for nærmere forklaring.

An indirect attempt to determine food items of *Avocet Recurvirostra avosetta* at Tipperne by means of correlation analysis. See Fig. 8 for explanation.

holdsvis inden for og uden for buret, som afspærrede bundfaunaen fra fuglenes predation (station nr. 1 og 2 på Fig. 1). Buret stod i 1975 fra primo juni og året ud, i denne periode er der af vadefugle kun Alm. Ryle og Klyde *Recurvirostra avosetta* i større antal på Tipperne (Fig. 13 og 14). Det må derfor formodes, at hvis en fugleart foretrækker et bestemt fødeemne, må forskellen i antallet af dette fødeemne henholdsvis i og uden for buret blive større, jo flere fugle af den pågældende art der fouragerer i området.

Bundprøverne er taget med ca. en måneds interval, og man kan korrelere forskellen af bunddyr pr. m² i og uden for buret ved hver prøvetagning med antallet af fugle (udtrykt som antal fugle×dage), der har rastet på Tippetvaderne siden den foregående prøvetagning. Sådanne korrelationsanalyser er udført dels for Alm. Ryle / *Nereis* og Alm. Ryle / *Corophium* og dels for Klyde / *Nereis* og

Klyde / *Corophium* (Fig. 8 og 9). Det er kun korrelationen Alm Ryle / *Nereis*, som er signifikant ($p < 0,01$), hvilket indikerer, at det vigtigste fødeemne for Alm. Ryle også på Tippetvaderne er *Nereis*. Sammenhængen mellem fuglene og *Corophium* sløres dog noget af, at *Corophium* har flere generationer i løbet af sommeren og efteråret.

Fourageringsfrekvensen for Alm. Ryle er afhængig af vanddybden, idet der er en signifikant højere fourageringsfrekvens ved vanddybde 0 end ved vanddybde $\frac{1}{2}$ ($p < 0,05$) og ved vanddybde $\frac{1}{2}$ end ved vanddybde $\frac{1}{4}$ ($p < 0,01$), alle målinger for socialt fouragerende fugle (Tabel 4). Der er ikke nogen signifikant forskel mellem grupperne på den strækning, fuglene tilbagelægger under fourageringen (Tabel 4).

Goss-Custard (1970b) har i en tilsvarende undersøgelse over Alm. Ryle fundet fourageringsfrekvenser på 100,1-123,4 forsøg pr. minut, og Burton (1974) har fundet værdier på

Tabel 4. Resultater fra observationer over Alm. Ryle, gennemsnit \pm S.E. (N). Vanddybden er angivet i forhold til fuglens benlængde (længden af tarsen). Hastigheden er udregnet på grundlag af en skridtlængde på 5,4 cm (Goss-Custard 1970b).

Results from observations on Dunlin Calidris alpina; mean \pm S.E. (N). Depth of water is given in relation to length of tarsus of the bird. Speed is calculated on the basis of a pace-length of 5,4 cm (Goss-Custard 1970b).

Status	Vanddybde	Fourageringsfrekvens (four. forsøg pr. min.)	Antal skridt pr. minut	Hastighed (m pr. min.)
Status	Depth of water	Peck rate (no of pecks per min)	No of paces per minute	Speed (m per min)
Social	0	59,8 \pm 1,8 (48)	66,0 \pm 15,0 (8)	3,56 \pm 0,81
Social	1/2	55,7 \pm 1,2 (89)	65,5 \pm 7,2 (11)	3,54 \pm 0,39
Social	1/1	49,7 \pm 1,7 (32)	57,1 \pm 9,0 (5)	3,08 \pm 0,49

29,0-38,3 fourageringsforsøg pr. minut. De meget divergerende resultater skyldes, at Alm. Ryle kan benytte sig af flere forskellige metoder under fourageringen. Den kan enten samle fødeemnerne fra overfladen eller føre næbbet helt ned i sedimentet, eller den kan bruge en »symaskineteknik«, med serier af meget hurtige sammenhængende stik med næbbet lidt ned i sedimentet (Burton 1974). Ved nærværende undersøgelse fouragerede Alm. Rylere næsten udelukkende ved isolerede stik med næbbet ned i sedimentet, muligvis fordi der i observationsområdet ikke fandtes Dyndsnegle, som de normalt samler op fra sedimentets overflade.

Det er vanskeligere at få et udtryk for den kvantitative fødeindtagelse, da det p.g.r.a. fuglens ringe størrelse er umuligt at se, hvornår den synker eller at se, hvornår den har fået et bytte, da det aldrig bliver taget op over vandet. Ehlert (1964) har anslået, at Alm. Ryle kun får bid én gang i 200 fourageringsforsøg, men det er en meget lav værdi sammenlignet med fourageringssuccesen hos Lille Kobbersneppe. Det er muligt at få et omtrentligt udtryk for fourageringssuccesen v.h.j.a. andre resultater. Den gennemsnitlige fourageringsfrekvens hos Alm. Ryle i denne undersøgelse er 55,7 fourageringsforsøg pr. minut, og da den om foråret fouragerer 80% eller 1152 minutter af døgnet (se senere), har hver fugl ca. 64.000 fourageringsforsøg pr. døgn. Fødebehovet for hver Alm. Ryle om foråret er 16,2 g tørvægt pr. døgn (se senere), og de enkelte fødeemner i den størrelse, Alm. Ryle tager, har en tørvægt på omkring 2 mg. Hver fugl tager derfor godt 8.000 byttedyr pr. døgn, hvilket giver en fourageringssucces på ca. 7 byttedyr pr. minut eller et byttedyr i hvert 8. forsøg. Denne værdi forekommer, sammenlignet med den tilsva-

rende for Lille Kobbersneppe, mere realistisk end den, Ehlert angiver.

Fouragering hos Klyde *Recurvirostra avosetta*

Der er ikke foretaget observationer over denne art, men da den forekommer med det tredje største antal vadefugledage på årsbasis på Tipperne, er den medtaget i senere beregninger over den samlede predation fra vadefuglene. Der er gjort forsøg på at bestemme dens fødeemner på samme indirekte måde som hos Alm. Ryle v.h.j.a. korrelationsanalyser, men der ikke signifikant korrelation med nogen af de to fødeemner (Fig. 9). Det må derfor formodes, at Klyden kan udnytte begge arter som føde. Både Lange (1968) og Glutz von Blotzheim *et al.* (1977) angiver da også, at Klydens fødevalg er omtrent ligeligt fordelt på krebsdyr *Corophium* og annelider *Nereis*.

Fourageringens fordeling igennem døgnet

Som tidligere omtalt blev fuglernes aktivitet registreret hver halve time i observationstiden på den måde, at alle individer af Lille Kobbersneppe og Alm. Ryle i og i nærheden af prøvefeltet blev optalt og samtidig inddelt i tre kategorier: fouragerende fugle, fugle der pudse sig samt sovende fugle. Der blev optalt 50-500 fugle af hver art ved hver optælling. Der foreligger ialt 50 sådanne optællinger af Alm. Ryle fra 34 forskellige tidspunkter og ialt 77 optællinger fra 40 forskellige tidspunkter af Lille Kobbersneppe (Tabel 5, Fig. 10 og 11).

Ved ophold i skjulet ved prøvefeltet om natten kunne det konstateres, at fuglene sandsynligvis fortsatte med at fouragere, men det var umuligt at foretage direkte optællinger af de fouragerende fugle, så det er i Tabel 5 forudsat, at andelen af fouragerende fugle er uændret om natten. Goss-Custard (1969) har i

Tabel 5. Den procentvise fordeling af døgnet på fouragering, fjerpleje og søvn i maj hos Lille Kobbersneppe og Alm. Ryle.

Percentage of the day used for feeding, preening and sleeping in May for Bar-tailed Godwit Limosa lapponica and Dunlin Calidris alpina.

Art <i>Species</i>	Fouragering <i>Feeding</i>	Fjerpleje <i>Preening</i>	Søvn <i>Sleeping</i>
Lille Kobbersneppe <i>Limosa lapponica</i>	66%	13%	21%
Alm. Ryle <i>Calidris alpina</i>	80%	10%	10%

Skotland ligeledes konstateret, at Rødben om vinteren og i træktiden almindeligvis fourager om natten, og Evans & Smith (1975) har konstateret det samme for Lille Kobbersneppe.

For Alm. Ryle foreligger enkelte registreringer af fourageringsfrekvens fra daggry og skumring. Der er ikke nogen signifikant korrelation mellem fourageringsfrekvens og den tilgængelige eller aftagende lysstyrke.

Vadefuglenes predation på bundfaunaen

Et områdes bæreevne som fourageringsbiotop for vadefugle er foruden bundfaunaens biomasse også afhængig af dennes artssammensætning, da forholdsvis små dyr uden tykt ydre skelet er mest velegnede som føde. På et område som Tippetvæderne må hele den fundne biomasse antages at være potentiel føde for vadefuglene, mens den aktuelt tilgængelige fødemængde som tidligere omtalt bestemmes af vanddybden. Den del af Tippetvæderne, som er

tilgængelig for vadefuglene til fouragering, er på ialt 4,5 km² (Fig. 5).

V.h.j.a. resultaterne fra de regelmæssige prøvetagninger af bundfaunaen et år igennem, kan man få et udtryk for variationen i biomassen på Tippetvæderne (Tabel 7). Biomassen er dog ikke et helt præcist mål for den fødemængde, som er til rådighed for fuglene, idet produktionen på årsbasis af de pågældende arter sædvanligvis er større end biomassen.

De hyppigst forekommende vadefuglearter på Tippetvæderne er Lille Kobbersneppe, Alm. Ryle og Klyde, som tilsammen tegner sig for omkring 90% af det totale antal vadefugledage i området (Fig. 12, 13 og 14). Der er derfor kun taget hensyn til disse tre arter i de følgende beregninger over predationsraten.

Vadefuglenes predation på bundfaunaen kan udregnes på to forskellige måder, dels ud fra teoretiske beregninger af deres stofskifte og deraf følgende fødebehov, og dels ud fra resultaterne af de direkte observationer i nærværende undersøgelse. Efter førstnævnte me-

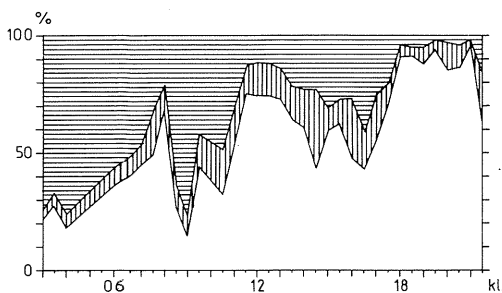


Fig. 10. Lille Kobbersneppe. Fordelingen af fuglenes aktivitet igennem døgnet; 50-500 fugle er optalt hver halve time flere forskellige dage i maj. Ingen skravering: Fouragerende fugle; Lodret skravering: Fugle der pudser sig; vandret skravering: Sovende fugle.

Bar-tailed Godwit Limosa lapponica. Distribution of activity of the birds during the day; 50-500 birds are recorded every half hour on different days in May. No hatching: Feeding birds; Vertically hatched: Preening birds; Horizontally hatched: Sleeping birds.

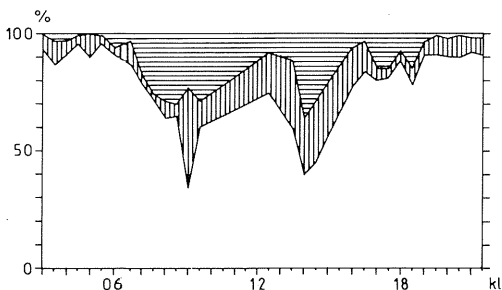


Fig. 11. Alm. Ryle. Fordelingen af fuglenes aktivitet igennem døgnet; 50-300 fugle er optalt hver halve time flere forskellige dage i maj. Se Fig. 10 for nærmere forklaring.

Dunlin Calidris alpina. Distribution of activity of the birds during the day; 50-300 birds are recorded every half hour on different days in May. See Fig. 10 for explanation.

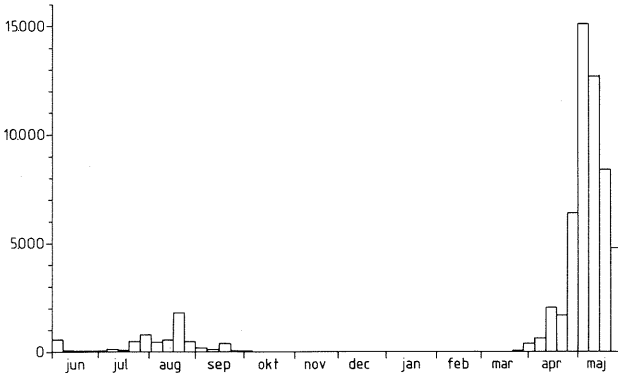


Fig. 12. Forekomsten af Lille Kobbersneppe på Tipperne i 1975/76 angivet som det samlede antal fugledage i 7-dages perioder.
The occurrence of Bar-tailed Godwit Limosa lapponica at Tipperne in 1975/76, expressed as the total number of bird-days in 7-days periods.

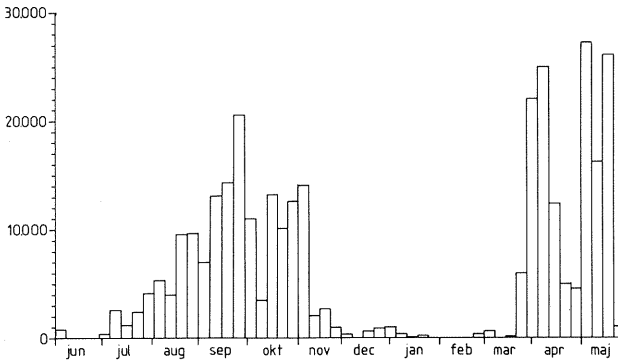


Fig. 13. Forekomsten af Alm. Ryle på Tipperne i 1975/76 angivet som det samlede antal fugledage i 7-dages perioder.
The occurrence of Dunlin Calidris alpina at Tipperne in 1975/76, expressed as the total number of bird-days in 7-days periods.

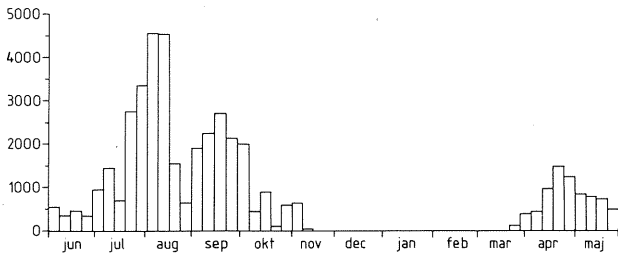


Fig. 14. Forekomsten af Klyde på Tipperne i 1975/76 angivet som det samlede antal fugledage i 7-dages perioder.
The occurrence of Avocet Recurvirostra avosetta at Tipperne in 1975/76, expressed as the total number of bird-days in 7-days periods.

tode kan man udregne fuglens minimale, aktive stofskifte, EE_t (existence energy i kcal pr. døgn ved temperaturen t) efter formlerne

$$EE_0 = 4,337 W^{0,53}$$

$$\text{og } EE_{30} = 0,540 W^{0,75}$$

hvor W er fuglens vægt i gram (gælder for ikke-spurvefugle) (Kendeigh i Wiens & Innis 1974). Ved en lineær extrapolation kan man få udtryk for fuglens EE ved forskellige temperaturer, men for at lette udregningerne er der i det følgende regnet med EE_{10} , da gennemsnitstemperaturen på Tipperne i det tidsrum, hvor der er flest fugle, ligger nær ved 10°C . Det reelle energiforbrug er omkring 40% større end EE_t (Wiens & Innis 1974), og da assimilationseffektiviteten (den del af føden, som kan fordøjes) i tilfælde som dette er ca.

70% (Ricklefs 1973, Wiens & Innis 1974), får man et omtrentligt udtryk for det daglige normale kaloriebehov for en aktiv fugl ved at multiplicere EE_t med en faktor 2. Eftersom fuglens fødeemner i dette tilfælde indeholder ca. 4 kcal. pr. g tørvægt (Holme & McIntyre 1971, Goss-Custard 1977a), kan fuglens kaloriebehov omregnes til normalt fødebehov i g tørvægt pr. døgn (Tabel 6).

Anvender man derimod resultaterne fra observationerne over Lille Kobbersneppe - som er den eneste art, hvorfra der er tilstrækkelige resultater - finder man en gennemsnitlig fourageringssucces på 6,5 byttedyr pr. minut. Byttedyrene er hovedsagelig *Nereis* på mere end 2 cm, som vejer ca. 10 mg (tørvægt) i gennemsnit. Da Kobbersnepperne bruger 66% af døgnet til fouragering, indtager de efter disse beregning-

Tabel 6. 1) Glutz von Blotzheim *et al.* 1975, 1977.
 Beregning af fuglenes fødebehov, se nærmere forklaring i teksten.
Calculation of the need for food of the birds; see explanation in the text.

	Lille Kobbersnepe <i>Limosa lapponica</i>	Alm. Ryle <i>Calidris alpina</i>	Klyde <i>Recurvirostra avosetta</i>
Fuglens vægt ¹⁾ <i>Weight of the bird</i>	300 g	50 g	300 g
Existence energy EE ₁₀ pr. døgn <i>EE₁₀ per day</i>	77 kcal	29 kcal	77 kcal
Assimilationseffektivitet <i>Assimilation efficiency</i>	70%	70%	70%
Kaloriebehov pr. døgn <i>Needs for calories per day</i>	154 kcal	58 kcal	154 kcal
Fødebehov pr. døgn (tørvægt) <i>Needs for food per day (dry weight)</i>	38,5 g	14,5 g	38,5 g
Fødebehov pr. døgn på forårstrækket (tørvægt) <i>Needs for food per day on spring migration (dry weight)</i>	62,3 g	23,2 g	—

ger en fødemængde på 62,3 g tørvægt pr. døgn, hvilket er godt 60% mere end resultatet fra stofskifteberegningerne (Tabel 6).

De noget forskellige resultater behøver dog ikke at være modstridende, idet observationerne er udført i maj måned inden fuglenes træk på 2000-3000 km til ynglepladserne i Nordsibirien. Det er bl.a. dokumenteret for en art som Alm. Ryle, at fuglene netop i denne periode meget effektivt opbygger store fedtdepoter med forøgelse af deres egenvægt på gennemsnitligt 0,5-1,1 g pr. dag eller op til 32,5% på 10 dage (Eades & Okill 1977). Hos Alm. Ryle udgør fedtdepoterne i maj ca. 1/3 af fuglens samlede vægt imod ca. 1/4 om vinteren, og energibehovet til en flyvning i et stræk på 1000 km kan dækkes af et fedtdepot på 18,7% af fuglens vægt (Glutz von Blotzheim *et al.* 1975). De meget store fødemængder til opbygning af fedtdepoter er nødvendige, da fuglens væksteffektivitet (vækst: indtaget fødemængde) er så lav som omkring eller under 1% (Ricklefs 1973).

Det må formodes, at lignende forhold gælder for Lille Kobbersnepe, og det er derfor meget sandsynligt, at fuglene i maj på rasteplasserne indtager omkring 60% mere føde end »normalt«. Fuglens fødebehov om foråret (marts til maj) er derfor i beregningerne i Tabel 6 anslået til 1,6 gange det normale fødebehov for Lille Kobbersnepe og Alm. Ryle, mens det er sat til det samme hele året for Klyde, da der næsten kun er lokale ynglefugle på Tipperne om foråret. Hertil kommer dog

den føde, der går til opfostringen af ungerne, hvilket ikke er medregnet.

Det samlede antal fugledage er beregnet ud fra observatørernes regelmæssige optællinger på reservatet (Fig. 12, 13 og 14), men da disse tal repræsenterer minimumstal for fuglene, er der på grundlag af registreringer af optællings-effektiviteten (Madsen 1978) lagt yderligere 25% til for Alm. Ryle og 10% til for Lille Kobbersnepe og Klyde. Ud fra det totale antal fugledage kan man få et skøn over fødebehovet og den deraf følgende predation på bundfaunaen for den samlede bestand af de tre hyppigste vadefuglearter på Tipperne (Tabel 7). Der er ikke taget hensyn til hvilket af de to fødeemner, de enkelte arter af vadefugle hovedsageligt tager, da predationen tilnærmelsesvist er ligeligt fordelt på de to arter i forhold til deres andel af den samlede biomasse. Resultatet bliver, at vadefuglene på årsbasis fjerner ca. 65% af biomassen på Tippetvaderne.

DISKUSSION

En predationsrate på 65% af biomassen svarer til en predationsrate på ca. 30% af produktionen, da P/B (produktion/biomasse)-ratioen for bundinvertebrater er ca. 2 (Winberg 1971). Den gennemsnitlige predationsrate fra det ene trofiske niveau til det næste er normalt omkring 20% (Krebs 1972), og en predationsrate i en størrelsesorden som i dette tilfælde er uden i overkanten af, hvad der er fundet for

andre vadefugle. Goss-Custard (1969) har beregnet, at den overvintrende bestand af Rødben i Ythan-estuariet i Skotland fjerner 16-38% af *Corophium*-populationen, og at vadefuglene i det østengelske Wash-område tager mellem 14 og 43% af byttedyrene i vinterens løb i de foretrukne fourageringsområder (Goss-Custard 1977a). Davidson (1967) har beregnet, at Strandskaderne kan fjerne op til 50% af Hjertemuslingerne *Cardium edule* i de engelske overvintringsområder.

Med den høje predationsrate, der er på Tippetvaderne, er forudsætningen for sameksistensen af de 21 vadefuglearter, der udnytter vaderne som fourageringsbiotop under trækket, at fuglene reducerer den interspecifikke konkurrence ved at dele føderessourcerne imellem sig. Fladvandsområder har rent morfologisk en meget lav diversitet, og ofte er også faunaens diversitet lav, som det er tilfældet på Tippetvaderne. Opdelingen af ressourcerne mellem vadefuglene sker i både horisontalt og vertikalt plan, på grundlag af forskelle i fuglernes næb- og benlængde (Edington *et al.* 1973, Holmes & Pitelka 1968). Også den intraspecifikke konkurrence reduceres ofte på denne måde, idet hunnerne hos mange vadefuglearter er større end hannerne. Benlængden (længden af tarsen) bestemmer, i hvilke vanddybder fuglen kan fouragere, mens næblængden bestemmer, i hvilken dybde i sedimentet byttet kan nås. Separationen af fuglene øges tillige ved forskellige fourageringsmetoder. Således fouragerer nogle arter udelukkende på tørlagte vader, andre på de maximale vanddybder, som benlængden tillader, nogle samler fødeem-

nerne op fra overfladen, mens andre tager byttedyr nede i sedimentet.

Man må imidlertid tage i betragtning, at der på Tipperne foruden vadefugle også raster store mængder svømmeænder, hvoraf arter som Krikand *Anas crecca*, Gråand *Anas platyrhynchos*, Spidsand *Anas acuta* og Skeand *Anas clypeata* gerne tager fødeemner som Dyndsnegle *Hydrobia* eller Potamopyrgus og Slikkrebs *Corophium* foruden planteføde (Bauer & Glutz von Blotzheim 1968). Svømmeændernes antal på Tipperne er højest i august-oktober, hvor biomassen af bundfaunaen og den undersøiske vegetation er relativt høj, og vadefuglenes predation er forholdsvis lille (Tabel 7). Det må derfor antages, at vadefuglene og svømmeænderne ikke konkurrerer om den tilstedeværende fødemængde på Tippetvaderne.

Det er derimod muligt, at fødemængden virkelig er en begrænsende faktor for antallet af rastende vadefugle på Tipperne om foråret. I perioden marts til maj raster der tillige dagligt 1000-4000 Hættemåger *Larus ridibundus* på reservatet, og de tager i stor udstrækning *Nereis* og krebsdyr som *Corophium* som føde (Vernon 1972). I samme periode fjerner vadefuglene alene næsten to trediedele af den tilstedeværende bundfauna under deres fouragering (Tabel 7), og den resterende del af bundfaunaen må ganske givet være af ringere kvalitet, i hvert fald for en art som Lille Kobbersneppe. For når de Små Kobbersnepper under fourageringen efterhånden har fjernet de store eksemplarer af *Nereis* (Tabel 2, Fig. 6), giver de resterende mindre individer en lavere fødeindta-

Tabel 7. Bundfaunaens årsvariation på Tipperne og de tre hyppigste vadefuglearters predation på bundfaunaen.

Seasonal variation in the biomass of the bottom fauna in Tipperne, and the predation on the bottom fauna by the three most frequent waderspecies.

Periode <i>Period</i>	Bundfauna tørvægt pr. m ² <i>Bottom fauna</i> dry weight per m ²	Predation, % af bundfaunaen <i>Predation, % of the bottom fauna</i>				Total
		Lille Kobbersneppe <i>Limosa lapponica</i>	Alm. Ryle <i>Calidris alpina</i>	Klyde <i>Recurvir. avosetta</i>		
1975/76						
8. VI.-5. VII.	9,4 g	—	—	0,2	0,2	
6. VII.-2. VIII.	7,0 g	0,2	0,6	1,1	1,9	
3. VIII.-20. IX.	6,1 g	0,6	4,2	2,8	7,6	
21. IX.-1. XI.	5,7 g	—	5,0	1,0	6,0	
2. XI.-6. XII.	6,9 g	—	1,2	0,1	1,3	
7. XII.-6. III.	4,2 g	—	0,4	—	0,4	
7. III.-24. IV.	2,5 g	3,0	18,2	3,2	24,4	
25. IV.-29. V.	4,9 g	13,3	9,8	0,7	23,8	
Total		17,1	39,4	9,1	65,6	

gelse pr. tidsenhed (Goss-Custard 1977b). Fødemængden kan være yderligere begrænset i forår efter langvarigt isdække af vaderne, da vadefuglene er helt afhængige af den del af bundfaunaen, som overlever vinteren, eftersom den første nye generation af *Corophium* ikke kommer før sidst i maj, og den nye generation af *Nereis* først vokser op i løbet af eftersommeren (Petersen 1977). Enhver indskrænkning af det areal, der er tilgængeligt som fourageringsområde for fuglene - som det for tiden sker på Tipperne ved landtilvæksten af Opgrøden på ca. 4 ha årligt - vil øge fuglenes konkurrence om den tilgængelige fødemængde og mindske Tippetvaderens bæreevne som fourageringsbiotop.

Efterhånden som arealet af vådområderne i Danmark og det øvrige Nordvesteuropa indskrænkes, må man frygte, at sammentrængningen af vadefuglene på de resterende rasteplasser kan få konsekvenser for fuglenes overlevelse og ynglesucces, da de kan blive tvunget til at forlade rasteplasserne med utilstrækkelige fedtdepoter.

ENGLISH SUMMARY

Foraging of Waders *Charadrii* and their predation on the bottom fauna.

The paper deals with ecological aspects relating to the feeding of waders, such as types of food, feeding areas, peck rates and feeding rates, and an estimation of the predation on the bottom fauna by the waders is given.

The investigation was carried out during 1974-77 in the scientific reserve Tipperne in Ringkøbing Fjord, Western Jutland (55°53' N, 08°14' E). In May 1974, bottom samples were taken in the shallow waters around the peninsula, and bottom samples were taken on five fixed stations throughout one year (1975/76) (Fig. 1) at intervals of 1-3 months. Observations on the foraging waders were carried out in May 1976 from a hide, using a telescope (Fig. 1). 21 species of Waders rest or breed regularly in the reserve, but the observations were concentrated on the two most common species, Bar-tailed Godwit *Limosa lapponica* and Dunlin *Calidris alpina*. All birds in the reserve are counted daily by permanent observers.

The salinity in Ringkøbing Fjord fluctuates in the course of the year between c. 1 and 10 ‰, and the water-level in the study area fluctuates between 0 and 80 cm, depending on the force and direction of the wind. A total of 4.5 km of the shallow waters is available as feeding areas for waders, according to the water depth.

The bottom fauna is composed of only four species: *Nereis diversicolor*, *Oligochaeta* sp., *Potamo-pyrgus jenkinsi*, and *Corophium volutator*, of which *Nereis* and *Corophium* dominate (Fig. 2, 3, and 4, Table 1). The part of the area on which the waders mainly feed is shown in Fig. 5. According to Table 2, there is significantly less biomass in this part than elsewhere, which is due to the smaller average weight of individual *Nereis* (Fig. 6). This indicates that the Bar-tailed Godwits, which are very numerous in the reserve in May (Fig. 12), first take the big individuals of *Nereis*, which is in accordance with the theory of optimal foraging.

Direct observations on feeding Bar-tailed Godwits suggest that their main food was *Nereis*. The results of these observations are seen in Table 3. The reason for the differences in peck rates and feeding rates is probably that the Bar-tailed Godwit is able to alternate between using optic and tactile senses to localize the prey.

By observations of Dunlin it was only possible to measure the peck rate (Table 4), but an indirect attempt to determine the food items (Fig. 8) and the feeding rate was made. The indirect determination of food items was even made for the Avocet *Recurvirostra avosetta*, since this is the third commonest wader on Tipperne (Fig. 9).

By counts of the birds every half hour, their activities were registered, and the result is found in Table 5 and Figs. 10 and 11. It was during these observations stated that the birds continued to feed during the night.

The predation of the waders on the bottom fauna is estimated for Bar-tailed Godwit, Dunlin, and Avocet, which altogether make up about 90% of the total number of wader days on Tipperne (Fig. 12, 13, and 14). The predation is calculated in two ways: partly from theoretical considerations of the metabolism of the birds, and partly from the direct observations in the present investigation. The metabolism of the birds is estimated as the existence energy, EE_t (kcal per day by temperature t) multiplied by a factor 2, as the caloric need of an adult, active bird is about $1.4 \times EE_t$, and the assimilation efficiency of the mentioned food items is about 70%. The caloric value of the species of the bottom fauna is about 4 kcal per g dry weight (Table 6, line 1-5). The observations on Bar-tailed Godwits revealed that the average feeding rate of this species is 6.5 fooditems per minute. The food items are almost exclusively *Nereis* more than 2 cm long of a mean weight of 10 mg dry weight. As the Bar-tailed Godwit uses 66% of the day for feeding, they may consume 62.3 g dry weight per day according to these calculations (Table 6, line 6).

The result of the latter method is about 60% higher than values calculated according to the first method. But as observations were carried out in May, just before the migration of the birds to the breeding areas in North Siberia, it is likely that the birds consume more food than 'normal' in this period in order to build up fat reserves.

The yearly predation from the waders is estimated in Table 7 on basis of the daily intake per bird and the total number of bird days throughout the year. The discussion concludes that the relative high predation rate from the waders possibly makes food scarce and probably a limiting factor in spring, and strategies to reduce the interspecific competition in habitats with a very low diversity is discussed.

LITTERATUR

- Bauer, K. M. und U. N. Glutz von Blotzheim 1968: Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Band 2. Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt am Main.
- Bengtson, S. A. and B. Svensson 1968: Feeding habits of *Calidris alpina* L. and *Calidris minuta* Leisl. (Aves) in relation to the distribution of marine shore invertebrates. - *Oikos* 19: 152-157.
- Burton, P. J. K. 1974: Feeding and the feeding apparatus in waders. - Trustees of The British Museum (Natural History), London.
- Davidson, P. E. 1967: A study of the Oystercatcher *Haematopus ostralegus* in relation to the fishery for Cockles *Cardium edule* in the Burry Inlet, South Wales. - Ministry of Agriculture, Fisheries and Food. Fishery Investigations, series II, vol. XXV, no. 7.
- Davidson, P. E. 1971: Some foods taken by waders in Morecombe Bay, Lancashire. - *Bird Study* 18: 177-186.
- Eades, R. A. and J. D. Okill 1977: Weight changes of Dunlins on Dee Estuary in may. - *Bird Study* 24: 62-63.
- Edington, J. M., P. J. Morgan and R. A. Morgan 1973: Feeding patterns of wading birds on the Gann Flat and river estuary at Dale. - *Fld. Stud.* 3: 783-800.
- Ehlert, W. 1964: Zur Ökologie und Biologie der Ernährung einiger Limikolenarten. - *J. Orn.* 105: 1-53.
- Evans, R. R. and P. C. Smith 1975: Studies of shorebirds at Lindisfarne, Northumberland. 2. Fat and pectoral muscle as indicators of body condition in the Bar-tailed Godwit. - *Wildfowl* 26: 64-76.
- Glutz von Blotzheim, U. N., K. M. Bauer und E. Bezzel 1975: Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Band 6. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- Glutz von Blotzheim, U. N., K. M. Bauer und E. Bezzel 1977: Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Band 7. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- Goss-Custard, J. D. 1969: The winter feeding ecology of the Redshank, *Tringa totanus*. - *Ibis* III: 338-356.
- Goss-Custard, J. D. 1970a: The responses of Redshank *Tringa totanus* to spatial variations in the density of their prey. - *J. Anim. Ecol.* 39: 91-113.
- Goss-Custard, J. D. 1970b: Feeding dispersion in some overwintering wading birds. I Crook, J. H. (ed.): Social behaviour in Birds and Mammals. London.
- Goss-Custard, J. D. 1976: Variation in the dispersion of Redshank *Tringa totanus* on their winter feeding grounds. - *Ibis* 118: 257-263.
- Goss-Custard, J. D. 1977a: The ecology of the Wash III. Density-related behaviour and the possible effects of a loss of feeding grounds on wading birds *Charadrii*. - *J. Appl. Ecol.* 14: 721-739.
- Goss-Custard, J. D. 1977b: Optimal foraging and the size selection of warms by Redshank *Tringa totanus* in the field. - *Anim. Behav.* 25: 10-29.
- Graveson, P. 1972: Plant communities of salt-marsh origin at Tipperne, Western Jutland. - *Bot. Tidsskr.* 67: 1-32.
- Höfmann, H. und H. Hoerschelmann 1969: Nahrungsuntersuchungen bei Limikolen durch Mageninhaltsanalysen. - *Corax* 3: 7-22.
- Holme, N. A. and A. D. McIntyre (ed.) 1971: Methods for the study of Marine Benthos. - IBP Handbook no. 16, Blackwell Scientific Publications, Oxford and Edingburgh.
- Holmes, R. T. and F. A. Pitelka 1968: Food overlap among coexisting sandpipers on Northern Alaska tundra. - *Syst. Zool.* 17: 305-318.
- Krebs, C. J. 1972: Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance. Harper and Row, New York.
- Krebs, J. R., J. T. Erichsen, M. I. Webber and E. L. Charnov 1977: Optimal prey selection in the Great Tit *Parus major*. - *Anim. Behav.* 25: 30-38.
- Lange, G. 1968: Über Nahrung, Nahrungsaufnahme und Verdauungstrakt mitteleuropäischer Limikolen. - *Beitr. Vogelkd.* 13: 225-334.
- Lind, H. 1957: Territorial opførsel hos Vibe *Vanellus vanellus* L. om efteråret. - *Dansk Orn. Foren. Tidsskr.* 51: 22-29.
- Lind, H. 1965: Parental feeding in the Oystercatcher *Haematopus o. ostralegus* (L.). - *Dansk Orn. Foren. Tidsskr.* 59: 1-31.
- Madsen, J. 1978: Tipperne. Årsrapport over observationer 1976. - Fredningsstyrelsen.
- Møller, H. S. 1975: Danish salt-marsh communities of breeding birds in relation to different types of management. - *Ornis Scand.* 6: 125-133.
- Møller, H. S. 1978: Redehabitatvalget hos Vibe *Vanellus vanellus* L., Stor Kobbersnepe *Limosa limosa* L., Rødben *Tringa totanus* L. og Brushane *Philomachus pugnax* L. på reservatet Tipperne, Vestjylland. - Specialrapport ved Zoologisk Museum, IV. afd., Københavns Universitet.
- Petersen, B. D. 1977: Fladvandets bundfauna og vadefuglenes fouragering på reservatet Tipperne. - Specialrapport ved Zoologisk Laboratorium, Københavns Universitet.
- Ricklefs, R. E. 1973: Ecology. Nelson, London.
- Siegel, S. 1956: Nonparametric statistics for the behavioral sciences. McGraw-Hill Book Company, Inc. New York.

- Simpson, G. G., A. Roe and R. C. Lewontin 1960: Quantitative Zoology. Harcourt, Brace & World, Inc. New York.
- Smith, P. C. and P. R. Evans 1973: Studies of shore-birds at Lindisfarne Northumberland. 1. Feeding ecology and behaviour of the Bar-tailed Godwit. - *Wildfowl* 24: 135-149.
- Vernon, J. D. R. 1972: Feeding habitats and food of

- the Black-headed and Common Gulls. - *Bird Study* 19: 173-186.
- Wiens, J. A. and G. S. Innis 1974: Estimation of energy flow in bird communities: A population bioenergetics model. - *Ecology* 55: 730-746.
- Winberg, G. G. 1971: Methods for the estimation of production of aquatic animals. - Academic Press.

Manuskriptet modtaget 11. april 1979

Forfatterens adresse:
Sønderbyvej 11, Møgeltønder, 6270 Tønder



Sandløberflok med en Sortgrå Ryle på Blåvandshuk, december 1979. Foto: Lars Gundersen.
Flock of Sanderlings and one Purple Sandpiper at Blåvandshuk.