

Waarnemingen bij een gemeenschappelijke slaappleaats van Regenwulpen *Numenius phaeopus* en Wulpen *N. arquata*

Jacques Van Impe

Observations at a collective roost in Whimbrel *Numenius phaeopus* and Curlew *N. arquata*.

Abstract

During the spring of four consecutive years 1988-1991, the time of arrival and the activity among Whimbrel and Curlew were quantitatively and comparatively investigated at a collective roost situated on a man-made deposit on the left bank of the river Scheldt near Antwerp. The roost differed from the familiar Whimbrel roosts and consisted of an artificial lake surrounded by a large uncovered sandflat.

Both species could clearly be separated in time (Table 1, Figure 2), activity (Figure 3) and space, because Whimbrels preferably rested in the swallow water and Curlews on the sandflats. The first arrived later and displayed much more activity before nightfall. Even though this could be due to a higher degree of photosensitivity in the Whimbrel, it has to be taken into account that body conditions and hormonal levels of these species probably were different at the time of investigation. Whimbrels were examined during their spring migration after a long daytrip which may have started in the Vendée (Western France), whereas all, or most of the Curlews, were non-breeding birds.

Jacques Van Impe, Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen, Vautierstraat 29, B-1040 Brussel

Inleiding

Het gezamenlijk overnachten van Regenwulpen *Numenius phaeopus* is een sinds geruime tijd gekend fenomeen, dat in West-Europa vooral beschreven is in heidegebieden tijdens de voorjaarstrek (Voet 1965, 1983; Kumari 1977, van Dijk et al. 1977, Glutz von Blotzheim et al. 1977, van Dijk 1979, Meeus et al. 1985). Vaak worden deze slaappleaatsen ook door Wulpen *N. arquata* bezocht (o.m. Voet 1983), hetgeen voor de waarnemer een unieke gelegenheid schept om de periode van aankomst en gedrag van deze nauwverwante soorten met elkaar te vergelijken.

Vogelsoorten reageren op de licht-donker wisseling, de dominante "tijdgever" (Zeitgeber) van hun bioritme, zeer verschillend; sommige zijn voor deze wisselingen heel wat gevoeliger dan andere (Aschoff & Wever 1962, Lofts & Murton 1968, Follett & Davies 1975). De eerstgenoemde auteurs vonden hierbij een aantal standvastige regels, die later door veel onderzoekers bevestigd werden (o.m. Dedek 1978, Meischner 1979c, Stephan 1983). Zowel voor de algemene kennis der soorten als voor de opheldering van vragen omtrent hun ecologie en hun bioritme zijn deze regels van groot belang.

Het bijgaande onderzoek beoogt aankomst en gedrag van beide wulpen op een gemeenschappelijke slaappleaats tijdens het voorjaar kwantitatief en vergelijkend te onderzoeken. Tevens is gepoogd een evaluatie te maken van het verscheiden gedrag dat bij beide soorten werd waargenomen.

Materiaal en methoden

Het onderzoeksgebied is gelegen te Antwerpen-Linkeroever (51° 13'N en 4° 13' O) en bestond uit een ondiepe plas (6,5 à 11,5 ha), gesitueerd te midden van een 104 ha groot spuitveld. Deze plas was omgeven door brede,

zandige en kale randen; dichte velden van uitsluitend overjarige Zeeaster *Aster tripolium* strekten zich uit op een afstand van 60 à 150 m van de waterrand.

Waarnemingen over de aankomst van beide soorten (n = 40) vonden regelmatig plaats in de periode 13 april - 15 mei 1988 - 1991. Vanaf één uur voor zonsondergang (t = 0) tot zolang de zichtbaarheid het toeliet, met name tot ca. 35 minuten na zonsondergang, werd telkens het aantal invallende vogels per periode van vijf minuten opgetekend. Hun aantal is nadien per tijdsklasse procentueel gecumuleerd tot hun eindgetal, dat op 100 % werd gesteld. Ten einde het aantalsverloop van beide wulpen statistisch te onderzoeken, zijn alleen avonden in berekening gebracht waarbij min. 60 ex. van elke soort op het einde van de waarneming aanwezig waren (n = 29). Om te weten of nog vogels aankwamen na de grens van zichtbaarheid, werd acht maal gedurende de morgen die volgde op een avondtelling, het aantal wulpen herteld. Hieruit volgde dat maar een kleine fractie Regenwulpen (max. 2 %) en geen Wulpen de avond voordien onopgemerkt bleven. De grens van 35 minuten na zonsondergang leek daarom een betrouwbare limiet. Bij elke telling werden ook temperatuur, windkracht en -richting, alsook graad van bewolking genoteerd. De waarnemingen gebeurden onder verschillende weersomstandigheden; in hun geheel genomen bleken deze van geen invloed op het tijdstip van aankomst of het gedrag van beide soorten.

Tijdens acht heldere avonden werden bijkomende waarnemingen verzameld over de activiteit van beide wulpen na hun aankomst. Door gebrek aan tijd kon deze alleen maar worden ingedeeld over drie brede klassen:

- 1) actief bewegen (voedselzoeken, lopen, conflictgedrag)
- 2) vederpoetsen
- 3) rusten of slapen.

Bij een groot aantal vogels is hun gemiddelde activiteit in elke klasse per perioden van 10 minuten procentueel berekend tegenover het tijdstip van zonsondergang.

Resultaten

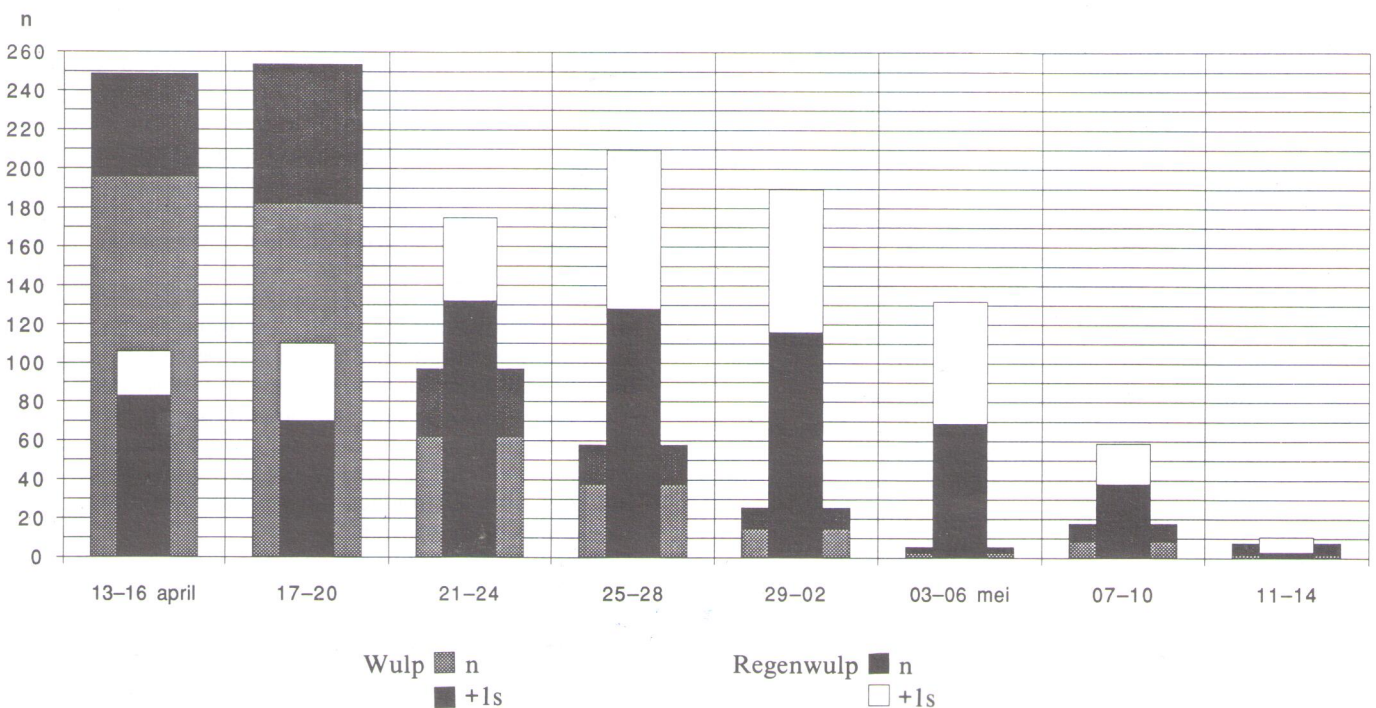
Aantallen overnachtende vogels

In de periode november-maart overnachtten 400 à 650 Wulpen in het gebied. Tegen midden april bleven er nog gemiddeld een 200-tal over. Nadien daalde hun aantal in versneld tempo (Figuur 1), zodat er na de eerste meidagen nog gemiddeld amper 10 ex. overbleven.

Afgezien van één vroege voorjaarsdatum (16 maart 1990), verschenen de eerste Regenwulpen vanaf 10 april. Een stijging in de tweede decade van april leidde tot een maximum in de derde decade en de eerste meidagen. Reeds vanaf 3 tot 6 mei vond een scherpe daling plaats en na 10 mei waren nog maar enkele vogels aanwezig. De aanzienlijke standaardafwijkingen van de gemiddelden per vierdaagse periode dienen verklaard te worden door de uiteenlopende data van de jaarlijks waargenomen piekaantallen: 22 april in 1988 met 131 ex.; 29 april in 1990 en 1991 met resp. 105 en 245 ex. en 2 mei in 1989 met 89 ex.

Aankomst op de slaappleaats

De Regenwulpen arriveerden opvallend later op de slaappleaats dan Wulpen (Figuur 2). Het maximaal onderscheid tussen de gecumuleerde aantallen invallende vogels van beide soorten situeerde zich tussen 15 en 5 minuten vóór zonsondergang, met verschillen van 49 à 51 % tegenover hun respectievelijk eindaantal. Beide curven in deze figuur onderscheiden zich zeer significant (test van Kolmogorov - Smirnov, tweezijdig, $D = 0,51$; $P < 0,001$). Tabel 1 geeft de periode van 9 minuten aan waarin de helft van het aantal overnachters van beide soorten was aangekomen. Op een totaal van 29 waarnemingen viel deze periode bij de Wulp slechts voor twee avonden (6,9 %) na zonsondergang, bij de Regenwulp voor 19 avonden (65,5 %).



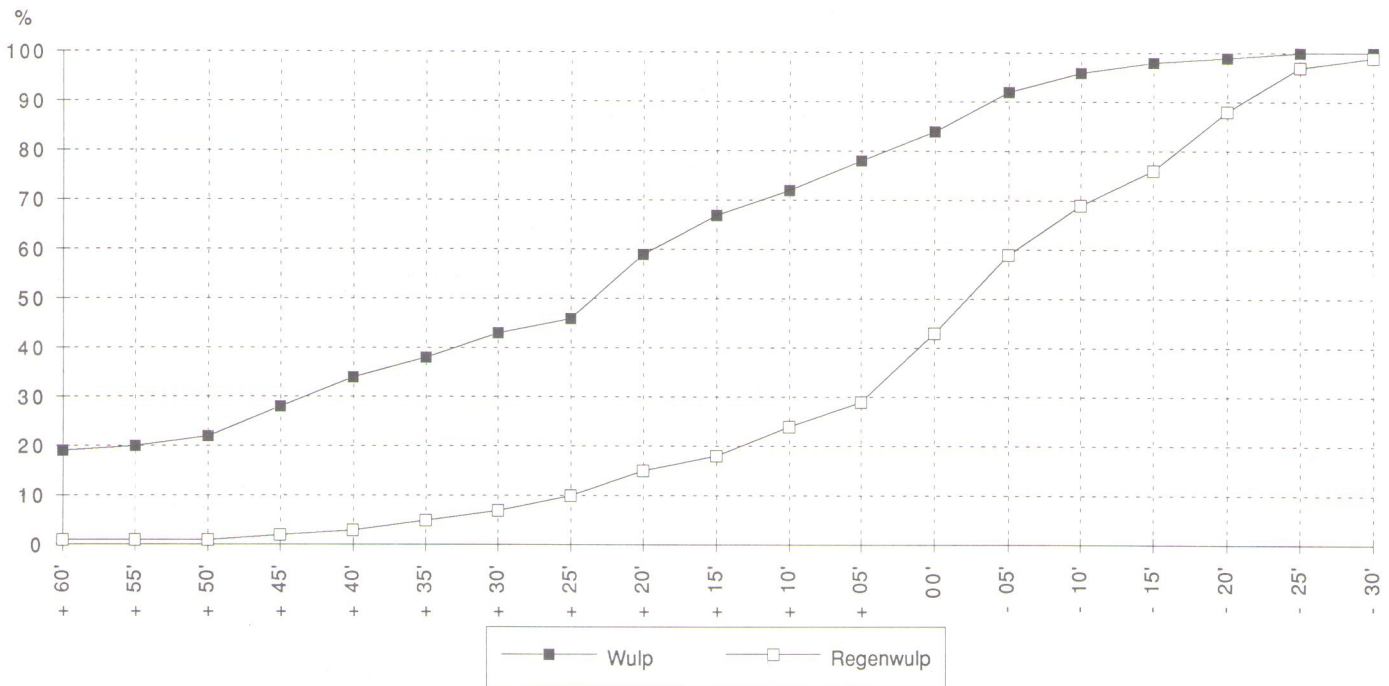
Figuur 1: Gemiddeld aantal (+ 1 standaardafwijking) Regenwulpen *Numenius phaeopus* (■ □) en Wulpen *N. arquata* (■ ■) op de slaappleaats van Antwerpen-Linkeroever. Voorjaar 1988 - 1991, 4-daagse perioden, n waarnemingen = 40.

Figure 1: Mean number (+ 1 standard deviation) of Whimbrels *N. phaeopus* (■ □) and of Curlews *N. arquata* (■ ■) present at the roost of Antwerp-Linkeroever (the left bank of the river Scheldt). Spring 1988 - 1991, 4-day periods, n observations = 40.

Periode aankomst Period arrival	Regenwulp Whimbrel		Wulp Curlew	
	n avonden evenings	%	n avonden evenings	%
>+ 60'			2	6,9
+ 59' / + 50'			1	3,4
+ 49' / + 40'			4	13,8
+ 39' / + 30'			2	6,9
+ 29' / + 20'			10	34,5
+ 19' / + 10'	3	10,3	4	13,8
+ 9' / 0	7	24,1	4	13,8
- 1' / - 10'	12	41,4	2	6,9
- 11' / - 20'	7	24,1		
n	29	99,9	29	100,0

Tabel 1. Perioden van aankomst van de helft van het aantal overnachtende Regenwulpen *Numenius phaeopus* en Wulpen *N. arquata* op de slaappleaats van Antwerpen-Linkeroever, voorjaar 1988 - 1991 (n waarnemingen = 29). Perioden uitgedrukt in minuten ten opzichte van zonsondergang ($t = 0$).

Table 1. Arrival periods of half the number of Whimbrels *N. phaeopus* and Curlews *N. arquata* roosting at Antwerp-Linkeroever (the left bank of the river Scheldt), spring 1988 - 1991 (n observations = 29). Periods expressed in minutes with reference to sunset ($t = 0$).



Figuur 2. Tijdstip van aankomst van Regenwulpen *Numenius phaeopus* (□) en Wulpen *N. arquata* (■) op de slaappleats, uitgedrukt in cumulatieve percentages per perioden van 5 minuten ten opzichte van zonsondergang ($t = 0$), n waarnemingen = 29.

Figure 2. Time of arrival in Whimbrels *N. phaeopus* (□) and Curlews *N. arquata* (■) at the roost, expressed in cumulative percentages on time spans of 5 minutes with reference to sunset ($t = 0$), n observations = 29.

Gedrag na de aankomst

Eens neergestreken, vertoonden de Regenwulpen veel meer activiteit dan Wulpen. Van 10 tot 20 minuten na zonsondergang namen slechts 49 % van de onderzochte Regenwulpen een rust- of slaaphouding aan (Figuur 3C); maar bij de Wulp bedroeg dit aandeel toen reeds 95 %. Tijdens dezelfde periode waren 24 % van de Regenwulpen nog actief in beweging (Figuur 3A), tegenover slechts 1 % bij de Wulp. Ook het vederpoetsen was gedurende het hele verloop van de waarneming heel wat intenser bij Regenwulp dan bij Wulp (Figuur 3B). Dit gedrag werd blijkbaar bij de Regenwulp bevorderd doordat deze, in tegenstelling tot de Wulp, bij voorkeur in het ondiepe water pleisterde om daar grondig het verenkleed te poetsen. Bij de laatste waarnemingen, even voor het invallen van de duisternis, vertoefde het merendeel van de Regenwulpen steeds in het water; Wulpen rustten bij voorkeur op het brede slik en zelfs tussen de voorste randen van de gordel Zeeaster. Beide soorten waren op deze gemeenschappelijke slaappleats dus niet alleen in tijd maar ook in ruimte goed van elkaar gescheiden. Zelfs bij menggroepen van rustende vogels bleef een homogene verspreiding uit. De Regenwulp vertoefde bijzonder talrijk in de buitenste rand en de Wulp in het centrum van zulke groepen.

Discussie

A. Beschrijving van de slaappleats en fenologie van de voorjaarstrek bij de Regenwulp

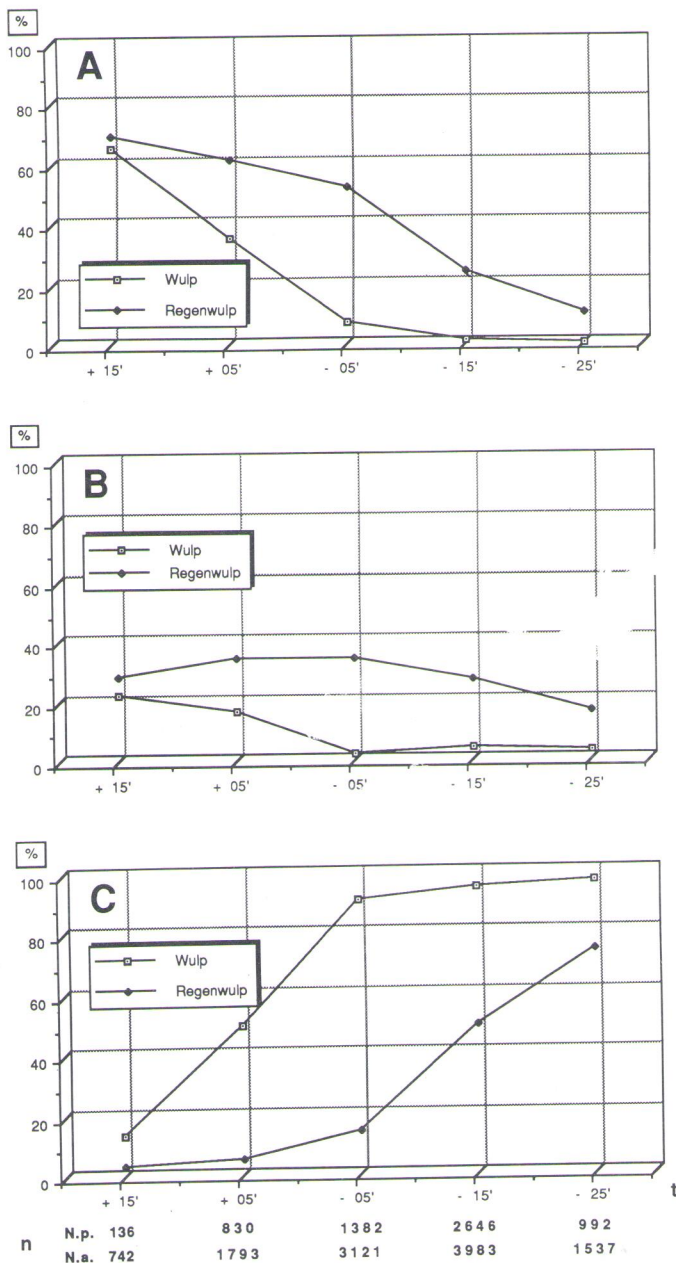
Het geregeld overnachten van Regenwulpen op kale vlakten, in dit geval op opgespoten terreinen, werd in de literatuur nauwelijks beschreven. De soort overnacht immers meestal in vochtige heidevelden. Toch hoeft deze vaststelling ons niet te verwonderen, vermits aan de kust kleine aantallen de nacht kunnen doorbrengen op

het strand (Grootaers in Voet 1965 en 1983). Ook in heidegebieden kunnen bij uitzondering droge, volledig kaalgebrande vlakten als slaappleats verkozen worden (Voet 1983).

Het aantal overnachtende Regenwulpen was op Linkeroever te klein om nauwkeurig te toetsen aan de eerder vastgestelde voorjaarsfenologie van deze soort (zie van Dijk 1979, van Dijk et al. 1977, Voet 1983). Toch komen onze gegevens grotendeels overeen. In dit patroon past ook de aanzienlijke spreiding tussen de onderzoeksjaren betreffende de aankomst van de eerste trekkers en het bereiken van de maximum-aantallen. Deze laatste zijn vergelijkbaar met de vaststellingen tijdens de simultaantellingen in de periode 1976 tot 1980, toen de maxima tussen 22 en 30 april lagen (Voet 1983). De oorzaak van deze variatie ligt waarschijnlijk in de overwinteringsgebieden. Het vertrek van de Regenwulp aan de Banc d'Arguin (Mauretanië) heeft veel te maken met de zomeractiviteit van haar voornaamste prooi, de Wenkkrab *Uca tangeri*. Wanneer een nieuwe maancyclus ongunstig valt, kan dit het begin van de activiteit van de prooi negatief beïnvloeden. Daardoor zal de toename van vet bij de Regenwulp, noodzakelijk voor de lange trektocht, uitgesteld worden en het vertrek naar het Noorden later vallen (Zwarts 1990).

B. Herkomst van de invallende Regenwulpen

Het totaal aantal in Noord-West-Afrika overwinterende Regenwulpen wordt geschat op 100.000; van dit aantal overwinteren ongeveer 16.000 vogels op de Banc d'Arguin (Engelmoer et al. 1984, Zwarts 1990). Het zuiden van de Vendée (West-Frankrijk) herbergt tijdens het gehele verloop van de voorjaarstrek eveneens 100.000 vogels (Fournier in Blanchon et al. 1984, Trolliet 1985) en is dan ook een onmisbaar tussenstation. Tussen Afrika en Noord-België komt buiten de Vendée geen belangrijke pleisterplaats van de Regenwulp meer voor. Te Antwerpen-Linkeroever kwamen de hoog aange-



Figuur 3. Gemiddelde activiteit (%) van Regenwulpen *Numenius phaeopus* (■) en Wulpen *N. arquata* (□) op de slaappleats per perioden van 10 minuten ten opzichte van zonsondergang ($t = 0$).

- A. Voedselzoeken, lopen, conflictgedrag.
- B. Vederschikken.
- C. Rusten, slapen.

Figure 3. Mean activity (%) in Whimbrels *N. phaeopus* (■) and Curlews *N. arquata* (□) on the roost during time spans of 10 minutes with reference to sunset ($t = 0$).

- A. Foraging, running, conflict behaviour.
- B. Preening.
- C. Resting, sleeping.

vlogen Regenwulpen steeds uit zuidwestelijke richting. De ligging van de slaappleats, in de zuidwestelijke hoek van het gehele spuitvelden-complex, sloot daarom uit dat de vogels afkomstig zouden zijn van spuitvelden of polders uit de nabije omgeving. Er bestond trouwens ook geen merkbaar verband tussen het aantal overnachters en het aantal overdag aanwezige vogels in de omliggende gebieden. Dit aantal was immers minimaal

zolang de periode van slaapvluchten aanhield. Na 15 mei echter, wanneer de slaappleats haar belang verloren had, lag het aantal pleisteraars in de omgeving tijdens alle onderzoeksjaren hoger (10 à 25 ex.) dan tijdens de periode van slaaptrek (zie ook Voet 1983). Vanaf toen werden ook overdag regelmatig vluchten trekkende Regenwulpen (5-15 ex.) waargenomen. Dit alles maakt de veronderstelling aannemelijk dat de invallende vogels van de slaappleats echte trekkers zijn. Nederlands onderzoek (Zwarts 1990, Zwarts et al. 1990) suggereert dat vele Regenwulpen de afstand tussen de Banc d'Arguin en de estuaria in N.W.-Europa in één vlucht overbruggen, d.i. 4300 km langs de grootcirkelroute. Toch mogen wij een rechtstreekse route uit de heel wat dichtere gelegen Vendée (670 km) niet uitsluiten. Volgens Blanchon et al. (1984) worden de slaappleatsen aldaar opgezocht door pleisterende Regenwulpen die vooral in het Poitevin-moeras foerageren. De duur van hun verblijf is niet gekend, maar hun piekperiode (18.000 ex. tussen 20 en 25 april) komt goed overeen met deze in België. Met een daglengte van 14 à 14.30 uur tussen 20 en 25 april, zouden de Regenwulpen de afstand van 670 km kunnen afleggen tegen een gemiddelde snelheid van 46-48 km/u, hetgeen een aanvaardbare veronderstelling lijkt. Volgens Piersma en Jukema (1990) ontwikkelen Rosse Grutto's *Limosa lapponica* tussen Mauretanië en de Nederlandse estuaria een vliegsnelheid van 57 km/u, die met rugwind kan oplopen tot 75 km/u.

C. Activiteit van Regenwulp en Wulp bij de lichtdonker wisseling

Zoals ook vastgesteld door Voet (1983), arriveerden Regenwulpen gemiddeld later op de slaappleats dan Wulpen en bovendien bleven zij langer actief in de schemering. Ook ochtendwaarnemingen wezen op een vroeger vertrek van de Regenwulp. Alhoewel het vertrek van de slaappleats bij onvoldoende zichtbaarheid nogal chaotisch verliep, bestonden elke morgen de laatste tientallen achterblijvers uitsluitend uit Wulpen.

Door het later op rust gaan en het vroeger ontwaken mag besloten worden dat de Regenwulp een hogere graad van "lichtontvankelijkheid" (terminologie bij Aschoff & Wever (1962)) vertoonde dan de Wulp. Het zou echter voorbarig zijn deze vaststelling uit te breiden door de Regenwulp als algemeen lichtgevoeliger te bestempelen. Zulk besluit zou immers gestaafd moeten worden door waarnemingen, verzameld over een uitgebreid deel van de jaarcyclus. De eerder kleine aantallen Regenwulpen aanwezig op de slaappleats van Linkeroever tijdens het najaar (10 - 30 ex.) maakten dit onderzoek onmogelijk. In elk geval moet de lichaamsconditie van beide soorten tijdens de loop van het onderzoek in het voorjaar erg verschillend zijn geweest. De Regenwulp was hier immers op weg naar verder gelegen broedplaatsen, wat bij de Wulpen vermoedelijk niet het geval was. Deze laatste arriveren immers op de meest noordelijk gelegen broedplaatsen van Noorwegen rond midden april (Glutz von Blotzheim et al. 1977), zodat een meerderheid, of misschien alle Wulpen waargenomen tijdens dit onderzoek, overzomerende niet-broedvogels waren.

Bij warmbloedige dieren worden periodisch optredende veranderingen, zoals trek, beïnvloed door het zenuwstelsel en het endocrien systeem (Merkel 1958, Meischner 1979a). Aschoff (1979) en Meischner (1979b en d) onderstrepen hierbij vooral het belang van diverse hormoonspiegels op hun 24 uur-ritme. Alhoewel de

uitwerking van het endocrien systeem op de voorjaars-trek voor het ogenblik niet goed beschreven is (Bluhm 1988), zijn er toch duidelijke invloeden vastgesteld van de bijnier- en de schildklierhormonen op deze trek (Assenmacher et al. 1975, John en George 1978). Het hoger vermelde onderscheid tussen Regenwulpen op voorjaars-trek, met een lange dagtocht achter zich, en Wulpen, overwegend of uitsluitend bestaande uit over-zomeraars, is om deze reden belangrijk. Naar vermoed kan worden is dit verschil in lichaamsconditie te ingrijpend, om de Regenwulp op basis van onze waarnemingen lichtgevoeliger dan de Wulp te bestem-pelen.

Samenvatting

Gedurende de voorjaarsperiode 1988 - 1991 werd de aankomst en het gedrag van Regenwulpen en Wulpen op een gemeenschappelijke slaappleats op een spuitveld te Antwerpen-Linkeroever quantitatief en vergelijkend onderzocht. De beschrijving van de slaappleats bestond uit een grote, onbegroeide zandvlakte die een waterplas omgaf en stemde niet overeen met deze van de gebruikelijke slaappleatsen van de Regenwulp.

Beide soorten onderscheiden zich door hun tijdstip van aankomst (Tabel 1, Figuur 2) en hun graad van activiteit voor het invallen van de nacht (Figuur 3). Op de slaappleats waren zij ook ruimtelijk van elkaar gescheiden, omdat de Regenwulpen bij voorkeur in het ondiepe water rustten en de Wulpen op de zandvlakte. De latere aankomst en de hogere graad van activiteit van de Regenwulp suggereert dat deze soort lichtgevoeliger zou zijn dan de Wulp. Deze bevinding mag echter niet veralgemeend worden, omdat de lichaamsconditie en in het bijzonder de hormoonspiegels bij beide soorten erg verschilden onder de omstandigheden van het onderzoek. De Regenwulp was op voorjaars-trek en had een lange dagtocht, waarschijnlijk afkomstig vanaf de Vendée (West-Frankrijk), achter zich. Daar-tegenover waren de meeste of alle Wulpen niet broedende vogels.

Dankwoord

Ir. A. Van Doninck (Dolso, Sint-Niklaas) was zo vriendelijk ons de toelating te geven om de slaappleats te bezoeken en Ing. G. Van der Krieken was behulpzaam bij de tekening van de figuren, waarvoor onze oprechte dank.

Literatuur

Aschoff J., 1979. Circadian rhythms: Influences of internal and external factors on the period measured in constant conditions. *Z. Tierpsychol.* 49: 225-245.
 Aschoff J., R. Wever, 1962. Beginn und Ende der täglichen Aktivität freilebender Vögel. *J. Orn.* 103: 2-27.
 Assenmacher I., H. Astier, J.Y. Daniel, M. Jallageas, 1975. Experimental studies on the annual cycles of thyroid and adrenocortical functions in relation to the reproductive cycle of drakes. *J. Physiol.* 70: 507-520.

Blanchon J.-J., P. Dubois, M. Métais, 1984. La migration pré-nuptiale de trois espèces de Limicoles dans le marais poitevin (Sud Vendée). *Alauda* 52: 204-220.
 Bluhm C.K., 1988. Temporal patterns of pair formation and reproduction in annual cycles and associated endocrinology in waterfowl. *Curr. Ornithol.* 5: 123-186.
 Dedek H., 1978. Beginn und Ende der täglichen Aktivität der Nebelkrähe (*Corvus corone cornix* L.) in Rothenburg/Oberlausitz. *Abh. u. Ber. Naturkde Mus. Görlitz* 52, n° 12.
 Engelmoer M., T. Piersma, W. Altenburg, R. Mes, 1984. The Banc d'Arguin (Mauritania). In: P.R. Evans, J.D. Goss-Custard, W.G. Hale (eds.) *Coastal waders and wildfowl in winter*: 293-310. Cambridge University Press, Cambridge.
 Follett B.K., D.T. Davies, 1975. Photoperiodicity and the neuroendocrine control of reproduction in birds. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 35: 199-224.
 Glutz von Blotzheim U.N., K.M. Bauer, E. Bezzel, 1977. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Band 7 Charadriiformes (2. Teil). Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
 John T.M., J.C. George, 1978. Circulating levels of thyroxine (T₄) and triiodothyronine (T₃) in the migratory Canada Geese. *Physiol Zool.* 51: 361-370.
 Kumari E., 1977. *Der Regenbrachvogel*. Die Neue Brehm-Bücherei, A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.
 Lofts B., R.K. Murton, 1968. Photoperiodic and physiological adaptations regulating avian breeding cycles and their ecological significance. *J. Zool.* 155: 327-394.
 Meeus H., J. Van Dooren, H. Voet, 1985. Het afstoten van maagbinnenbekledingen bij Regenwulpen *Numenius phaeopus*. *Wielewaal* 51: 305-309.
 Meischner I., 1979a. Die zeitliche Struktur der Aktivität (Eine experimentelle Untersuchung an Erlenzeisigen, *Carduelis spinus* L.). Teil I: Literaturübersicht zu ausgewählten Fragen der Aktivitätsperiodik. *Zool. Jb. Anat.* 102: 79-112.
 Meischner I., 1979b. idem. Teil II: Eigene Experimente (I): Problemstellung und Methodik. Der Parameter Aktivitätsmenge in tages- und jahresperiodischer Sicht. *Zool. Jb. Anat.* 102: 187-224.
 Meischner I., 1979c. idem. Teil III: Untersuchungen zur Phasenlage. *Zool. Jb. Anat.* 102: 269-281.
 Meischner I., 1979d. idem. Teil IV: Tages- und Jahresperiodik der Aktivitätsmuster. *Zool. Jb. Anat.* 102: 437-478.
 Merkel F.W., 1958. Untersuchungen über tages- und jahresperiodische Änderungen im Energiehaushalt gekäftiger Zugvögel. *Z. vgl. Physiol.* 41: 154-178.
 Piersma T., J. Jukema, 1990. Budgeting the flight of a long-distance migrant: changes in nutrient reserve levels of Bar-tailed Godwits at successive spring staging sites. *Ardea* 78: 315-337.
 Stephan B., 1983. Zur circadianen Rhythmik der Amsel (*Turdus merula* L.) (Aves, Passeriformes, Turdidae). *Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden* 38: 215-227.
 Trolliet B., 1985. The spring occurrence of Whimbrel (*Numenius p. phaeopus*) in Vendée. *Wader Study Group Bull.* 45: 7.
 van Dijk A.J., 1979. Onderzoek naar het voorkomen van de Regenwulp - *Numenius phaeopus* - in Nederland. *Watervogels* 4: 7-13.
 van Dijk A.J., H. van Vugt, H. Voet, 1977. Onderzoek naar de Regenwulp in Nederland en België. *Vogeljaar* 25: 89-91.
 Voet H., 1965. Merkwaardige slaapvluchten van Regenwulpen (*Numenius phaeopus*) op trek. *Giervalk* 55: 16-25.
 Voet H., 1983. Het voorkomen van de Regenwulp, *Numenius phaeopus*, op de slaappleatsen in België tijdens de voorjaars-trek *Giervalk-Gerfaut* 73: 313-339.
 Zwarts L., 1990. Increased prey availability drives pre-migration hyperphagia in Whimbrels and allows them to leave the Banc d'Arguin, Mauritania, in time. *Ardea* 78: 279-300.
 Zwarts L., B.J. Ens, M. Kersten, T. Piersma, 1990. Moulting, mass and flight range of waders ready to take off for long-distance migrations. *Ardea* 78: 339-364.