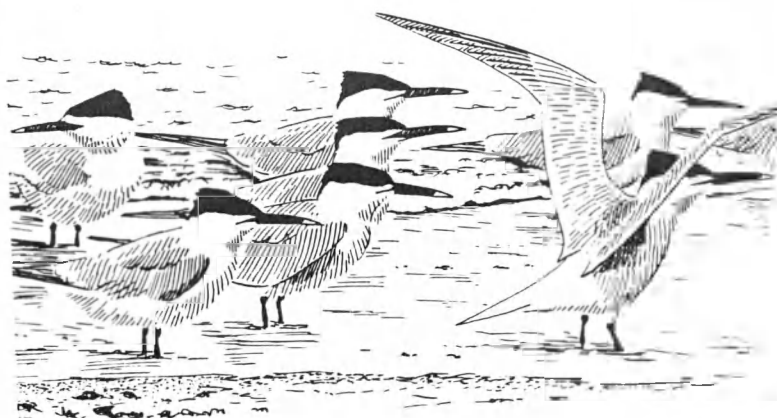


Voedseleecologie van de grote stern
(*Sterna sandvicensis*): onderzoek
ter ondersteuning van een
populatie-dynamisch model

E.W.M. Stienen & A. Brenninkmeijer

ibn-dlo



VLIZ (vzw)

VLAAMS INSTITUUT VOOR DE ZEE

FLANDERS MARINE INSTITUTE

Oostende - Belgium

18389

Voedseleecologie van de grote stern (*Sterna sandvicensis*): onderzoek ter ondersteuning van een populatie-dynamisch model

E.W.M. Stienen & A. Brenninkmeijer

IBN-rapport 120

Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN-DLO)
Wageningen

ISSN: 0928-6888
1994

Dit rapport is tot stand gekomen in opdracht van het Rijksinstituut voor Kust en Zee (RIKZ) in het kader van het project WSV*SYSTEEM (Contractnummer DG-512).

Projectbegeleiding: J.H.M. Schobben, P.L. Meininger en H.J.M. Baptist (RIKZ).

INHOUD

VOORWOORD	5
1 ALGEMENE INLEIDING	7
2 EFFECT VAN VOEDSELSAMENSTELLING EN -HOEVEELHEID OP DE GROEI EN DE OVERLEVING VAN KUIKENS	9
2.1 Inleiding	9
2.2 Materiaal en methode	10
2.3 Resultaten	13
2.3.1 Toepassing statistiek	13
2.3.2 Aanvoer	14
2.3.3 Lengte van de prooien	17
2.3.4 Massa en energie van de prooien	19
2.3.5 Groei van de kuikens	22
2.3.6 Kolonievverschillen	31
2.3.7 Individuele protocollen	31
2.4 Discussie	32
2.5 Conclusies	46
2.6 Aanbevelingen voor verder onderzoek	47
3 INVLOED VAN HET DOORZICHT VAN HET WATER OP DE FOERAGEERMOGELIJKHEDEN VAN OVERWINTERENDE STERNS	48
3.1 Inleiding	48
3.1.1 Het onderzoek	48
3.1.2 De expeditie	49
3.2 Materiaal en methode	49
3.3 Resultaten	53
3.4 Discussie	64
3.5 Conclusies	70
3.6 Aanbevelingen voor verder onderzoek	71
4 TELEMETRISCHE BEPALING VAN HET FOERAGEERGEBIED ROND GRIEND	72
4.1 Introductie	72
4.2 Materiaal en methode	72
4.3 Resultaten	73
4.4 Discussie	80

4.5	Conclusies	82
4.6	Aanbevelingen voor verder onderzoek	82
	Dankwoord	83
	Literatuur	84
	Samenvatting	91
	Summary	93
	Tabellen	

VOORWOORD

In 1992 heeft het Rijksinstituut voor Kust en Zee (RIKZ) (voorheen Dienst Getijdewateren) van Rijkswaterstaat aan het DLO-Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN-DLO), Wageningen, de opdracht gegeven enkele voedseleecologische aspecten van de grote stern te kwantificeren. De opdracht valt binnen het kader van het project WSV*SYSTEEM van het RIKZ, waarin het aandragen van parameters ten behoeve van een populatie-dynamisch model van enkele indicator-soorten centraal staat. De grote stern wordt binnen dit project beschouwd als een van de indicator-soorten voor de kwaliteit van het mariene milieu.

Het aantalsverloop van de in Nederland broedende grote sterns vertoont grote fluctuaties tijdens de twintigste eeuw. Na de laatste ineenstorting aan het einde van de jaren zestig heeft de populatie zich slechts langzaam hersteld. Sinds 1980 blijft het aantal broedparen min of meer stabiel op ongeveer een derde van het aantal van vóór de ineenstorting. De centrale vraag in dit rapport is dan ook: "Wat zijn de oorzaken voor het langzame en onvolledige herstel van de populatie na de laatste ineenstorting?".

De auteurs geven aan, dat een belangrijke oorzaak moet worden gezocht in de voedselbeschikbaarheid tijdens de kuikenfase. De voedselaanvoer naar de kuikens was in 1992 en 1993 lager dan in de periode 1966-1970, toen de populatie nog wel groeide. Vooral in 1992 was de voedselaanvoer extreem laag.

Potentiële oorzaken voor de verlaagde voedselaanvoer zijn een verandering van foerageergebied, een afname in het doorzicht van het water en een verminderde prooidichtheid. Het onderhavige rapport laat echter zien, dat het foerageergebied van de grote sterns op Griend nauwelijks veranderd is. Waarschijnlijk werkt de prooidichtheid in de foerageergebieden van de sterns beperkend op de voedselaanvoer. Maar ook een veranderde helderheid van het water en een daarmee gepaard gaande verandering van het foerageersucces is een mogelijke oorzaak van de lage voedselaanvoer.

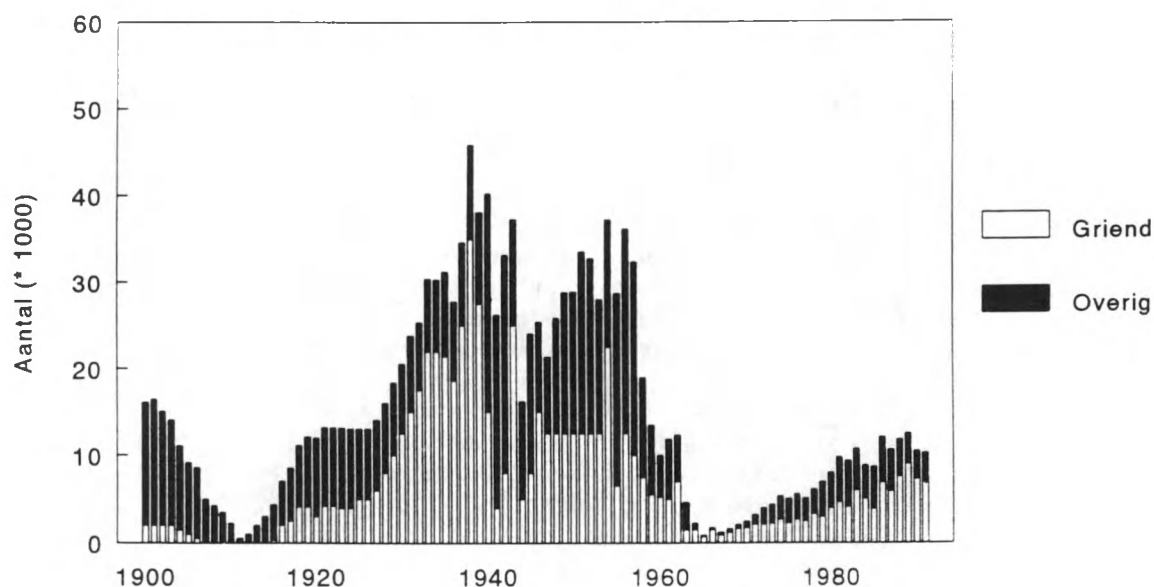
Een aanzienlijk deel van het voedsel dat bestemd is voor de kuikens, wordt geroofd door kokmeeuwen. Maar de toename van het aantal op Griend broedende kokmeeuwen noch de veranderde aantalsverhouding kokmeeuw/grote stern ten gunste van de kokmeeuw hebben invloed gehad op de mate van kleptoparasitisme door de kokmeeuw.

Voorts wordt in dit rapport de invloed van wind op de overlevingskansen van de kuikens gekwantificeerd. Met het voorgestelde overlevingsmodel kan het te ontwikkelen populatie-dynamische model worden gecorrigeerd voor natuurlijke invloeden van wind.

dr. J. Veen
hoofd afdeling Dierecologie

1 ALGEMENE INLEIDING

Het aantalsverloop van de in Nederland broedende grote stern *Sterna sandvicensis* vertoont grote fluctuaties tijdens de twintigste eeuw (Breninkmeijer & Stienen 1992a) (figuur 1). Tot drie maal toe veroorzaakte menselijk ingrijpen (met name eierroverij, het schieten van adulte vogels en vergiftiging met chloorkoolwaterstoffen) het ineenstorten van de populatie. Na de laatste ineenstorting aan het eind van de jaren zestig heeft de populatie zich slechts langzaam hersteld in vergelijking met eerdere herstelperiodes. Sinds 1980 blijft het aantal broedparen min of meer stabiel op ongeveer een derde van het aantal van voor de ineenstorting. Het aantalsverloop van de populatie op Griend (waarop het onderhavige onderzoek grotendeels is gebaseerd) loopt in hoofdlijnen parallel aan het verloop van de Nederlandse populatie (figuur 1).



Figuur 1. Het verloop van het aantal broedparen van de grote stern op Griend en in de rest van Nederland.

Voor verschillende soorten die gekozen zijn als indicator-soort van een bepaald milieu, ontwikkelt het RIKZ een populatie-dynamisch model. De grote stern is gekozen als een indicator-soort voor de kwaliteit van het mariene milieu. In het te ontwikkelen model wordt het aantalsverloop van deze soort vooral gerelateerd aan antropogene stress-factoren. Een belangrijk hiaat in dit model is de oorzaak van het langzame herstel van de populatie na de vergiftiging in de jaren zestig en de stabilisatie van de aantallen na 1980 op een relatief laag niveau.

Potentiële oorzaken voor het langzame en onvolledige herstel van de populatie moeten gezocht worden in de reproductie en de mortaliteit van deze soort. Ook migratie naar andere gebieden kan een rol spelen. Het feit, dat de grote stern een zeer gespecialiseerde viseter is (in de broedperiode eet deze soort bijna uitsluitend haring, sprot, zandspiering en smelt), maakt deze soort extreem gevoelig voor veranderingen in de beschikbaarheid van een van deze vissoorten. In de laatste decennia is het herhaaldelijk voorgekomen, dat zeevogelpopulaties zijn gedecimeerd als gevolg van de ineenstorting van de vispopulatie ter plaatse. Vaak was het de achteruitgang van slechts één vissoort die de afname van de populatie veroorzaakte (o.a. Furness 1982, 1989, Ewins 1985, Jakobsson 1985, Springer *et al.* 1986, Hamre 1988, Vader *et al.* 1990, Anker-Nilssen & Barrett 1991, Danchin 1992, Monaghan *et al.* 1989, 1992, Hamer *et al.* 1991, 1993). In eerste instantie is de nadruk van het onderzoek dan ook gelegd op voedselécologische aspecten in relatie tot de reproductie van de grote stern. Het onderzoek is in 1992-1994 uitgevoerd door het IBN-DLO en heeft voornamelijk plaatsgevonden op Griend, waar de belangrijkste kolonie van de grote stern is gevestigd. Daarnaast is een gedeelte van het onderzoek uitgevoerd in Guinée-Bissau, een belangrijke overwinteringsplaats van grote sterns en andere soorten.

In hoofdstuk 2 worden eventuele veranderingen in het voedselaanbod voor de kuikens in 1992-1993 ten opzichte van de periode 1966-1970 besproken. Verder worden in dit hoofdstuk de eventuele gevolgen van de enorme toename van het aantal broedende kokmeeuwen *Larus ridibundus*, de voornaamste kleptoparasiet van de grote stern, op Griend besproken. Bij een toenemende verhouding kokmeeuw/grote stern zal de visroof waarschijnlijk toenemen (Veen 1977). Om het te ontwikkelen model te kunnen corrigeren voor natuurlijke invloeden van wind, wordt de invloed van deze parameter op de overleving van de kuikens gekwantificeerd.

De oorzaak van een eventuele verandering in voedselaanbod moet niet alleen gezocht worden in een lage voedseldichtheid, maar tevens in een lage voedselbeschikbaarheid. Een mogelijke oorzaak van een verminderde voedselbeschikbaarheid is een afname van het doorzicht van het water. In hoofdstuk 3 wordt daartoe het verband tussen het doorzicht van het water en het vissucces van sterns besproken.

In het vierde hoofdstuk wordt nagegaan of er een verandering van foerageergebied heeft plaatsgevonden. Zo'n verandering kan betekenen, dat de foerageertijd van de sterns is toegenomen of dat ze genooddaakt zijn om hun voedsel op een andere, mogelijk minder gunstige, plek te halen.

2 EFFECT VAN VOEDSELSAMENSTELLING EN HOEEVEELHEID OP DE GROEI EN DE OVERLEVING VAN KUIKENS

2.1 Inleiding

De samenstelling van het voedsel en de hoeveelheid voedsel bestemd voor kuikens van de grote stern op Griend aan het einde van de jaren zestig en het begin van de jaren zeventig is goed gedocumenteerd door Veen (1977). Door zijn werk zijn we in staat om de voedselsituatie in 1992 en 1993 te vergelijken met de situatie aan het einde van de jaren zestig en het begin van de jaren zeventig. In de periode 1966-1970 nam de populatie jaarlijks toe, terwijl de aantallen na 1980 min of meer constant blijven. Een verandering in de voedselsituatie ten opzichte van de periode 1966-1970 zou een verklaring kunnen geven voor de stabilisatie van de populatiegroei vanaf de jaren tachtig.

Verder wordt in dit hoofdstuk getracht om de invloed van enkele abiotische en biotische factoren te kwantificeren, teneinde ze bruikbaar te maken voor een populatie-dynamisch model. Het is algemeen bekend, dat in periodes met storm de voedselopname van de kuikens sterk vermindert. Ook kan een hoge mortaliteit onder de kuikens optreden, wanneer een storm meerdere dagen aanhoudt (Tinbergen 1932, Rooth 1958, 1965, Beijersbergen 1976). Veen (1977) liet zien, dat in zulke periodes niet alleen de aanvoer van prooien laag is, maar ook de roof door kokmeeuwen relatief hoog is. In het onderhavige hoofdstuk wordt getracht een nauwkeurige beschrijving te geven van de invloed van wind op de verschillende aspecten van de voedselaanvoer. Tevens wordt geprobeerd om met behulp van een modelmatige benadering te komen tot een voorspelling van de leeftijdsspecifieke kuikenmortaliteit onder invloed van wind.

De invloed van tijdstip van de dag en getij op de voedselaanvoer zijn wel onderzocht (Geschiere 1993, Van Beers & Habraken 1993), maar worden in dit hoofdstuk niet besproken omdat ze van weinig belang worden geacht voor het te ontwikkelen model. De broedperiode van grote sterns duurt ongeveer vier weken. In deze periode is de gehele getijcyclus tweemaal doorlopen, zodat alle getijfasen evenredig zijn vertegenwoordigd. Voor het tijdstip van de dag geldt, dat getracht is de kuikens van 's morgens 4:30 uur tot 's avonds 22:30 uur te volgen, zodat ieder uur evenredig vertegenwoordigd is.

Er is in het verleden veel discussie gevoerd over het feit of in de buurt broedende kokmeeuwen nadelig zijn voor sterns (Van den Assem 1954, Rooth 1958, 1960, 1965, Schenk 1959, 1960). Veen (1977) toonde aan, dat grote sterns juist de nabijheid van kokmeeuwen opzoeken. Volgens deze auteur wegen de voordelen van het broeden naast kokmeeuwen (verjagen van luchtpredatoren en een bufferende werking tegen grondpredatoren) op tegen de nadelen (ei- en kuikenpredatie en kleptoparasitisme). Hij geeft echter ook aan, dat bij een toenemende verhouding kokmeeuw/grote stern

de visroof waarschijnlijk zal toenemen. In 1992 en 1993 bedroeg de verhouding kokmeeuw/grote stern respectievelijk 3,2 en 2,1, terwijl in de periode 1966-1970 deze verhouding varieerde van 0,5 in 1966 tot 2,4 in 1970. Maar vooral het aantal broedende kokmeeuwen is gestegen van 700 in 1966 naar 21.000 in 1992, waarna het aantal weer afnam naar 16.000 in 1993. In dit rapport wordt nagegaan in welke mate deze toename invloed heeft gehad op de roverij door de kokmeeuwen en de overleving van de kuikens van de grote stern.

2.2 Materiaal en methode

Studiegebied

De studie is uitgevoerd op Griend, een klein onbewoond eiland in het midden van het Nederlandse Waddengebied. Het huidige Griend is een restant van een veel groter eiland (800 ha), dat tot het einde van de achttiende eeuw bewoond is geweest door de mens (Brouwer *et al.* 1950, Veen & Van de Kam 1988, Janssen *et al.* 1994). In 1987 en 1988 is een grootscheepse reconstructie uitgevoerd, omdat het eiland verloren dreigde te gaan in zee. Ten noorden en ten westen van het eiland is een 2500 m lange dijk aangelegd, waardoor het eiland met 19 ha is vergroot tot 35 ha (Veen & Van de Kam 1988, Essink & Bosch 1993). Via natuurlijke processen van erosie en afzetting is het potentiële broedgebied verder vergroot tot 57 ha in 1994 (Brenninkmeijer & Stienen 1994b).

Griend herbergt een aanzienlijk deel van de Nederlandse visdieven *Sterna hirundo*, noordse sterns *S. paradisaea*, grote sterns en kokmeeuwen. Tegenwoordig broedt ongeveer 75% van de Nederlandse grote sterns op Griend. Ook op Europees niveau (15% van de populatie) heeft de kolonie grote sterns op Griend een belangrijk aandeel (Brenninkmeijer & Stienen 1992a, Stienen & Brenninkmeijer 1992, Veen 1994).

Protocollen

Vanaf het moment van uitkomen van de eieren tot aan het uitvliegen van de jongen werd de prooiconsumptie van 5-15 kuikens per geobserveerde kolonie bestudeerd. De kuikens werden van ongeveer 4:30 uur tot 22:30 uur met een verrekijker (vergroting tot 10 x) of met het blote oog geobserveerd vanuit een schuiltent die op enkele meters van de kolonie was geplaatst. In 1992 werden de kuikens gevolgd in één kolonie (waar de eerste eieren uitkwamen tijdens de laatste dagen van mei) en in 1993 in twee kolonies (kolonie 6, waar de eerste eieren uitkwamen tijdens de laatste dagen van mei, en kolonie 8, waar de eerste eieren eind juni uitkwamen). Om de kuikens individueel te kunnen herkennen, werden deze meteen na het uitkomen geringd en gekleurmerkt. Om te voorkomen, dat de kuikens voor het uitvliegen de kolonie zouden verlaten, werd een groep met synchroon gelegde eieren (in 1992 ongeveer 200 nesten en in 1993 ongeveer 75 nesten per geobserveerde kolonie) omrasterd met geplastificeerd kippegaas. Deze enclosures hadden geen negatieve effecten op het gedrag van de kuikens, ouders of luchtpredatoren (Brenninkmeijer & Stienen 1995). Er is getracht om iedere dag zoveel mogelijk dezelfde kuikens te volgen.

Het lot van de aangevoerde vissen is in drie verschillende categorieën ingedeeld, namelijk: *eten* (wanneer de prooi daadwerkelijk werd gegeten door het kuiken), *roof* (wanneer de prooi werd geroofd door een kokmeeuw) en *anders* (wanneer het zeker was, dat de prooi niet door het kuiken was gegeten, maar onzeker of de ouder dan wel een kokmeeuw de prooi had gegeten en ook wanneer de prooi door een ouder, een andere grote stern, of een rover anders dan een kokmeeuw was gegeten). In de categorie *anders* vielen ook de vissen die door het kuiken geweigerd werden of die het kuiken op de grond liet vallen. De prooien werden onderverdeeld in drie gemakkelijk te onderscheiden soortklassen, namelijk: haring/sprot (verder in dit hoofdstuk clupeiden genoemd), zandspiering/smelt (verder in dit hoofdstuk ammodytidae genoemd) en andere prooi-soorten (met name bot *Platichthys flesus*, puitaal *Zoarces viviparus*, kabeljauw *Gadus morhua*, inktvis *Loligo spec.* en grondels *Gobius spp.*). De lengte van de aangebrachte vissen werd geschat in vierden van de snavellengte van de oudervogel (gemiddelde snavellengte SL = 54,6 mm, s.d. = 2,3 mm, N = 93). Het schatten van de prooilengte werd per observator gekalibreerd, door prooivissen van verschillende soort en lengte in de snavel van een opgezette grote stern te houden. Dit verhoogde de nauwkeurigheid sterk. Een geoefende waarnemer maakte een schattingsfout van ongeveer 0,25 SL.

Voor berekeningen waarbij gebruik werd gemaakt van het aantal of de massa van de aangebrachte prooien, zijn de gegevens onderverdeeld in dagen. In 1992 zijn hiervoor alleen kuikens die langer dan 6 uur per dag zijn waargenomen en in 1993 alleen kuikens die langer dan 9 uur per dag zijn gevolgd, meegenomen in de berekeningen. Deze gegevens zijn vervolgens geëxtrapoleerd naar waarnemingen van 18 uur per dag. Voor de berekeningen waarbij gebruik is gemaakt van de lengte van de aangebrachte vissen, zijn de gegevens onderverdeeld in uren. Alleen wanneer kuikens meer dan drie kwartier per uur zijn gevolgd, zijn de gegevens opgenomen in de berekeningen.

Groei van de kuikens

Zowel binnen als buiten de enclosures is een groot aantal kuikens meteen na het uitkomen geringd. De kuikens werden (indien de weersomstandigheden gunstig waren) iedere drie dagen gewogen met een elektronische weegschaal of pesola (± 1 g). Met behulp van lineaire interpolatie werd de dagelijkse gewichtstoename van individuele kuikens berekend (alleen wanneer een kuiken binnen 4 dagen na de laatste meting is teruggevangen).

Voor de berekening van een algemene groeicurve zijn alleen de gewichten gebruikt van kuikens die hoogst waarschijnlijk zijn uitgevlogen (i.e. kuikens die in ieder geval 150 g zijn geworden). Met behulp van een non-lineaire regressiemethode is een logistische vergelijking (Ricklefs 1967) gefit door de gewichten van de kuikens (M , g) in relatie tot hun leeftijd (t , dagen) met behulp van de volgende formule (waarbij één lijn is gefit door alle gewichten):

$$M_{EXP} = \frac{M_t}{1 + a * e^{-b * t}} \quad (1)$$

Waarin: M_{exp} = leeftijdsspecifiek gewicht, M_t = het asymptotisch gewicht; a = constante zodat het reflectiepunt op $t = 0$ ligt als $b = 1$, en b = logistische groeicoëfficiënt.

Deze vergelijking is gebruikt als referentielijn voor het gewicht van een kuiken op een bepaalde leeftijd. Een kuiken, dat volgens deze lijn groeit, wordt verondersteld vliegvlug te worden. De individuele afwijking van deze referentielijn is gebruikt, om iets te kunnen zeggen over de conditie van het kuiken op de dag van meten. Wanneer de massa van een kuiken onder de referentielijn ligt, is de conditie van dit kuiken negatief en heeft het extra energie nodig om weer op gewicht te komen. Een leeftijdsspecifieke conditie-index (CI_t , %) is berekend via het verschil in verwachte massa (M_{exp} , vergelijking 1) en gemeten massa (M_t , g) met behulp van de volgende formule:

$$CI_t = \frac{M_t - M_{exp}}{M_{exp}} * 100\% \quad (2)$$

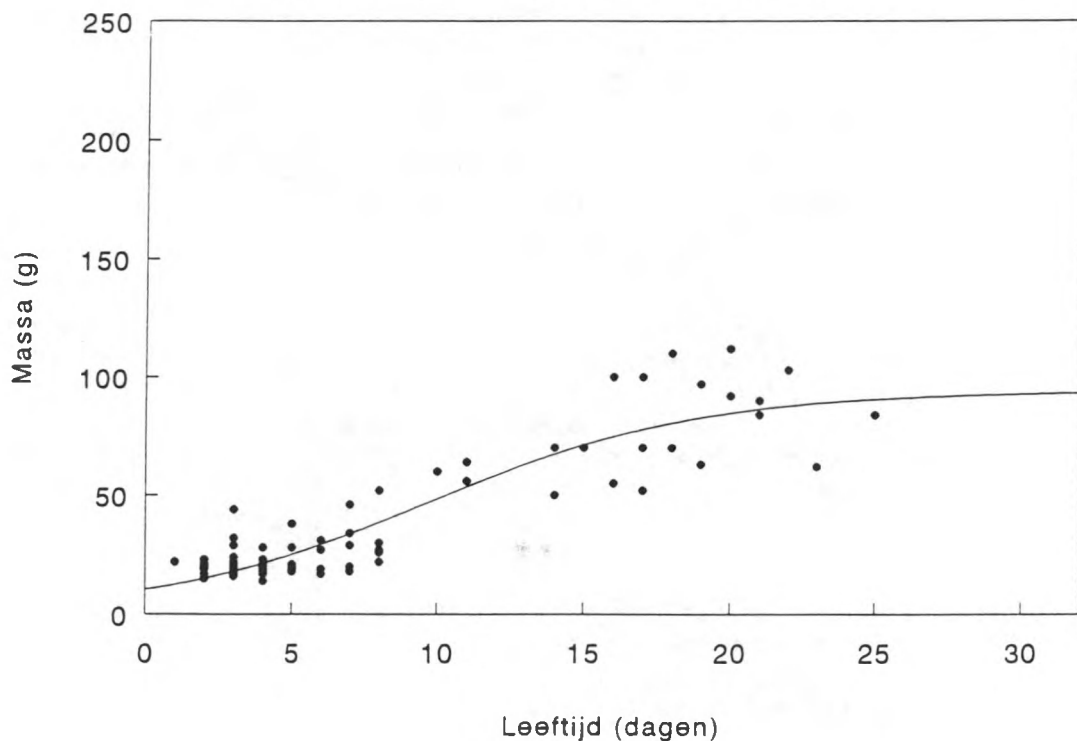
Om een uitspraak te kunnen doen over het minimumgewicht van een kuiken van een bepaalde leeftijd, is uitgegaan van de gewichten van vers dood gevonden kuikens (i.e. minder dan twee dagen dood) van bekende leeftijd. Hierbij wordt verondersteld, dat deze kuikens allemaal door verhongering zijn gestorven, hetgeen zeer waarschijnlijk is, omdat alle sterfgewichten ver beneden de verwachte massa (M_{exp} , vergelijking 1) liggen (figuur 2). Voor de berekening van het leeftijdsspecifieke sterfgewicht (M_{min} , g) is een logistische curve gefit door de gewichten van vers dood gevonden kuikens resulterend in de volgende vergelijking (figuur 2):

$$M_{min} = \frac{94}{1 + 8,04 * e^{-0,215 * t}} \quad (3)$$

Statistiek

Alle statistische bewerkingen zijn uitgevoerd met behulp van het programma SPSS/PC + , versie 4.0. Bij vrijwel alle toetsen is een betrouwbaarheids-grens van 0,05 aangehouden. Behalve bij de multiële-regressiemethode, waar de SPSS standaardgrens van 0,1 is aangehouden.

Bij toepassing van Scheffé-toetsen en multiële regressies is eerst een variantie-analyse uitgevoerd (F-test). Alvorens gebruik is gemaakt van Scheffé-toetsen is met behulp van de Barlett's test getoetst op heterogeniteit van de gegevens.



Figuur 2. Relatie tussen de leeftijd (dagen) en de massa (g) van dood gevonden kuikens ($N = 108$, $R^2 = 0,85$).

2.3 Resultaten

2.3.1 Toepassing statistiek

In dit hoofdstuk worden steeds eerst de verhoudingen van de verschillende prooi-soorten en het gemiddeld aantal aangevoerde of geroofde prooien per kolonie gegeven. Bij de gemiddelde waarden is steeds de standaard deviatie vermeld. Deze zijn berekend over het naar 1 dag (18 uur) geëxtrapoleerde aantal prooien per kuiken. Deze geëxtrapoleerde getallen (N/kuiken/dag) worden eveneens gebruikt in de toegepaste multi-pele regressies. De regressies zijn uitgevoerd met de werkelijke leeftijden van de kuikens en niet met de, in de figuren getoonde, leeftijdscategorieën. In alle gevallen is de regressie uitgevoerd via achterwaartse analyse, waarbij steeds de factoren leeftijd, het logaritme van leeftijd, windsnelheid, het kwadraat van windsnelheid, kolonie en jaar als verklarende factoren werden opgegeven. In de tabellen zijn alleen de factoren opgenomen die significant bijdragen aan het verklaren van de afhankelijke parameter. De toetsen zijn steeds in twee stappen uitgevoerd. Eerst is getoetst of er in 1993 een effect van kolonie is, door het kolonienummer in het model op te nemen (jaar wordt dan niet meegenomen). Daarna is, ongeacht of er een effect van kolonie was, getoetst of het jaar van invloed was, door het jaar in het model op te nemen (kolonienummer wordt dan niet meegenomen).

Multipale regressies die betrekking hebben op de roverij door kokmeeuwen, betreffen altijd het geëxtrapoleerde aantal geroofde prooien per dag en dus niet de procentuele roof. Multipale regressies die betrekking hebben op de lengte van de prooien, betreffen altijd het totale aantal prooien, waardoor het aantal vrijheidsgraden aanzienlijk groter is dan regressies die betrekking hebben op de aanvoer of het lot van de prooien. Ook wanneer de resultaten roofpercentages of niet-gegeten percentages betreffen, zijn deze berekend aan de hand van het totaal aan aangevoerde prooien en dus niet aan de hand van geëxtrapoleerde getallen.

In sommige gevallen worden verderop in dit hoofdstuk ook andere factoren (als uitkomstvolgorde en conditie) aan het regressie-model toegevoegd. In deze gevallen is uitgegaan van een nul-model met alle significante factoren (zie boven) en zijn vervolgens stapsgewijs de nieuwe factoren toegevoegd. Alleen wanneer deze nieuwe factoren significant bijdragen aan het model, zijn ze in de tabellen opgenomen. In zulke gevallen en in gevallen van afwijkende methodiek zal de gevolgde methode duidelijk worden omschreven.

Toetsen die betrekking hebben op de groei van de kuikens, gaan uit van leeftijdscategorieën (waarbij leeftijdscategorie 1 = 0-4 dagen oud; 2 = 5-9 dagen oud; enz.). De gevolgde methode voor de berekening van groei en windsnelheid zullen in zulke gevallen duidelijk worden omschreven.

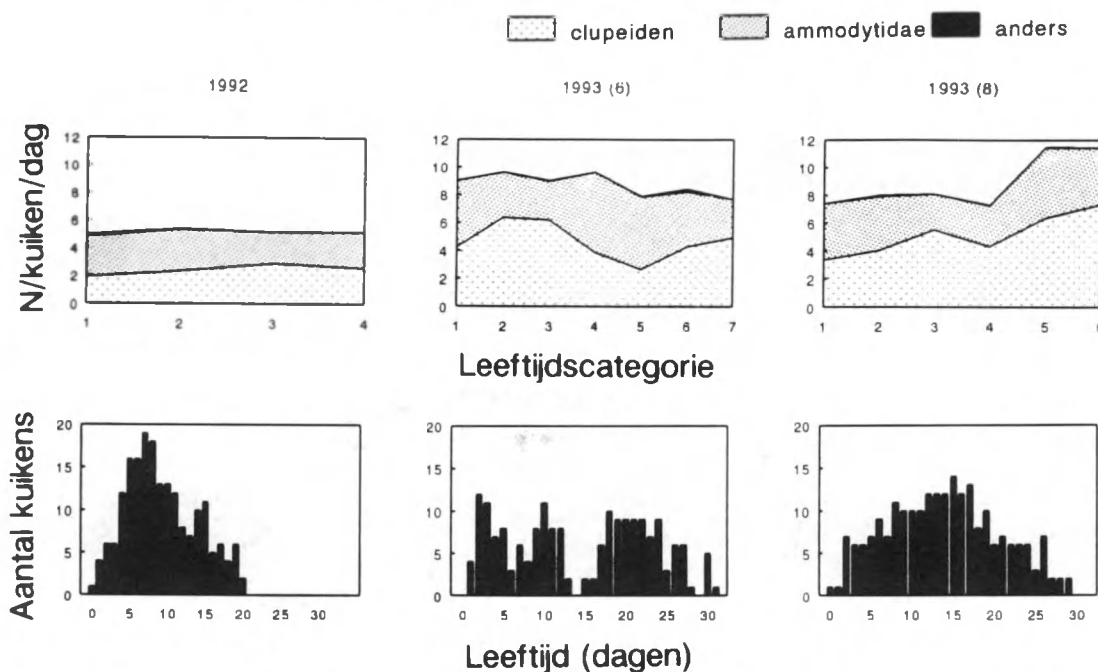
2.3.2 Aanvoer

Het voor de kuikens bestemde voedsel bestond in 1992-1993 voor 99,3-99,7% uit clupeiden en ammodytidae (N = 208, 186 en 225 in respectievelijk 1992, 1993 in kolonie 6 en 1993 in kolonie 8). Omdat minder dan 1% uit andere vissoorten bestond, zijn deze in de rest van dit hoofdstuk buiten beschouwing gelaten. Het aandeel clupeiden varieerde van 47,0-58,5% en het aandeel ammodytidae van 41,1-52,3%. Het gemiddeld aantal aangebrachte prooien per kuiken per dag was in 1992 significant kleiner dan in de twee kolonies in 1993 (1992: 5,19 2,91, N = 208; 1993, kolonie 6: 8,85 3,81, N = 186; 1993, kolonie 8: 8,51 4,01, N = 225) (Scheffé-test, $F = 63,6$, $P < 0,05$).

Aangezien de kuikens niet in alle kolonies even lang zijn gevolgd, is het zinvol om de samenstelling en het lot van de aangevoerde prooien onder te verdelen in leeftijdscategorieën. Als we vervolgens naar het aantal aangebrachte prooien gaan kijken, zien we aanzienlijke verschillen tussen de kolonies (figuur 3).

In de eerste plaats valt het enorme verschil op in het aantal aangebrachte prooien tussen 1992 en de twee kolonies in 1993 (figuur 3). Dit verschil is significant voor vrijwel alle leeftijdscategorieën (Scheffé-test, $F = 5,76-23,12$, $P < 0,05$) (voor N zie figuur 3). Alleen het aantal aangebrachte prooien in de eerste vijf levensdagen van de kuikens in 1993 in kolonie 8 verschilt niet significant van 1992 (Scheffé-test, n.s.).

In 1992 bleef het aantal aangebrachte prooien vrijwel constant (ongeveer 5 prooien per kuiken per dag) tot de kuikens 20 dagen oud waren (figuur 3). Daarna zijn er geen betrouwbare waarnemingen meer gedaan. In 1993

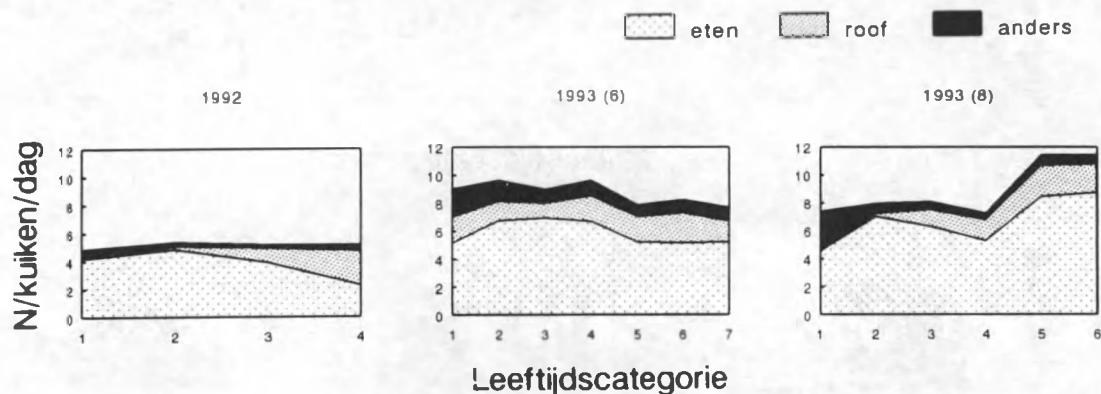


Figuur 3. Aanvoer van clupeiden, ammodytidae en andere prooien (N/kuiken/dag) in de verschillende kolonies in relatie tot de leeftijd van de kuikens (Bovenste figuren: leeftijdscategorie 1 = 0-4 dagen oud; 2 = 5-9 dagen oud; enz.). Het aantal kuikens dat per leeftijd is gevolgd, is weergegeven in de onderste figuren. Let op de verschillen in x-as.

bleef in kolonie 6 het aantal aangebrachte prooien gelijk (ongeveer 9 prooien per kuiken per dag) tot de kuikens 20 dagen oud waren, waarna een daling in het aantal aangebrachte prooien tot ongeveer 8 prooien per kuiken per dag te zien is. In kolonie 8 (1993) is het beeld juist omgekeerd. In de eerste 20 dagen ligt het aantal aangebrachte prooien per kuiken per dag op ongeveer 8, waarna een stijging naar ongeveer 11 prooien per dag te zien is. Het verschil tussen de twee kolonies in 1993 lijkt in verband te staan met de windsnelheid. In de laatste dagen voor het uitvliegen van de kuikens in kolonie 6 nam de windsnelheid toe. Ook in de eerste weken na het uitkomen van de eieren in kolonie 8 woei het relatief hard, waarna de wind in de laatste dagen voor het uitvliegen van de kuikens weer afnam. Om te corrigeren voor eventuele invloeden van wind, is daarom een multi-pele-regressiemethode toegepast (tabel 1). Hieruit blijkt, dat de aanvoer van prooien inderdaad samenhangt met zowel de leeftijd van de kuikens als de windsnelheid en dat tevens de aanvoer in 1992 lager was dan in 1993. Uit een Anova (niet getoond) blijkt echter, dat minder dan 1% van de variantie verklaard wordt door windsnelheid en dat het verschil in jaren meer dan 16% van de variantie verklaart. Wanneer de analyse wordt opgesplitst voor clupeiden en ammodytidae, blijkt dat de aanvoer van clupeiden afhankelijk is van zowel de leeftijd van de kuikens als de windsnelheid (tabel 2). De

aanvoer van ammodytidae vertoont eveneens een verband met de leeftijd van de kuikens, maar geen verband met de windsnelheid (tabel 3). De aanvoer van beide prooi-soorten was lager in 1992 dan in 1993. Voor ammodytidae verklaren de parameters windsnelheid en jaar slechts een gering gedeelte van de variantie (6%).

Het aandeel van clupeiden en ammodytidae fluctueert ruwweg tussen 40% en 60% en lijkt geen verband te houden met de leeftijd van de kuikens (figuur 3). Het aandeel van prooien anders dan clupeiden of ammodytidae is in alle gevallen minder dan 1%.



Figuur 4. Het lot van de aangevoerde prooien (N/kuiken/dag) in de verschillende kolonies in relatie tot de leeftijd van de kuikens (leeftijdscategorie 1 = 0-4 dagen oud; 2 = 5-9 dagen oud; enz.). Voor het aantal gevolgde kuikens zie figuur 3. Let op de verschillen in x-as.

Echter niet alle aangebrachte prooien zijn ook daadwerkelijk gegeten door de kuikens. Een deel van de prooien is geroofd door kokmeeuwen en een deel had een andere bestemming. In 1992 is gemiddeld 13,1% van de aangevoerde prooien geroofd ($N = 581$). De fractie niet-gegeten prooien (i.e. roof en anders) betrof in 1992 gemiddeld 21,0%. In 1993 is in kolonie 6 en kolonie 8 gemiddeld respectievelijk 17,8% ($N = 1395$) en 14,1% ($N = 1692$) van de aangevoerde prooien geroofd. De fractie niet-gegeten prooien bedroeg in kolonie 6 en kolonie 8 respectievelijk 32,2% en 22,6%. Ruwweg een vierde van alle aangevoerde prooien is dus uiteindelijk niet gegeten door de kuikens.

In 1992 en in kolonie 8 (1993) bleef het aantal geroofde prooien klein tot de kuikens 10 dagen oud waren (figuur 4). Daarna nam de roverij geleidelijk toe. In 1992 was de roof door kokmeeuwen drie weken na het uitkomen van de eieren zelfs zo hoog (tot meer dan 50% van de aangevoerde prooien), dat de kuikens aanzienlijk in gewicht afnamen. We voelden ons toen genoodzaakt om de enclosure open te maken, in de hoop dat de kuikens zich over het eiland zouden verspreiden. Door de zo ontstane lagere dichtheid zou het roven voor de kokmeeuwen minder aantrekkelijk worden gemaakt (Veen 1977). In kolonie 6 (1993) was de roverij door kokmeeuwen vanaf het uitkomen van de eieren relatief hoog, maar steeg daarna nauwelijks meer (figuur 4).

Multipale regressie wijst uit, dat de roof van ammodytidae inderdaad gedeeltelijk verklaard wordt door de leeftijd van de kuikens, maar dat er

tevens een positief effect van windsnelheid is (tabel 4). De roof van clupeiden wordt gedeeltelijk verklaard door de leeftijd van de kuikens (hoewel slechts voor 4%), maar niet door de windsnelheid. Opvallend is, dat het jaar geen invloed heeft op de roof van clupeiden noch op de roof van prooien in het algemeen. Dit betekent dat ondanks een lagere aanvoer in 1992 dan in 1993, de roof gelijk was. In percentages uitgedrukt was de roof in 1992 dus hoger dan in 1993.

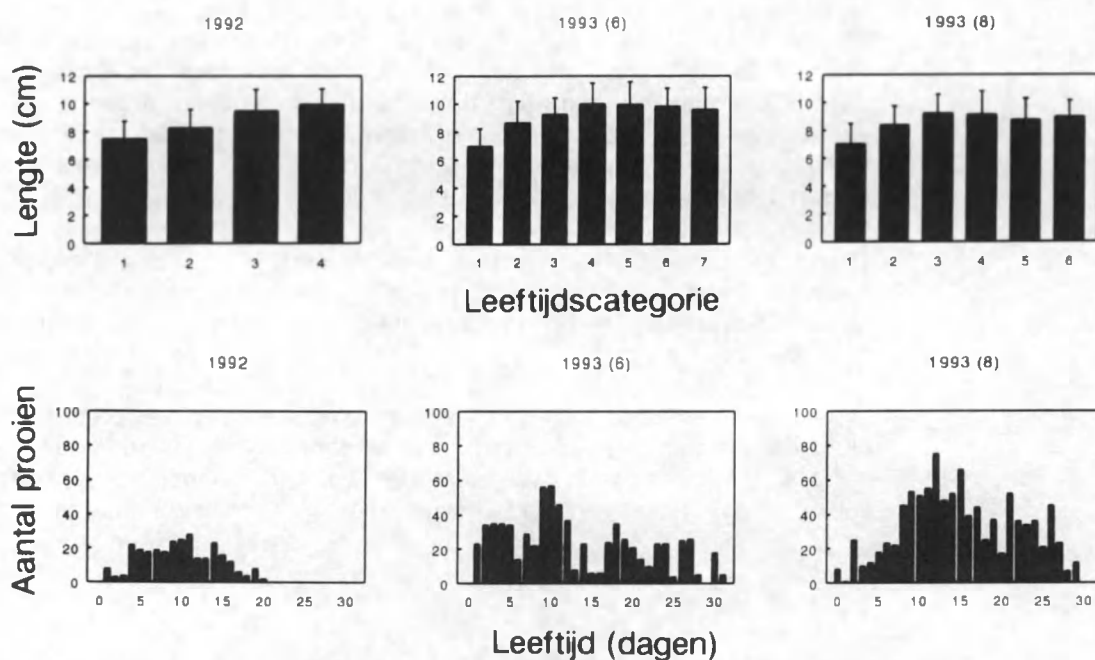
De overige prooien (kwijt en rest) vertonen een zelfde verband met windsnelheid en leeftijd als de gegeten prooien (tabel 4, 5). Opvallend is, dat ook bij deze restprooien de windsnelheid niet van invloed is op ammodytidae, maar wel op clupeiden.

In het algemeen geldt, dat vooral de prooiaanvoer en de prooiopname (zowel clupeiden als ammodytidae) redelijk goed door het model verklaard worden ($R^2 > 0,10$), maar dat de overige fracties (geroofde en rest-prooien) slechts voor een gering deel verklaard worden door windsnelheid en leeftijd.

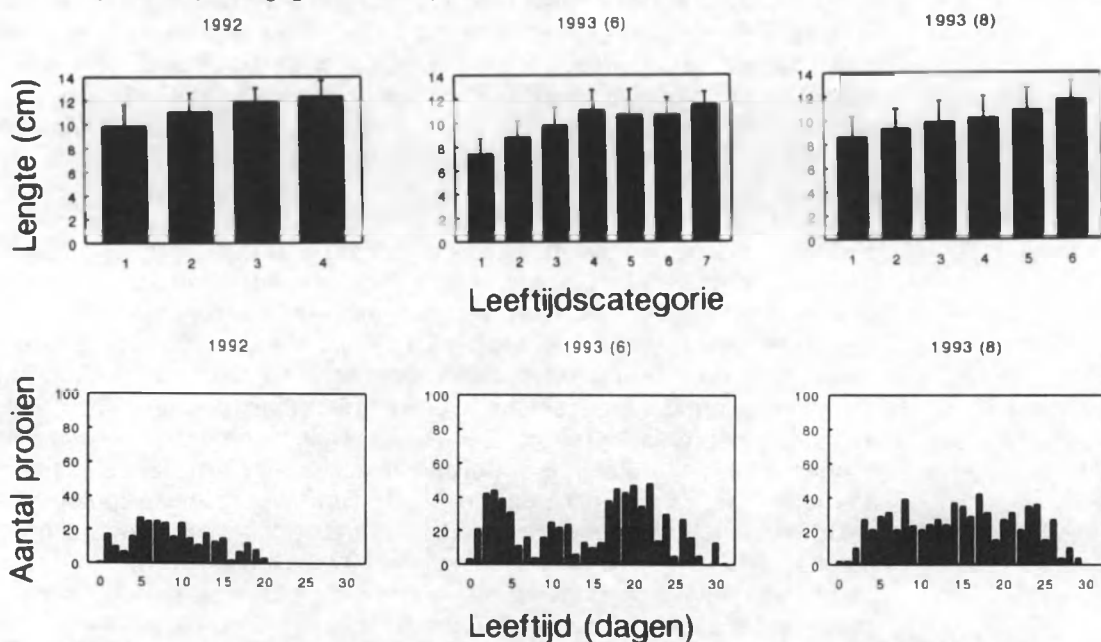
2.3.3 Lengte van de prooien

Terwijl de gemiddelde leeftijd van de kuikens in 1992 lager was, was de gemiddelde lengte van de aangebrachte ammodytidae toch significant groter dan in de twee kolonies in 1993 (1992: $11,27 \pm 1,73$ cm, $N = 296$; 1993, kolonie 6: $9,81 \pm 2,16$ cm, $N = 694$, 1993, kolonie 8: $10,10 \pm 1,95$ cm, $N = 700$) (Scheffé-test, 1992 > 1993 (kolonie 6), $F = 58,6$, $P < 0,05$; 1992 > 1993 (kolonie 8), $F = 58,6$, $P < 0,05$). In 1993 werden in kolonie 8 gemiddeld grotere ammodytidae aangebracht dan in kolonie 6 (Scheffé-test, $F = 58,6$, $P < 0,05$). De gemiddelde lengte van de aangebrachte clupeiden was gelijk in alle drie kolonies (1992: $8,86 \pm 1,57$ cm, $N = 287$; 1993, kolonie 6: $8,96 \pm 1,73$ cm, $N = 701$; 1993, kolonie 8: $8,82 \pm 1,52$ cm, $N = 992$) (Scheffé-test, $F = 1,7$; n.s.).

Zowel in 1992 als in beide kolonies in 1993 nam de lengte van zowel de clupeiden als de ammodytidae toe tot de kuikens ongeveer 19 dagen oud waren. Daarna bleef de lengte van beide prooi-soorten min of meer stabiel (1993) (figuur 5, 6). Om te toetsen voor een effect van windsnelheid is een multi-pele-regressiemethode toegepast. Hieruit blijkt, dat de lengte van zowel clupeiden als ammodytidae logaritmisch toeneemt met de leeftijd van de kuikens en dat windsnelheid geen effect had op de lengte van de aangevoerde prooien (tabel 6, 7). In 1993 zijn in kolonie 8 grotere clupeiden aangebracht dan in kolonie 6. Bovendien zijn in 1992 grotere clupeiden en ammodytidae aangebracht dan in 1993. Om vervolgens te toetsen of de kokmeeuwen inderdaad een voorkeur vertoonden voor langere prooien (Fuchs 1977, Veen 1977, Beijersbergen 1976, Gorke 1990), is het lot van de prooien (alleen de gegeten en de geroofde prooien) aan de vergelijking toegevoegd (tabel 8). Hieruit blijkt, dat de geroofde prooien (zowel clupeiden als ammodytidae) inderdaad langer waren dan de gegeten prooien. Toch is het niet alleen de lengte die de voorkeur van de kokmeeuwen bepaald. Van alle aangevoerde clupeiden is 14,5% geroofd ($N = 1775$) en van de langere ammodytidae 16,3% ($N = 1502$) $\chi^2_1 = 2,15$, n.s.).



Figuur 5. Gemiddelde lengte (cm) en standaarddeviatie van de aangevoerde clupeiden in de verschillende kolonies in relatie tot de leeftijd van de kuikens (bovenste figuren: leeftijdscategorie 1 = 0-4 dagen oud; 2 = 5-9 dagen oud; enz.). In de onderste figuren is het aantal clupeiden per leeftijd aangegeven. Let op de verschillen in x-as.



Figuur 6. Gemiddelde lengte (cm) en standaarddeviatie van de aangevoerde ammodytidae in de verschillende kolonies in relatie tot de leeftijd van de kuikens (bovenste figuren: leeftijdscategorie 1 = 0-4 dagen oud; 2 = 5-9 dagen oud; enz.). In de onderste figuren is het aantal ammodytidae per leeftijd weergegeven. Let op de verschillen in x-as.

2.3.4 Massa en energie van de prooien

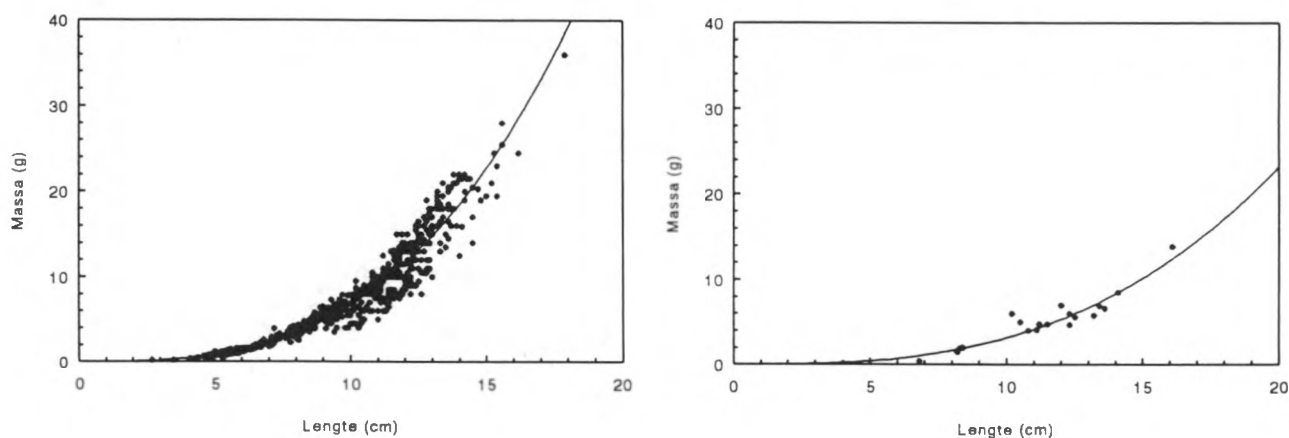
De resultaten duiden erop, dat het aantal prooien niet noemenswaardig toenam met het opgroeien van de kuikens, maar dat de lengte van de aangebrachte prooien wel toenam. Ook was de aanvoer in 1992 lager dan in 1993. De aangebrachte prooien waren in 1992 daarentegen groter. Om meer inzicht te krijgen in deze interactie tussen aantallen en lengte van de prooien, zijn de resultaten omgerekend naar massa aan aangebrachte vis.

Hiervoor is de massa genomen van vers gevonden prooivissen die in 1992-1994 in de kolonies zijn verzameld, alsmede van prooivissen die in 1993 door het Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee (NIOZ) en 1994 door het RIKZ in de Waddenzee zijn gevangen. De relaties tussen de totale lengte en de massa van de verschillende prooivissen is als volgt (figuur 7):

$$M_c = 7,06 \cdot 10^{-3} \cdot L^{2,982} \quad (4)$$

$$M_a = 4,21 \cdot 10^{-3} \cdot L^{2,8758} \quad (5)$$

Waarbij M_c = massa (g) van clupeiden, M_a = massa (g) van ammodytidae en L = totale lengte (cm).



Figuur 7. De relatie tussen de lengte en de massa van clupeiden ($N = 806$, $R^2 = 0,94$) (linker figuur) en van ammodytidae ($N = 27$, $R^2 = 0,98$) (rechter figuur).

Omrekening naar massa is in dit geval mogelijk, omdat de energie-inhoud (kJ per g drooggewicht) van jonge haring, sprot, zandspiering en smelt goed met elkaar overeenkomt (Massias & Becker 1990). Bij het omrekenen van massa naar energie-inhoud, is voor alle prooien uitgegaan van een energie-inhoud van 21 kJ per gram drooggewicht en een vochtgehalte van 77% (Massias & Becker 1990).

De lengte-massa relatie van clupeiden komt ongeveer overeen met de relatie die Veen (1977) geeft voor in 1966 in de kolonies gevonden clupeiden. De lengte-massa relatie voor ammodytidae verloopt in 1992-1994 echter veel minder steil dan in 1966 (vergelijk Veen 1977). Een ammodytidae van 13 cm woog in 1992-1994 6,4 g en in 1966 12,2 g.

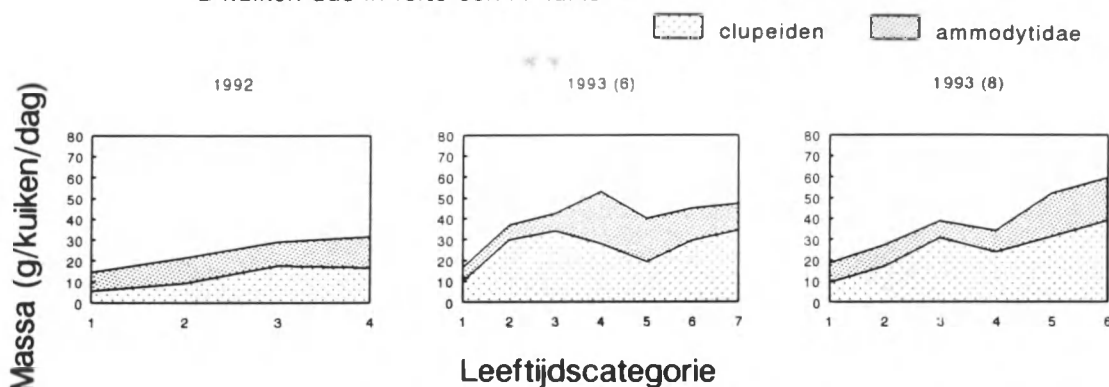
Figuur 8 laat in alle drie kolonies een toename van de aangevoerde massa zien naarmate de kuikens ouder worden. Maar deze toename verloopt in 1992 lang niet zo steil als in de beide kolonies in 1993. Ook al is de gemiddelde lengte van de ammodytidae groter dan van de clupeiden (figuur 5), toch is het massa-aandeel van de clupeiden vrijwel steeds groter dan het massa-aandeel van de ammodytidae (figuur 8).

Echter een gedeelte van de aangevoerde massa is geroofd door kokmeeuwen en een gedeelte kreeg een andere bestemming. Duidelijk is te zien, dat bij kuikens, ouder dan 10 dagen, het massa-aandeel van geroofde vis in 1992 hoger lag dan in de beide kolonies in 1993 (figuur 9). Aangezien hier nog aspecten van wind doorheen kunnen spelen, is een multi-pele-regressie-methode toegepast (tabel 9). Hieruit blijkt, dat de massa aan gegeten prooien afhankelijk is van zowel de leeftijd van de kuikens als van de windsnelheid. Opvallend is echter, dat de massa aan geroofde prooien geheel verklaard wordt door de leeftijd van de kuikens en dat windsnelheid hier geen significante rol speelt. Aangezien de aangevoerde massa afneemt bij toenemende wind, neemt de roof, uitgedrukt als percentage van de aangevoerde massa, dus toe.

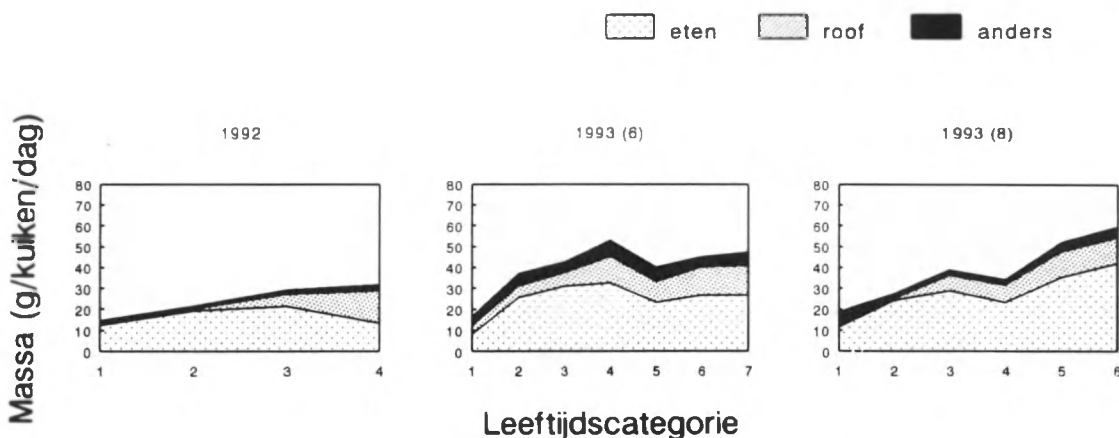
Drent *et al.* (1992) geven een energiebudget voor kuikens van de grote stern die zijn grootgebracht onder laboratorium-condities. De gemiddelde energie-opname van de kuikens in het veld loopt tijdens de eerste 10 levensdagen ongeveer parallel aan de energie die nodig is voor het basaal metabolisme (Drent *et al.* 1992) (figuur 10). De gemiddelde energieopname van oudere kuikens lag vaak onder de basale energiebehoefte. Dit lijkt onwaarschijnlijk, want ook activiteit en groei kosten energie. Wanneer de gegevens echter worden opgesplitst voor het eerste en het tweede uitgekomen kuiken (respectievelijk A-kuiken en B-kuiken), dan wordt duidelijk, dat de gemiddelde energieopname van het B-kuiken vrijwel steeds onder de basale energiebehoefte en ook onder de energieopname van A-kuikens lag (figuur 11). De energieopname van het eerst uitgekomen kuiken (en vaak ook het enige kuiken) voldeed in 1993, doorgaans maar net om te voorzien in de basaalmetabolische kosten, maar was vrijwel altijd lager dan de totale energieopname die gemeten is in het laboratorium (Drent *et al.* 1992). In 1992 liep de energieopname van het eerst uitgekomen kuiken de eerste 12 levensdagen parallel aan de basaal metabolische energiebehoefte. Daarna bleef de energieopname van de A-kuikens achter bij de basale energiebe-

hoefte. Ook in 1993 kwamen in beide kolonies periodes voor dat de gemiddelde energieopname van de A-kuikens beneden de basale energiebehoefte lag.

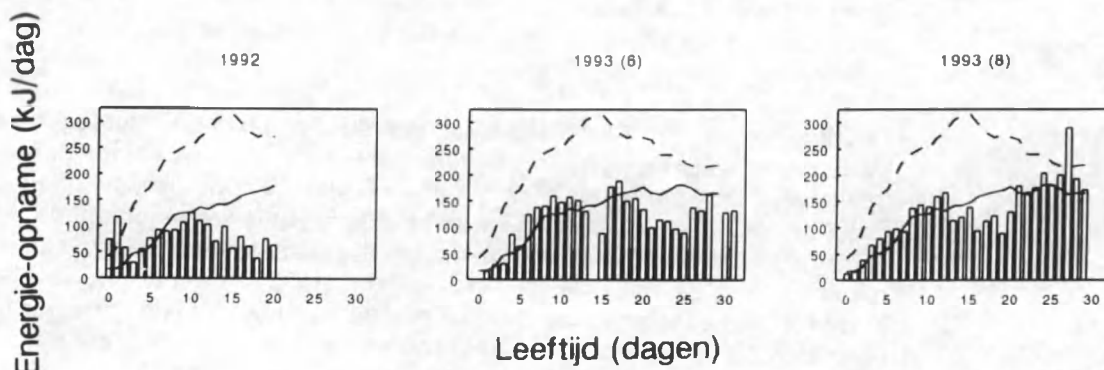
Multipiele regressie van de dagelijkse energieopname, leeftijdscategorie en de uitkomstvolgorde van de kuikens laat zien, dat de energieopname afhankelijk is van de leeftijd van de kuikens, de windsnelheid en de uitkomstvolgorde (tabel 10). Bij deze berekeningen is aangenomen, dat alle kuikens, ouder dan 14 dagen, eerst uitgekomen kuikens waren (zie ook paragraaf 2.3.5). Na ongeveer twee weken hadden vrijwel alle ouders nog maar één kuiken (eigen waarnemingen). Het komt echter wel voor, dat het eerst uitgekomen kuiken (A-kuiken) meteen na het uitkomen sterft, zodat het tweede uitgekomen kuiken (B-kuiken) een kans maakt. Ook zijn er wel adopties van kuikens waargenomen, waarbij alleen het geadopteerde kuiken (meestal een oorspronkelijk B-kuiken) overleeft. In deze gevallen wordt het B-kuiken dus in feite een A-kuiken.



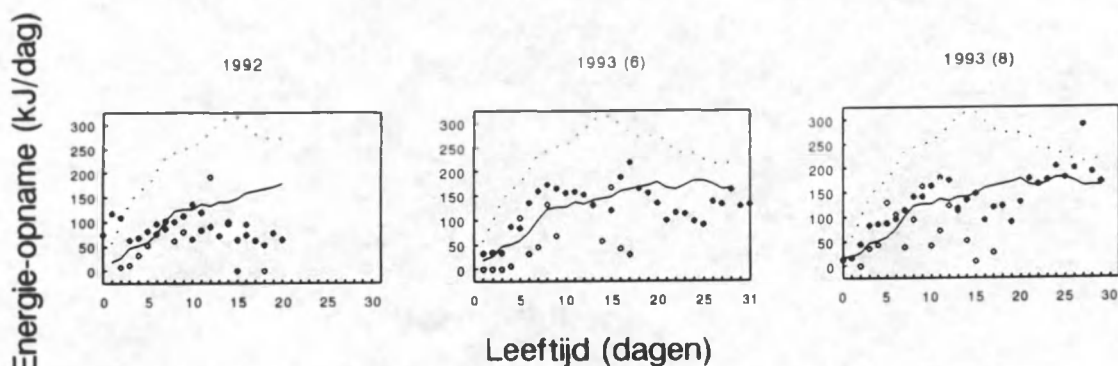
Figuur 8. Aanvoer van clupeiden en ammodytidae (g/kuiken/dag) in de verschillende kolonies in relatie tot de leeftijd van de kuikens (leeftijdscategorie 1 = 0-4 dagen oud; 2 = 5-9 dagen oud; enz.). Let op de verschillen in x-as (zie figuur 3 voor het gevolgde aantal kuikens).



Figuur 9. Het lot van de aangevoerde prooien (g/kuiken/dag) in de verschillende kolonies in relatie tot de leeftijd van de kuikens (leeftijdscategorie 1 = 0-4 dagen oud; 2 = 5-9 dagen oud; enz.). Let op de verschillen in x-as (zie figuur 3 voor het gevolgde aantal kuikens).



Figuur 10. Gemiddelde energieopname (kJ/kuiken/dag) zoals gemeten in het veld (energiekosten voor het basaalmetabolisme (getrokken lijn) en totale energieopname (stippellijn) volgens Drent et al. 1992).



Figuur 11. Gemiddelde energieopname (kJ/kuiken/dag) van als eerste (dichte rondjes) en als tweede (open rondjes) uitgekomen kuikens zoals gemeten in het veld (energiekosten voor het basaalmetabolisme (getrokken lijn) en totale energieopname (stippellijn) volgens Drent et al. 1992).

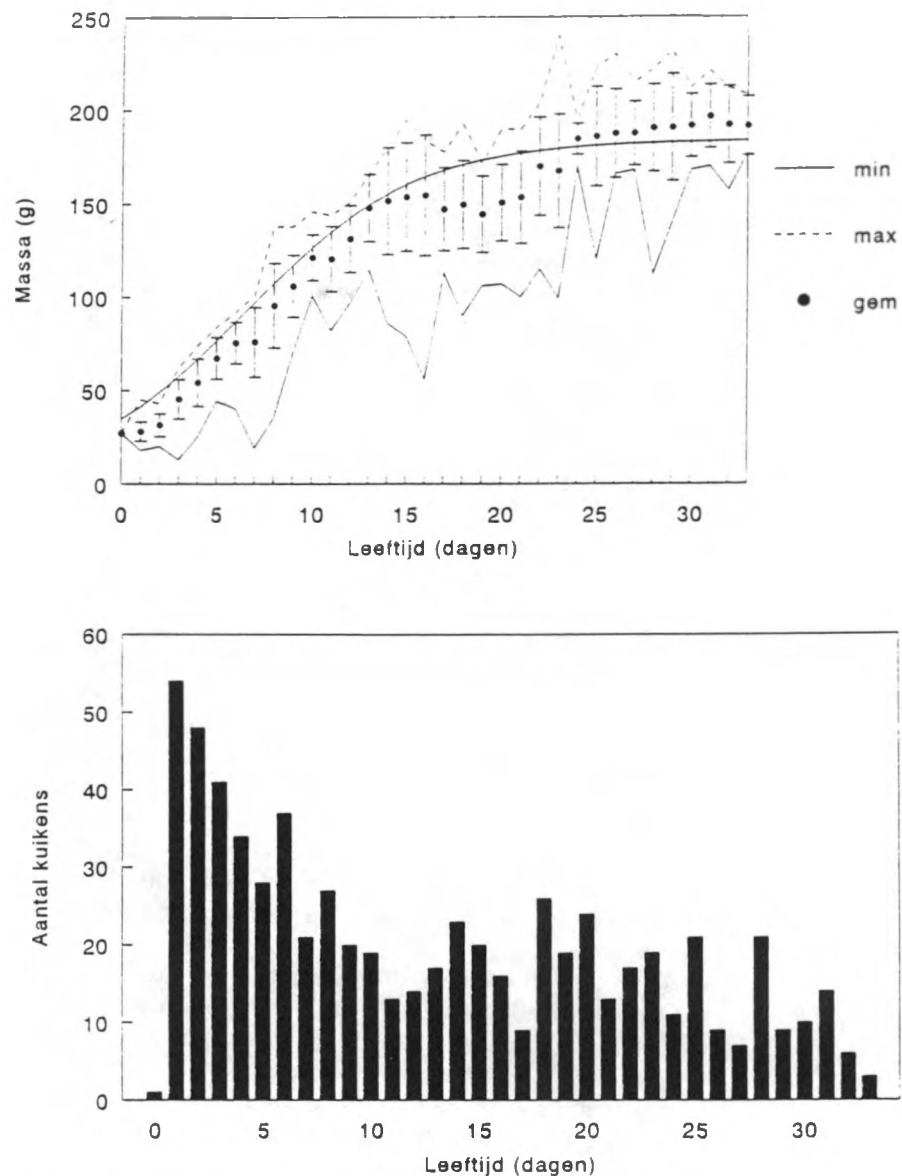
2.3.5 Groei van de kuikens

De algemene groeivergelijking voor kuikens binnen de enclosures (N = 472, $R^2 = 0,88$) is:

$$M_{\text{exp}} = \frac{184}{1 + 5,4 \cdot e^{-0,225 \cdot t}} \quad (6)$$

Afwijkingen van deze curve zijn groot (figuur 12) en de berekende conditie-indexen variëren dan ook van +42% tot -78%. Het merendeel van de kuikens binnen de enclosures heeft een negatieve conditie-index. Een

negatieve conditie betekent, dat deze kuikens op het moment van wegen onder het "ideale" gewicht (vergelijking 6) waren. Een individu met een negatieve conditie-index heeft extra energie nodig om weer op het "normale" gewicht te komen. Vooral tussen dag 15 en dag 25 blijft de gemiddelde massa van de kuikens achter bij de verwachte massa (figuur 12). Dit komt overeen met een lage energieopname in diezelfde periode in alle drie de kolonies (vergelijk figuur 10, 11)



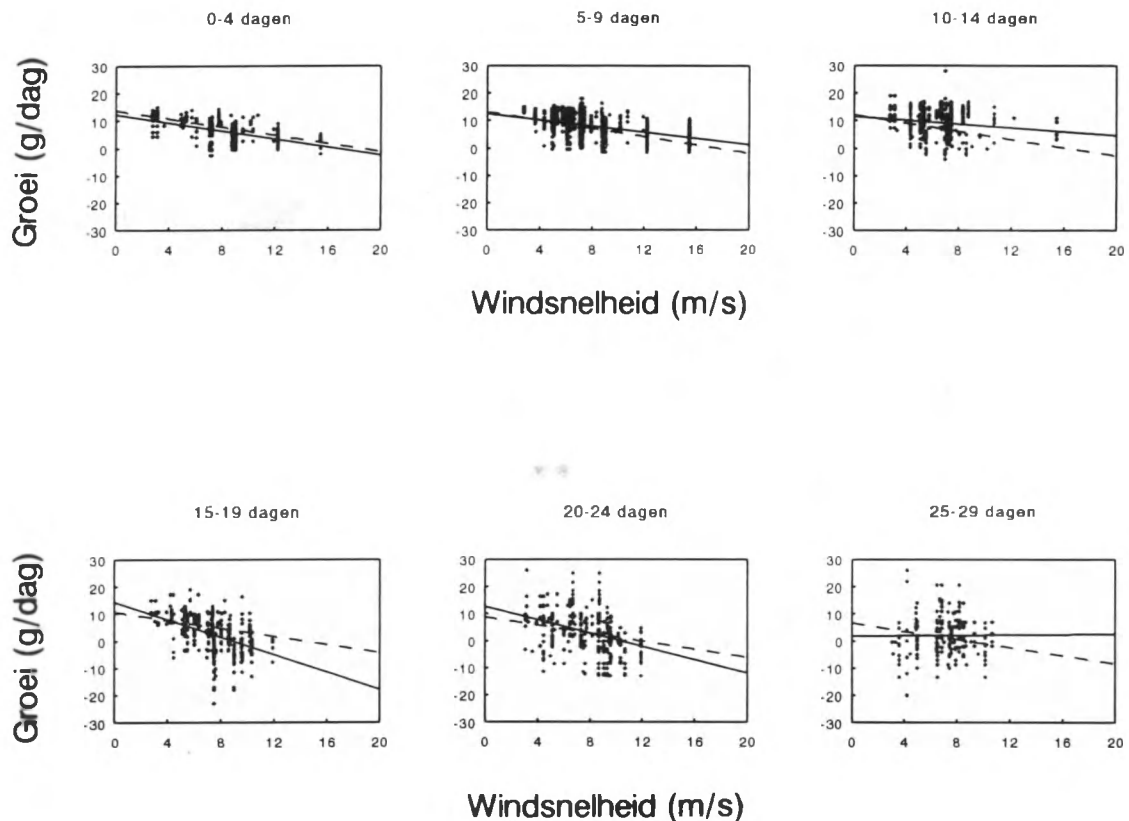
Figuur 12. De massa van de kuikens binnen de enclosures in relatie tot hun leeftijd (bovenste figuur). De getrokken lijn is de logistische groeivergelijking volgens formule 6. Weergegeven zijn de gemiddelde massa s.d. (stippen en verticale lijnen), maximale massa (bovenste lijn) en minimale massa (onderste lijn). Aantal gemeten kuikens per leeftijd (onderste figuur).

De groei van de geprotocolleerde kuikens in de leeftijd van 3-14 dagen (lineaire gedeelte van de groeicurve) in 1992 (gemiddeld 9,6 3,5 g/dag, N = 54) verschilt niet van de groei in 1993 (gemiddeld 8,6 5,4 g/dag, N = 131) (Student's t-test, $t = 1,27$; n.s.). Pas wanneer de kuikens meer dan 14 dagen oud zijn, beginnen de verschillen duidelijk te worden. In 1992 namen vrijwel alle kuikens, ouder dan 14 dagen, af in gewicht (gemiddelde groei -5,3 g/dag, N = 19), terwijl in 1993 de meeste kuikens van deze leeftijdscategorie nog in gewicht toenamen (gemiddelde groei 1,5 g/dag, N = 50) (Student's t-test, $1993 > 1992$, $t = 5,13$, $P < 0,001$). In deze ontwikkelingsfase komt ook het verschil in energieopname tussen de beide jaren duidelijk naar voren (figuur 9). Het is dus niet zo verwonderlijk, dat juist in deze leeftijdscategorie de verschillen in groei gaan optreden.

Het is echter de vraag, of de gevonden trend van lage voedselaanvoer en slechte conditie als gevolg van verminderde groei, algemeen is voor 1992. Mogelijk was de geprotocolleerde kolonie niet representatief voor dat jaar. Om dat te toetsen, is een multiële regressie toegepast op de groei van de kuikens (zowel binnen als buiten de enclosures), waarbij windsnelheid, leeftijdscategorie, jaar en enclosure als variabelen in het model zijn opgenomen. Hieruit blijkt, dat zowel de kwadratische factor van leeftijd als de windsnelheid een negatief effect hadden op de groei van de kuikens (tabel 11). Ook het jaar is van invloed. In 1992 groeiden de kuikens minder hard dan in 1993. De enclosures hadden geen effect op de groei. Daarom zijn ze ook niet in de tabel opgenomen.

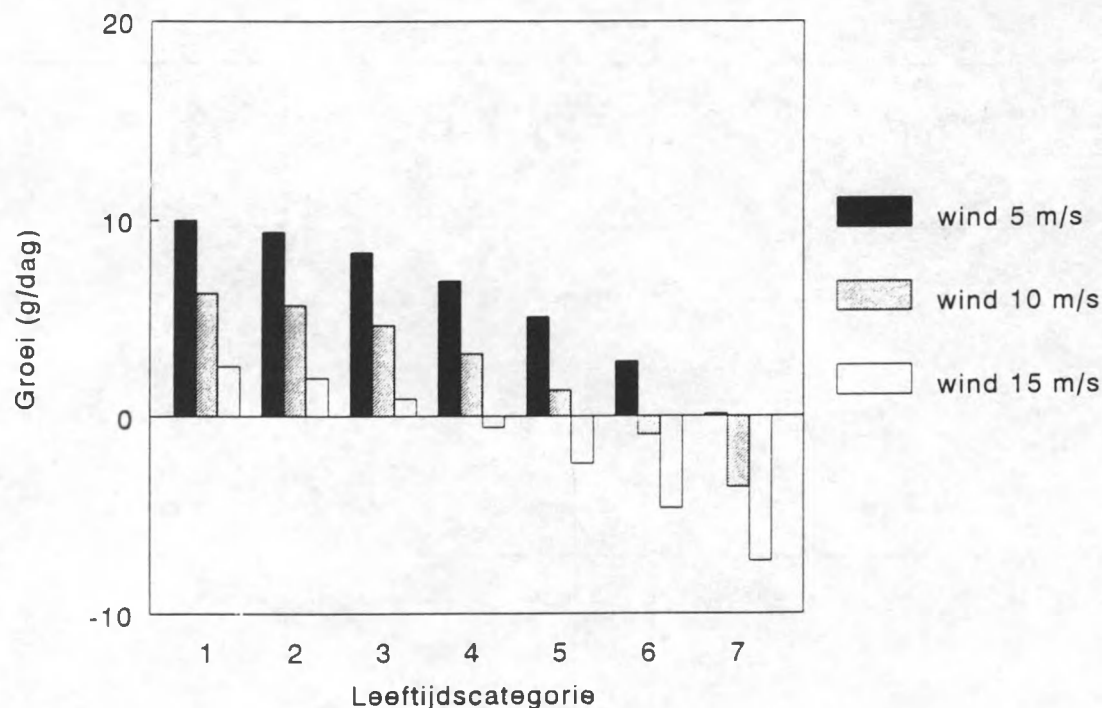
Om een beeld te krijgen van de betrouwbaarheid van de multiële vergelijking (tabel 11) en de spreiding van de gegevens, is per leeftijdscategorie de werkelijk gemeten groei uitgezet tegen de windsnelheid (lineaire regressie), tezamen met de lijn volgens de multiële vergelijking uit tabel 11 (figuur 13). Tot de kuikens 15 dagen oud zijn, komen de twee methodes vrij goed overeen en is de spreiding in de gegevens relatief klein. Bij oudere kuikens is relatief harde wind weinig voorgekomen en bovendien wordt de spreiding in de gegevens vrij groot, zodat de relatie minder betrouwbaar is. In grote lijnen laat de multiële regressie (waarbij voor de variabele jaar de waarde 1992,5 in de vergelijking is ingevuld) hetzelfde zien als de afzonderlijke lineaire regressies per leeftijdscategorie. Jonge kuikens blijven onder vrijwel alle windomstandigheden nog enigszins in gewicht toenemen, terwijl bij oudere kuikens de invloed van wind op de groeisnelheid relatief groot is.

In figuur 14 wordt de groeivergelijking volgens tabel 11 grafisch weergegeven voor drie windsnelheden (waarbij voor de variabele jaar de waarde 1992,5 in de vergelijking is ingevuld). Daarbij is aangenomen dat er gedurende de hele ontwikkelingsfase van de kuikens een constante windsnelheid (5 m/s, 10 m/s of 15 m/s) heerste. Bij een windsnelheid van 5 m/s groeien de kuikens ongeveer volgens vergelijking 6. Bij harde wind (15 m/s) nemen jonge kuikens (tot 15 dagen) nog steeds enigszins in gewicht toe, maar oudere kuikens nemen dan in gewicht af.



Figuur 13. Modelmatige benadering van de groeisnelheid (g/dag) van kuikens in de verschillende leeftijdscategorieën in relatie tot de windsnelheid (getrokken lijn: afzonderlijke lineaire regressie; stippellijn: resultaten van multiële regressie volgens tabel 11).

Om een beeld te krijgen wat dit betekent voor de overlevingskans van een kuiken, is met behulp van de gevonden relaties tussen groei, leeftijd en wind de verwachte massa (berekend aan de hand van de groeivergelijking van tabel 11) uitgezet bij verschillende windsnelheden. Hierbij is ervan uitgegaan, dat de kuikens sterven wanneer ze het leeftijdspecifieke sterfgewicht ($M_{\min}$, formule 3) hebben bereikt. De grafiek is zowel weergegeven voor de hele kuikenperiode als voor kuikens vanaf 15 dagen oud. Bij lage windsnelheden volgt de verwachte massa, volgens dit model, ongeveer de groeicurve volgens formule 6 (figuur 15). Bij aanhoudende wind van 10 m/s kan een kuiken meer dan 30 dagen oud worden, maar blijft het steeds onder het normale gewicht. In echte stormperiodes (windsnelheid van 15 m/s) duurt het ongeveer 9 dagen voordat een pas-uitgekomen kuiken het sterfgewicht bereikt. Oudere kuikens bereiken bij dezelfde windsnelheid na ongeveer 11 dagen het sterfgewicht.



Figuur 14. Modelmatige benadering van de groeisnelheid (g/dag) van opgroeiende kuikens bij verschillende windsnelheden (leeftijdscategorie 1 = 0-4 dagen oud; 2 = 5-9 dagen oud; enz.).

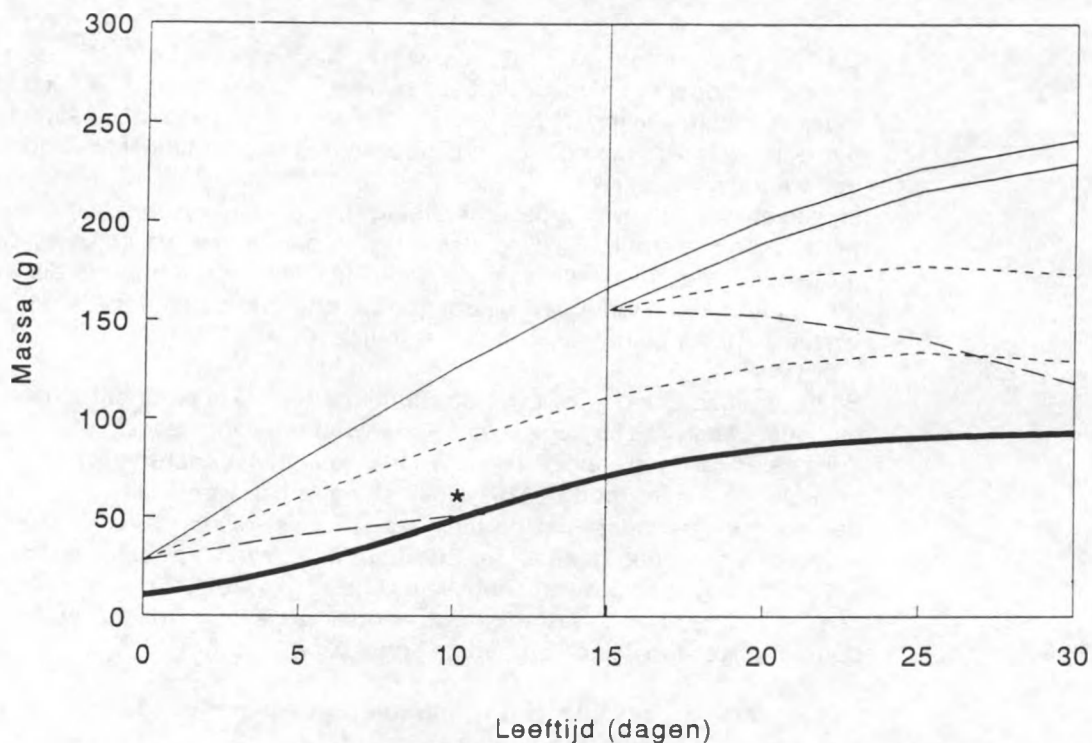
Het model in figuur 15 beschrijft de groei van een gemiddeld kuiken onder bepaalde windomstandigheden. In het veld bestaan er echter belangrijke groeiverschillen tussen bepaalde groepen kuikens. In de eerste twee weken zullen bijvoorbeeld vooral de B-kuikens achterblijven in groei ten opzichte van de A-kuikens. Bij oudere kuikens is de plaats in de kolonie een belangrijke factor die de groei beïnvloedt. Oudere kuikens zitten vaak enkele dagen achter elkaar op dezelfde plek. Wanneer deze plek ongunstig is voor prooi-overdrachten (te dicht bij een kokmeeuwnest, moeilijke aanvliegroete of veel intraspecifieke concurrentie), zullen deze individuen enkele dagen achter elkaar een relatief lage groeisnelheid hebben. Zulke verschillen in groeisnelheid en dus in leeftijdspecifiek gewicht worden beschreven door middel van de conditie-index (CI_t , vergelijking 2). De langzaam groeiende B-kuikens uit het bovenstaande voorbeeld, zullen bij achtereenvolgende metingen onder het "normale" gewicht blijken te zijn en dus (ongeacht de windsnelheid in die periode) steeds een negatieve conditie-index hebben. Voor de langzaam groeiende kuikens die enkele dagen op een ongunstige plek zitten, geldt eveneens dat ze gedurende enkele dagen relatief weinig te eten krijgen, waardoor ze al vrij snel in slechte conditie zullen zijn. Conditie is dus een goede variabele om groeiverschillen tussen verschillende groepen kuikens weer te geven.

De conditie van de kuikens is daarom als verklarende factor aan het regressie-model toegevoegd (tabel 11). Hiervoor is de gemiddelde conditie-index (CI_t , vergelijking 2) per leeftijdscategorie ingedeeld in 3 categorieën, namelijk "goed", "gemiddeld" en "slecht" met een gemiddelde conditie-index van respectievelijk +10%, +10% tot -25% en -25%. Conditie draagt significant bij aan het model en verhoogt het percentage verklaarde variantie aanzienlijk (tabel 11). Hoe slechter de conditie van de kuikens, des te groter de invloed van wind op de groeisnelheid. De parameters die in het nul-model reeds significant bijdroegen aan het verklaren van de variantie, blijven na toevoeging van conditie significant.

Bij het grafisch weergeven van dit model (tabel 11) is ervan uitgegaan, dat bij oudere kuikens (15 dagen) de begingewichten van "goede" en "slechte" kuikens op respectievelijk 110% en 75% van het verwachte gewicht (M_{exp} , formule 4) lagen (figuur 16). Hoewel de groei van kuikens in "goede conditie" in periodes met harde wind (15 m/s) relatief laag is, blijven ze volgens dit model gedurende 30 dagen in leven en bereiken ze een asymptotisch gewicht van ongeveer 150 g. Pas uitgekomen kuikens in "slechte conditie" blijven in stormperiodes ongeveer 7 dagen in leven en oudere kuikens in "slechte conditie" ongeveer 10 dagen.

De conditie van de kuikens (CI_t , formule 2) vertoont een duidelijk verband met zowel de leeftijd van de kuikens als de windsnelheid (figuur 17). Hoe ouder de kuikens, des te beter hun conditie was (waarschijnlijk doordat de meeste kuikens in slechte conditie vrij snel na het uitkomen sterven). Het verband tussen windsnelheid en conditie is conform de gevonden relatie tussen windsnelheid en groei. Met toenemende windsnelheid neemt de groeisnelheid van de kuikens af en dus ook hun conditie. De conditie van de B-kuikens blijft vrijwel altijd achter bij de conditie van de A-kuikens (figuur 17). De conditie van oudere B-kuikens ligt echter in de range van de conditie van oudere A-kuikens. Hoogstwaarschijnlijk zijn hun oudere nest-verwanten dood en zijn het dus in feite A-kuikens geworden.

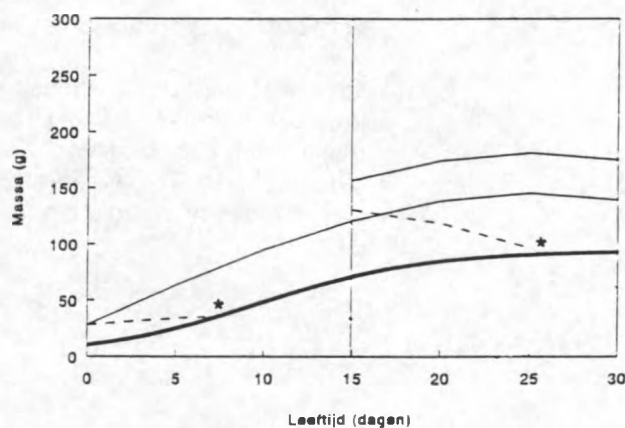
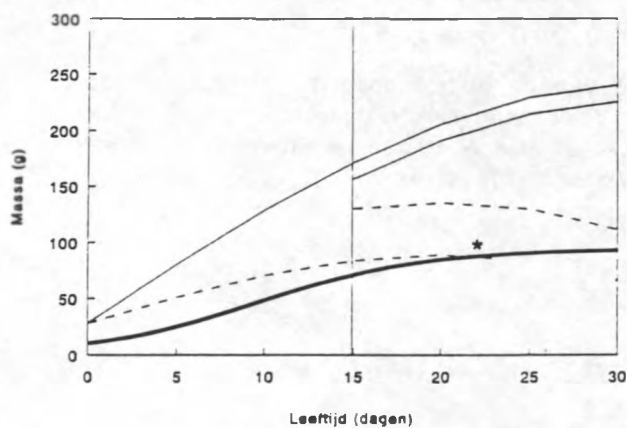
Ook wanneer de groeisnelheid van de geprotocolleerde kuikens wordt uitgezet tegen de dagelijkse energieopname, blijkt dat jonge kuikens (tot 15 dagen oud) niet in gewicht afnemen, ook al krijgen ze nauwelijks energie binnen (figuur 18). Oudere kuikens nemen echter wel in gewicht af als ze niet voldoende energie binnen krijgen.



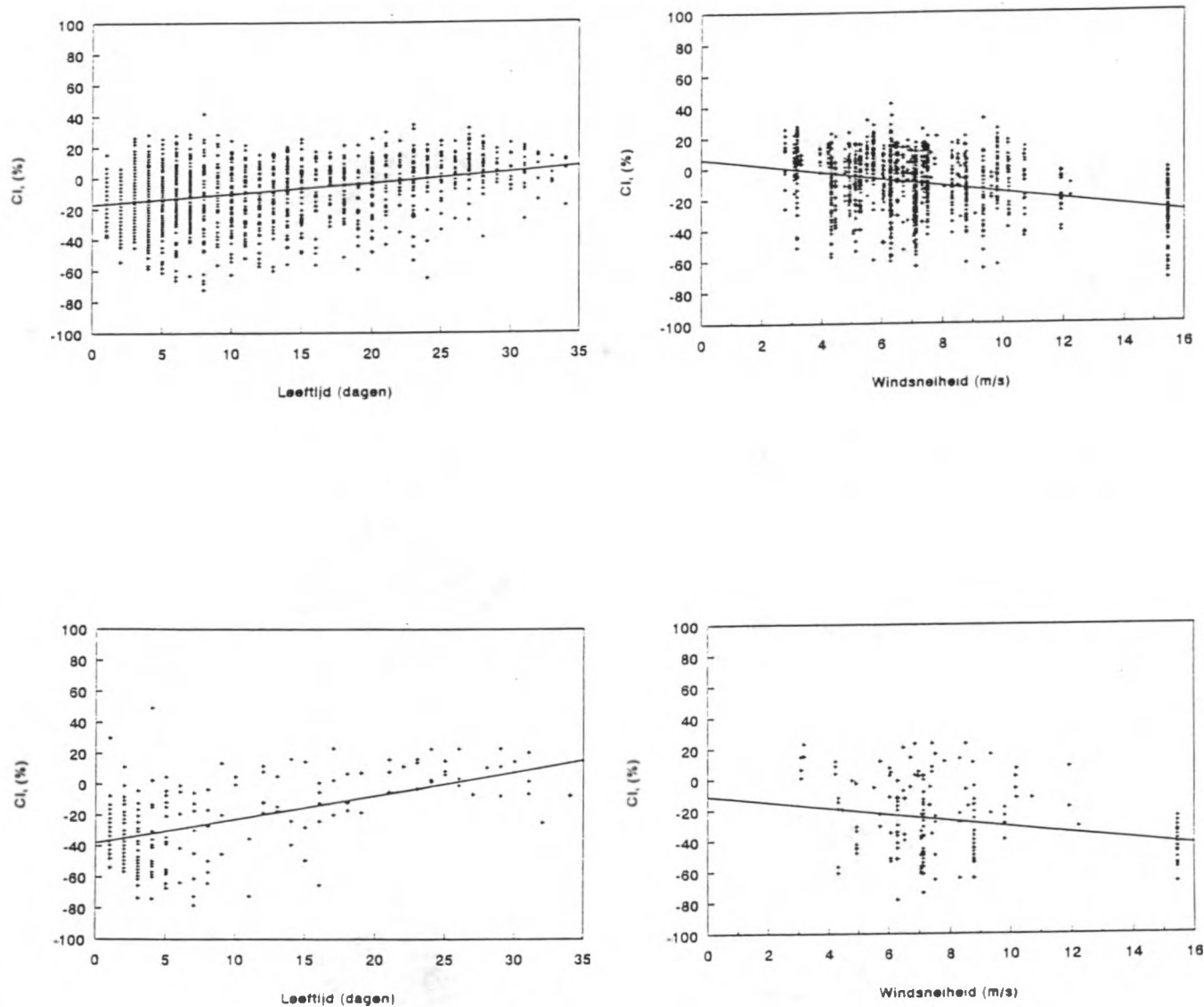
Figuur 15. Verwachte groei van opgroeiende kuikens (gehele kuikenperiode respectievelijk vanaf 15 dagen oud) bij verschillende windsnelheden ($= 5$ m/s; --- $= 10$ m/s; - - - $= 15$ m/s). Het sterretje geeft aan wanneer een kuiken het sterfgewicht (in vet weergegeven onderste lijn) heeft bereikt.

Wind 10 m/s

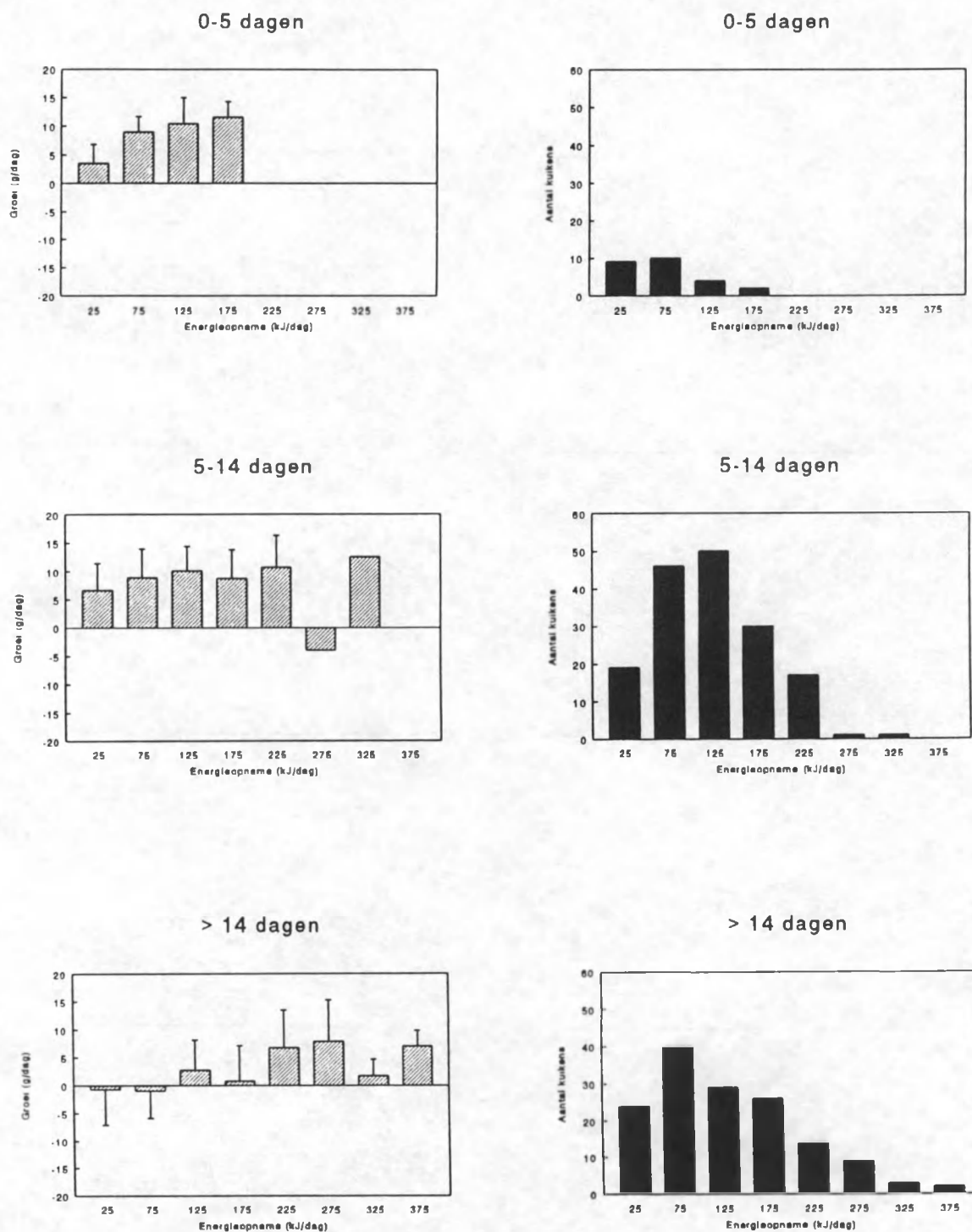
Wind 15 m/s



Figuur 16. Verwachte groei van kuikens (gehele kuikenperiode respectievelijk vanaf 15 dagen oud) in goede (getrokken lijnen) en slechte (onderbroken lijnen) conditie bij verschillende windsnelheden. Het sterretje geeft aan wanneer een kuiken het sterfgewicht (in vet weergegeven onderste lijn) heeft bereikt.



Figuur 17. Verband tussen de leeftijd van de kuikens (links), de windsnelheid (rechts) en de conditie van de kuikens (uitgesplitst naar eerste (bovenste figuren) en tweede (onderste figuren) uitgekomen kuikens).



Figuur 18. Relatie tussen de dagelijkse energieopname (GEI, kJ/dag) en de groeisnelheid (g/dag) voor drie verschillende leeftijdscategorieën (figuren links) (energieopname 25 = 0-49, 75 = 50-99 enz.) Aantal kuikens dat per energieopname is gevolgd (figuren rechts).

2.3.6 Koloniever verschillen

In 1993 zijn zowel in een vroege kolonie (kolonie 6, waarvan de piek van het uitkomen van de eieren overeenkomt met de piek van het uitkomen op hele eiland) als in een late kolonie (kolonie 8, waar de eieren pas eind juni uitkwamen) kuikens gevolgd. De totale visaanvoer (N/kuiken/dag, gecorrigeerd voor leeftijd en windsnelheid) was gelijk in beide kolonies (tabel 1), maar de gemiddelde verhouding van de beide prooi-soorten verschilde wel (kolonie 6: 50,3% haring (N = 1395) en kolonie 8: 58,6% haring (N = 1692)) ($\chi^2_1 = 21,63$, $P < 0,01$). Gecorrigeerd voor leeftijd en windsnelheid zijn er in kolonie 6 minder clupeiden en meer ammodytidae aangevoerd (N/kuiken/dag) dan in kolonie 8 (tabel 2 en tabel 3). De gemiddelde lengte van de aangebrachte ammodytidae was echter groter in kolonie 8 (hoofdstuk 2.3.3). Uitgedrukt in massa (g/kuiken/dag) was de aanvoer (gecorrigeerd voor leeftijd en windsnelheid) in beide kolonies gelijk (tabel 12).

In kolonie 6 is gemiddeld 17,8% (N = 1395) en in kolonie 8 is 14,1% (N = 1692) van de aangevoerde prooien geroofd door kokrnewuwn ($\chi^2_1 = 8,28$, roof kolonie 6 > roof kolonie 8, $P < 0,01$). Ook uitgedrukt in massa (g/kuiken/dag) en gecorrigeerd voor leeftijd en windsnelheid is in kolonie 6 meer geroofd dan in kolonie 8 (tabel 12).

2.3.7 Individuele protocollen

De vraag is echter in hoeverre de beschreven relaties tussen prooiaanvoer, windsnelheid en groei ook gelden voor individuele kuikens. Daarom is van drie individuen het verschil in verwachte massa-opname bij een windsnelheid van 5 m/s (volgens tabel 9, waarbij voor jaar de waarde 1992,5 in de vergelijking is ingevuld) en gemeten massa-opname uitgezet tegen de leeftijd (dichte balken in figuur 19). Op dagen waarop het individu niet gemeten is, is als "gemeten massa-opname" de verwachte massa-opname (volgens de vergelijking in tabel 9) bij de gemiddelde windsnelheid op die dag genomen (open balken in figuur 19).

Op grond van hun groeicurves kunnen de drie individuen ingedeeld worden in een "goed", een "matig" en een "slecht" groeiend individu. Het verschil tussen gemeten en verwachte massa-opname komt in grote lijnen overeen met de groeipatronen van de individuen (figuur 19). De massa-opname van het goed groeiende individu ligt bijna steeds hoger dan de verwachte massa-opname, terwijl de massa-opname van het slecht groeiende individu vrijwel steeds onder de verwachte massa-opname ligt. De individuele patronen in massa-opname en groei komen vrij goed overeen met de windsnelheid. Zowel aan het begin als aan het einde van de kuikenfase van het goed groeiende individu, woei het relatief hard en was zowel de massa-opname als de groei relatief laag. Het matig en het slecht groeiend individu hadden vooral halverwege hun ontwikkeling te kampen met harde wind. De massa-opname en de groei van deze individuen is in deze stormperiode dan ook relatief gering.

Wanneer we echter iets gedetailleerder naar figuur 19 kijken, blijkt dat er nogal wat individuele variatie in de gegevens zit en dat er zo nu en dan afwijkingen van het verwachte patroon voorkomen. Wanneer als voorbeeld het goed groeiende individu wordt genomen, zien we dat het tijdens de eerste 4 dagen steeds harder is gaan stormen. De massa-opname bleef daardoor achter (hoewel niet gemeten tijdens de eerste twee dagen) en de massa van dit individu was op dag 4 beneden verwachting. In de dagen daarna (dag 5-12) woei het steeds minder hard en kreeg dit individu relatief veel te eten. De massa-opname was zelfs hoger dan op grond van de windsnelheid viel te verwachten (het woei steeds harder dan 5 m/s). Op dag 13 was zijn gewicht dan ook boven gemiddeld. In de derde week begon het iets harder te waaien, maar bleef de massa-opname relatief hoog. Vooral op dag 21 stormde het vrij hard, maar de massa-opname was die dag toch relatief hoog. Op dag 22 was dit individu nog steeds goed op gewicht. Toen de wind daarna weer afnam, steeg de massa-opname van dit individu echter niet. De massa-opname lag weer enkele dagen onder de verwachte opname bij een windsnelheid van 5 m/s, waardoor de massa-ontwikkeling weer goed overeenkwam met het verwachte patroon op grond van de windsnelheid.

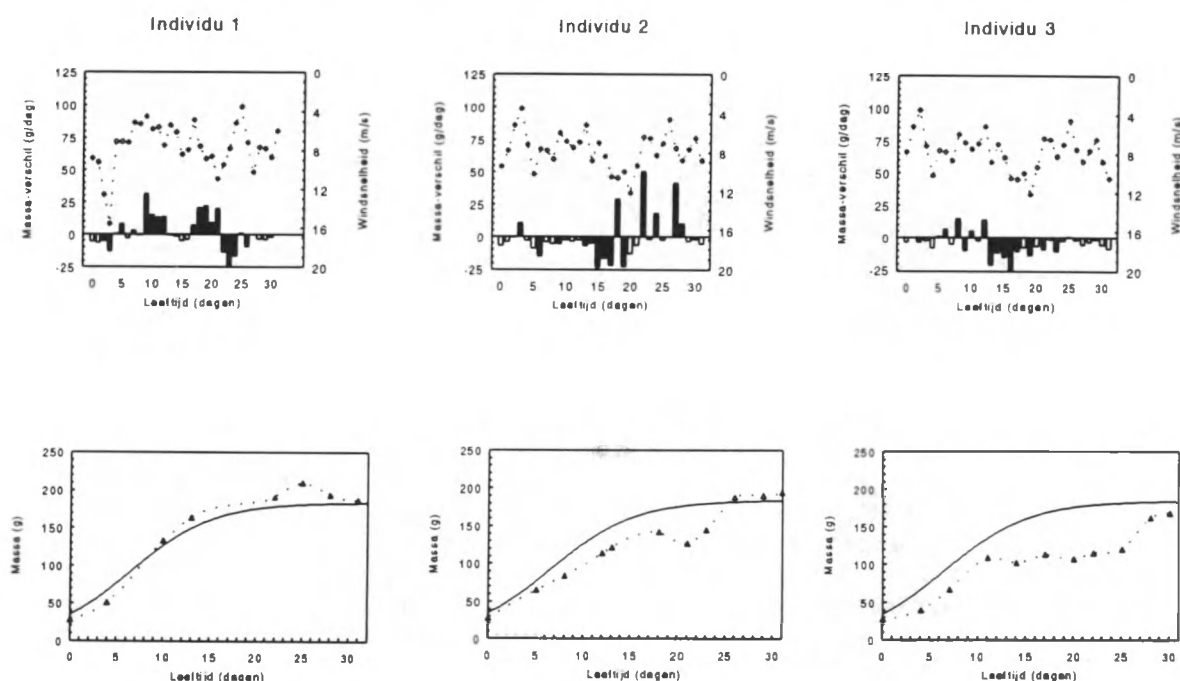
Ook voor het matig en langzaam groeiend individu geldt, dat er eveneens enkele afwijkingen van het verwachte patroon voorkomen (figuur 19). In de stormperiode tussen levensdag 13 en 21 van het matig groeiend individu was de massa-opname door dit individu overeenkomstig laag. Echter op dag 18 was de massa-opname ondanks de harde wind toch relatief hoog. Ook na de derde levensweek was de massa-opname door dit individu op de dagen dat er is gemeten, hoger dan op grond van de windsnelheid werd verwacht. De massa-opname door het langzaam groeiend individu, die slechts een dag later dan het matig groeiend individu is geboren, komt na de derde levensweek veel beter overeen met het verwachte patroon. In de laatste paar dagen voor het uitvliegen was de massa van dit individu weer flink toegenomen, terwijl op grond van de windsnelheid een massa-afname viel te verwachten. Blijkbaar heeft dit individu vlak voor het uitvliegen relatief veel gegeten.

2.4 Discussie

Bias in de gegevens

De resultaten met betrekking tot de prooiaanvoer en het lot van de prooien zijn onderhevig aan een waarnemingsfout in slechts één richting. Het is mogelijk, dat er tijdens het protocolleren een prooi gemist is (hoewel die kans slechts zeer gering wordt geacht). Bovendien is het mogelijk, dat na het verlaten van de observatiehut nog een enkele prooi in de kolonie werd aangevoerd. Ook deze kans is zeer gering, omdat reeds voordat het helemaal donker is, de prooiaanvoer langzaam afneemt. In hoogst uitzonderlijke gevallen werd in het laatste waarnemingskwartier nog een prooi aangevoerd. Daarnaast is er nog een kans dat er tijdens het wisselen van observator een prooi geroofd wordt van een boven de kolonie vliegende oudervogel. Maar aangezien de meeste prooien bij het landen worden geroofd (eigen waarnemingen), is ook deze kans zeer gering. In ieder geval

zorgen al deze factoren voor een onderschatting van de prooiaanvoer. Naar schatting wordt hierdoor hooguit 1% van de aangevoerde prooien gemist.



Figuur 19. Het verschil tussen verwachte massa-opname en gemeten massa-opname (zie tekst) (bovenste figuren, linker Y-as, balken), de windsnelheid (m/s) (bovenste figuren, rechter Y-as, rondjes), gemeten groeicurve (onderste figuren, onderbroken lijn) en verwachte groei volgens vergelijking 6 (onderste figuren, getrokken lijn) van drie kuikens.

Berekeningen waarbij gebruik wordt gemaakt van de massa van de prooien en dus ook van de energie-inhoud van de prooien zijn overschattingen. Bij het schatten van de prooilengte wordt een schattingsfout gemaakt van een vierde snavellengte. Een overschatting van een vierde snavellengte betekent na omrekening naar massa, een grotere fout dan een onderschatting van een vierde snavellengte. Uitgaande van een extreem grote clupeide van 3 snavellengtes (16,4 cm), varieert de lengte tussen 2,75-3,25 SL (15,0-17,75 cm). Uitgedrukt in massa (vergelijking 4), varieert deze vis van 22,8-37,5 g (gemiddeld 30,1 g). Een clupeide van precies 3 SL weegt 29,5 g (vergelijking 4). De overschatting die in dit geval gemaakt wordt bedraagt dus 0,6g. Bij een extreem hoge aanvoer van 12 vissen/kuiken/dag betekent dat een overschatting van 7,2 g vis/kuiken/dag. Uitgaande van een meer realistische lengte van 1,5 SL en een aanvoer van 9 vissen/kuiken/dag, bedraagt de overschatting 2,8 g vis/kuiken/dag. Er is in de volgende berekeningen niet gecorrigeerd voor deze overschatting.

Massa van de prooivissen

De lengte-massa relatie van clupeiden verschilt niet van de relatie van die

Veen (1977) geeft voor 1966. De door ons gevonden lengte-massa relatie van ammodytidae verloopt echter veel minder steil dan die van Veen (1977). Een mogelijke verklaring hiervoor is, dat de sterns in 1992-1994 een andere prooi soort hebben gegeten. De relatie tussen lengte en massa van smelt (maximale lengte 35 cm) en zandspiering (maximale lengte 20 cm) zal ongetwijfeld enigszins van elkaar verschillen (Muus 1966). Maar het is ook mogelijk, dat er sprake is van een verschil in groeisnelheid van de ammodytidae tussen 1966 en 1992-1993. Van haring is bekend, dat zulke verschillen veroorzaakt kunnen worden door dichtheidsafhankelijke effecten (A. Corten), maar ook verschillen in de voedselbeschikbaarheid van ammodytidae kunnen een rol spelen.

Aandeel prooi soorten

Het aandeel van de verschillende prooi soorten in het dieet van de sternekuikens in 1992-1993 verschilt niet wezenlijk van de gegevens die Veen (1977) geeft voor de periode 1966-1970. In de studie van Veen (1977) bedroeg het aandeel van ammodytidae 30,8-64,3% en het aandeel van clupeiden 34,0-66,5%. In 1966-1970 was het aandeel van de overige vissoorten iets hoger (tot 1,6% van het totale voedselaanbod) dan in 1992-1993, maar dit verschil is zo klein dat er geen reden is om een verschil in dieetsamenstelling tussen de twee periodes te veronderstellen. In 1994 is er echter wel een grote verandering in voedselsamenstelling waargenomen (eigen gegevens). In dit jaar werden, zowel op Hompelvoet als op Griend, voornamelijk clupeiden naar de kolonie aangevoerd (op Griend zelfs meer dan 90% van alle aangevoerde prooiën) (de Kraker & Derks 1994). Het is echter nog onduidelijk in hoeverre dit verschil te wijten is aan een afname van de ammodytidae-stand of aan een toename van de clupeiden-stand in de foerageergebieden van de grote stern. Bestandsopnames van de verschillende prooivissen in het foerageergebied rond Griend, uitgevoerd door het RIKZ, duiden er echter op dat er in 1994 weinig ammodytidae aanwezig waren (J.H.M. Schobben). Het is nog onduidelijk wat deze verschuiving in het dieet van de grote stern voor gevolgen heeft gehad op de groei en overleving van de sternekuikens. Maar het lijkt erop, dat in 1994 de hoeveelheid aangebrachte clupeiden ruim voldoende was om in de voedselbehoefte van de kuikens te voorzien.

Aanvoer

Aangezien Veen (1977) voor 1966 alleen het aantal gegeten prooiën per dag geeft, is het niet mogelijk om de aanvoer in 1966 rechtstreeks te vergelijken met 1992-1993. Bovendien was Veen (1977) niet in staat om de kuikens langer dan de eerste vijf dagen te volgen. Er kunnen dus alleen uitspraken over verschillen tijdens de eerste vijf levensdagen worden gedaan. Vooral in 1992 (iets meer dan 4 prooiën/kuiken/dag), maar ook in 1993 (ongeveer 5 prooiën/kuiken/dag), was het aantal gegeten vissen laag in vergelijking tot 1966 (14 prooiën/kuiken/dag). De aanvoer van vis was in 1992 en 1993 (respectievelijk 5 en 8-9 prooiën/kuiken/dag) zelfs lager dan het aantal gegeten vissen in 1966. De gegevens van Veen (1977) hebben echter betrekking op dagen met een gemiddelde windsnelheid van minder dan 10,3 m/s. Maar ook in 1992-1993 is het tijdens de eerste vijf levensdagen weinig voorgekomen dat het harder woei dan 10,3 m/s, zodat gesteld kan worden dat de aanvoer in 1992-1993 veel lager was dan in

1966-1970.

Ook in kolonies in het buitenland was de prooiaanvoer (gezien over de gehele kuikenfase) hoger (7-15 prooien per kuiken per dag) dan in 1992 op Griend (Pearson 1968, Isenmann 1975, Campredon 1978). Dit is een sterke aanwijzing, dat de voedselaanvoer wel eens beperkend kan zijn geweest voor een verdere groei van de populatie. Vooral in 1992 was de aanvoer erg laag, en bleef de groeisnelheid en de conditie van de kuikens achter vergeleken met 1993. Dit komt overeen met resultaten voor kleine mantelmeeuwen *Larus fuscus* op Terschelling. Bijvoerexperimenten resulteerden in 1992, maar niet in 1993, tot een toegenomen groeisnelheid en overleving van kuikens van de kleine mantelmeeuw (Spaans *et al.* 1994, Bukacinski *et al.* 1995).

Veel auteurs tonen een relatie aan tussen voedselbeschikbaarheid (of prooidichtheid in de foerageergebieden) en het aantal broedparen van zeevogels (Monaghan *et al.* 1989, Vader *et al.* 1990, Bailey 1991, Anker-Nilssen & Barrett 1991, Newton 1994). Waarschijnlijk besluit een groot deel van de populatie in slechte voedsel jaren niet te broeden. Maar het is ook mogelijk dat zij elders gaan broeden. Het fenomeen dat een populatie bestaat uit een groep broedende en een groep niet-broedende individuen, is wijd verspreid onder vogels. Van veel soorten is bekend, dat de populatie bestaat uit een relatief grote groep van niet-broedende individuen, die ieder jaar opnieuw besluiten of ze wel of niet gaan broeden (Smith & Arcese 1989, Newton 1991, Aebischer & Wanless 1992). Het is mogelijk, dat alleen de sterns die bij de actuele voedselsituatie in staat zijn voldoende voedsel voor zowel zichzelf als voor en hun kuikens te bemachtigen, besluiten om te gaan broeden. In voedselrijke jaren zullen dus meer sterns besluiten om te gaan broeden. Dit betekent, dat niet zozeer het broedsucces (aantal uitgevlogen kuikens per broedpaar), maar eerder het aantal broedparen een indicatie geeft van de voedselbeschikbaarheid in het betreffende jaar. In dit kader viel de toename in het aantal broedparen van de grote stern op Griend van 6600 in 1992 (relatief lage voedselaanvoer) naar 7600 in 1993 (relatief hoge voedselaanvoer) te verwachten. Het gemiddelde broedsucces voor het gehele eiland was daarentegen in beide jaren relatief hoog en in 1992 (0,88 uitgevlogen kuikens/paar) zelfs hoger dan in 1993 (0,65 uitgevlogen kuikens/paar) (Brenninkmeijer & Stienen 1992b, 1993). Ook het totale aantal kuikens dat in 1992 is uitgevlogen (5800) is groter dan in 1993 (4900). Het verschil in broedsucces tussen 1992 en 1993 valt waarschijnlijk grotendeels te verklaren door verschillen in wind (via aanvoer en roof). Het lijkt er dus op, dat het aantal broedparen van de grote stern een goede indicator vormt voor de prooidichtheid in het voorjaar, terwijl het broedsucces een indicatie geeft van de actuele voedselbeschikbaarheid voor de kuikens onder invloed van wind. Aangezien het aantal broedparen sinds 1985 niet meer zo laag is geweest als in 1992, impliceert dit dat 1992 waarschijnlijk een extreem slecht voedseljaar is geweest.

Het is opmerkelijk, dat het aantal aangevoerde vissen vrijwel constant blijft wanneer de kuikens opgroeien. De groeiende energiebehoefte van de kuikens wordt bijna geheel gecompenseerd door het aanbrengen van grotere prooien en niet zozeer door een verhoogde aanvoer. Het lijkt er dus

op, dat de aanvoer van prooien een beperkende factor is voor de groei van de kuikens. Aangezien kuikens onder optimale omstandigheden in het laboratorium sneller groeien dan in het veld (vergelijk Klaassen *et al.* 1992b), is het immers niet aannemelijk dat de snelheid van de stofwisselingsprocessen beperkend is. Potentiële verklaringen voor een beperkte prooiaanvoer zijn de afstand tot het foerageergebied (duur van de foerageervluchten is beperkend), of de voedselbeschikbaarheid in het foerageergebied (vissucces is beperkend). Uit hoofdstuk 4 blijkt, dat er in vergelijking met 1970 geen grote verschuiving van foerageergebied is opgetreden. Dus moet de verklaring voor de lagere prooiaanvoer in 1992-1993 gezocht worden in een afname van de voedselbeschikbaarheid. Een lage voedselbeschikbaarheid kan veroorzaakt worden door een lage visdichtheid, maar ook door een slecht doorzicht van het water (hoofdstuk 3). Er is waarschijnlijk geen grote verandering opgetreden in doorzicht in de periode 1992-1993, maar dit is niet gemeten. Er heeft in deze periode wel een enorme verandering in visaanvoer plaatsgevonden. De oorzaak moet dus waarschijnlijk gezocht worden in de aanwezigheid van de prooivissen. Er is echter niets bekend over de stand aan prooivissen in de foerageergebieden van de op Griend broedende sterns. Het aantalsverloop van jonge haring in de totale Noordzee (Corten 1990, Knijn *et al.* 1993) is wel bekend en is sterk gerelateerd aan het aantalsverloop van de in Nederland broedende grote sterns (Brenninkmeijer & Stienen 1994a). Dit laatste moet echter gezien worden als een ruwe indicatie voor een verband tussen het aantal prooivissen en het aantal broedparen. De relatie betreft immers alleen maar jonge haring, die slechts een deel vormt van het totale dieet van de grote stern. Bovendien betreft de relatie het haringbestand in de gehele Noordzee en niet van het lokale foerageergebied. Voor een beter inzicht in de relatie tussen het aantal broedparen en de visdichtheid is een uitgebreide bestandsopname van alle prooivissen in het foerageergebied van de op Griend broedende sterns noodzakelijk.

Het lijkt er op, dat de sterns een verlaagde aanvoer proberen te compenseren door grotere prooien aan te brengen. Zowel de gemiddelde lengte als de mediane lengte van de aangevoerde clupeiden en ammodytidae was in 1992-1993 veel groter dan in 1966-1970. In 1966-1970 was de meerderheid van de aangevoerde clupeiden 4-5 cm lang, terwijl in 1992-1993 de meerderheid van de aangevoerde clupeiden 8-10 cm lang waren. De lengteverdeling van de aangevoerde ammodytidae in 1992-1993 komt vrij goed overeen met de lengteverdeling in 1966-1970. Het is echter niet geheel duidelijk of het onderzoek van Veen (1977) eveneens kuikens van 0 tot ongeveer 30 dagen oud betreft, dan wel kuikens van 0-5 dagen oud. Maar zelfs wanneer we uitgaan van kuikens van 0-5 dagen oud, werden in 1992-1993 veel grotere clupeiden aangevoerd dan in 1966-1970. De gemiddelde lengte van de aangevoerde ammodytidae was in dat geval in 1992-1993 iets kleiner dan in 1966-1970. Maar ook tussen 1992 en 1993 zijn er verschillen in prooilengte. In 1992 (relatief lage voedselaanvoer) waren zowel de aangevoerde clupeiden als de aangevoerde ammodytidae langer dan in 1993 (relatief hoge voedselaanvoer).

In 1992-1993 werden dus minder prooien aangevoerd, maar waren de prooien wel langer dan in de periode 1969-1970. Omrekening in massa

maakt duidelijk of de kuikens in 1992-1993 al dan niet een lagere energieopname hadden dan in 1966-1970. In het onderzoek van Veen (1977) aten kuikens van 1 dag oud ongeveer 15 g vis en kuikens van 5 dagen oud bijna 40 g onder normale windomstandigheden. In 1992-1993 aten kuikens van 0-4 dagen oud gemiddeld 9-13 g vis. Dus ook omgezet in massa is de voedselopname in 1992-1993 lager dan in 1966-1970. Op de Farne Islands (Engeland) kregen kuikens van 24-28 dagen oud ongeveer 13 prooien per dag van ongeveer 3 g te eten (Pearson 1968). Dit betekent een dagelijkse massaopname van ongeveer 39 g. Op Griend aten kuikens van dezelfde leeftijdscategorie dagelijks ongeveer 25 g (1993, kolonie 6) en 38 g (1993, kolonie 8). Isenmann (1975) geeft echter veel hogere waardes (125 g/kuiken/dag) voor bijna vliegvlugge kuikens. En Campredon (1978) geeft een gemiddelde aanvoer van 65 g/kuiken/dag.

Vergelijking met kuikens die in het laboratorium zijn grootgebracht, maakt duidelijk dat de energieopname in het veld vaak onder de basale energiebehoefte lag. Vooral in 1992 was de energieopname van kuikens, ouder dan twee weken, niet voldoende om in de basale energiebehoefte te voorzien. Dit is alleen mogelijk wanneer de kuikens hun vet- en eiwitreserves aanspreken. Ter compensatie van het tekort aan energieopname namen de kuikens van deze leeftijdscategorie in 1992 gemiddeld 5,3 gram per dag af in gewicht. Ook in 1993 voldeed de energieopname niet altijd aan de basale energiebehoefte. Deze periodes van energietekort werden meestal veroorzaakt door extreme windomstandigheden en liepen eveneens parallel aan een gewichtsafname van de kuikens (zie "invloed van wind").

De voedselsituatie was in de periode 1966-1970, hoewel beter dan in 1992-1993, waarschijnlijk ook niet optimaal. In deze periode groeide de populatie, in tegenstelling tot na 1986, weliswaar ieder jaar, maar de groei was minder snel dan in eerdere herstelperiodes (figuur 1). Mogelijk speelt de voedselsituatie ook hier een rol. In de periode 1966-1970 was de populatie veel kleiner (maximaal 1700 broedparen) dan in 1992-1993. Mogelijk werkt het onderliggende mechanisme als volgt. De actuele voedselsituatie bepaalt het maximale aantal broedparen in dat jaar. Daarbij gaan we ervan uit, dat er geen andere beperkende factoren zijn voor de populatiegrootte en dat de voedselsituatie het dragend vermogen ("carrying capacity") van het gebied bepaalt (Newton 1994). Hoe meer voedsel, des te meer sterns er kunnen broeden. De voedselsituatie bepaalt dus op welk niveau de populatie zal stabiliseren. Wanneer de populatie echter nog niet het maximum-aantal broedparen heeft bereikt, bepaalt de voedselsituatie in welke mate de populatie zal groeien. In dat geval betekent een gunstig voedseljaar, dat de groeisnelheid van de kuikens relatief hoog is en de kuikens een goede conditie hebben vlak voor het uitvliegen (uitgaande van gunstige windomstandigheden). Mogelijk hebben deze kuikens een relatief hoge overlevingskans (zie beneden). Enkele jaren later kunnen dan relatief veel van deze individuen aan het potentiële aantal broedende sterns worden toegevoegd. Wanneer de omstandigheden gunstig blijven, zal de populatie na een aantal jaren het maximale aantal broedparen hebben bereikt. Daarna spelen kleine fluctuaties in het voedselaanbod mogelijk een belangrijke rol. Een ongunstig voedseljaar betekent, dat relatief weinig adulte sterns besluiten om te gaan broeden en dat er zich relatief veel sterns in de "pool" van

niet-broeders bevinden of elders gaan broeden. Fluctuaties in het voedsel-aanbod bepalen in een stabiele populatie dus rechtstreeks de grootte van de broedpopulatie. Bovendien zal de rekrutering ongeveer drie jaar na het ongunstige voedseljaar relatief gering zijn (weinig broedparen en laag broedsucces).

Invloed van wind

Zoals bekend heeft wind een zeer grote invloed op de voedselopname van de kuikens van de grote stern (o.a. Veen 1997, Gorke 1990). Bij harde wind is de aanvoer laag en de roverij door kokmeeuwen hoog (zie "roverij door kokmeeuwen"). De lage prooiaanvoer wordt veroorzaakt door een laag vissucces bij harde wind (Dunn 1973, Taylor 1983). Bovendien kan harde wind de ruimtelijke verspreiding van de vissen beïnvloeden (Birkhead 1976, Safina & Burger 1988, Frank & Becker 1992). Het is echter opmerkelijk, dat in ons onderzoek de aanvoer van clupeiden afnam met de windsnelheid, maar de aanvoer van ammodytidae niet. Mogelijk worden de ammodytidae gevangen in de luwte van Terschelling en Vlieland, waar de sterns minder last ondervinden van wind (zie ook hoofdstuk 4).

Modelmatige benadering van de groeisnelheid in relatie tot leeftijd en wind laat zien, dat vooral oudere kuikens als gevolg van harde wind al snel in gewicht afnemen, terwijl relatief jonge kuikens nog vrij lang in gewicht toenemen. Desondanks hebben jonge kuikens een kortere levensverwachting. Uitgaande van het gepresenteerde model is te verwachten, dat jonge kuikens in "slechte conditie" een stormperiode (windsnelheid 15 m/s) van ongeveer 7 dagen kunnen doorstaan en wanneer ze in "goede conditie" zijn zelfs nog langer. Oudere kuikens in "slechte conditie" kunnen ongeveer 10 dagen in leven blijven in een stormperiode. Bij dit model is er steeds van uitgegaan, dat kuikens in "slechte conditie" gevoeliger zijn voor harde wind dan kuikens in "goede conditie". Dit suggereert, dat een verschil in kuikenkwaliteit van invloed is op de groeisnelheid. Het kan evenwel ook zijn dat verschil in ouderkwaliteit (verschil in prooiaanvoer of afweer tegen rovende kokmeeuwen) deze conditieverschillen van de kuikens verklaart. Maar waarschijnlijk is de werkelijkheid nog iets ingewikkelder en spelen in het veld, buiten de kwaliteit van ouders en kuikens, tevens nog andere factoren een rol.

In de periode 1992-1994 heeft het nooit langer dan vijf dagen gestormd, zodat we niet in staat waren om de voorspellingen van het model te toetsen. In de literatuur hebben stormperiodes van vijf dagen tot meer dan een week een sterk verhoogde kuikenmortaliteit tot gevolg, maar is een stormperiode van 3 dagen niet van invloed op de kuikensterfte (Dircksen 1932, Rooth 1958, 1965, Boecker 1967, Salt & Willard 1971, Beijersbergen 1976, Veen 1977). Dit komt dicht in de buurt van de aan de hand van het model voorspelde periode van 7 dagen. Er wordt algemeen aangenomen dat een stormperiode in de eerste levensdagen vooral zijn slachtoffers eist onder kuikens die toch al ten dode zijn opgeschreven, voornamelijk B-kuikens dus (Veen 1977). Dat wordt ook bevestigd door onze resultaten. Het kuiken dat als tweede in een nest is uitgekomen, krijgt doorgaans onvoldoende voedsel binnen om in de eerste levensdagen de basale energiebehoefte te dekken. Deze kuikens balanceren voortdurend op de rand van leven en dood. Op

dagen met een relatief hoge voedselaanvoer (weinig wind) worden prooien wel eens geweigerd door de A-kuikens. In zulke gevallen eet het B-kuiken de prooi meestal op. Het komt dan ook bijna nooit voor (waarschijnlijk in minder dan 1% van de gevallen), dat er twee kuikens per nest zijn grootgebracht. Als het B-kuiken de eerste dagen na het uitkomen overleeft, blijft dit kuiken meestal nog wel een dag of tien in leven. Na dag 12 waren er in de geprotocolleerde kolonies nauwelijks nog B-kuikens in leven. Dan begint ook de moeilijkste periode voor de kuikens. De energiebehoefte van de kuikens bereikt dan zijn maximum en blijft tot het uitvliegen relatief hoog (Drent *et al.* 1992). Bovendien beginnen de visroevende kokmeeuwen dan een aanzienlijke tol te eisen. De energieopname van oudere kuikens is vaak onvoldoende om in de basale behoefte te voorzien. Om voor het energietekort te compenseren, moeten de kuikens interen op hun vet- en eiwitreserves. Het is dan ook niet verwonderlijk dat vooral onder oudere kuikens grote verschillen in gewichten zijn gevonden (tot meer dan 100 g). Vooral bij relatief harde wind nemen oudere kuikens snel in gewicht af. Op Griend stierven in 1991 vrijwel alle halfwas kuikens tijdens een stormperiode van 14 dagen (Brenninkmeijer & Klaassen 1991). Dit ligt in de buurt van de aan de hand van het model voorspelde periode van 10 dagen. Ook in 1992-1993 vielen er tijdens dagen met harde wind wel slachtoffers onder de wat oudere kuikens. Maar meestal duurde de storm minder dan drie dagen en herstelden de kuikens zich weer vrij snel.

Om een beeld te krijgen van de invloed van wind op populatieniveau, is het echter van belang te weten welke fractie van de kuikens in slechte conditie verkeert. Bijna 32% van de kuikens jonger dan 15 dagen was in "slechte conditie", terwijl slechts 9% in "goede conditie" was. Dat zou betekenen, dat meer dan 30% van de kuikens een stormperiode van 7 dagen in de vroege kuikenfase niet zou overleven. In een kolonie met gemiddeld 1,3 kuiken per paar (gemiddelde 1992-1993) en een mortaliteit van 32%, zouden na een week storm nog 0,88 kuiken per paar in leven zijn. Als we er echter van uitgaan, dat het B-kuiken in de meeste gevallen al binnen enkele dagen na uitkomen sterft, komt het gemiddeld aantal kuikens per paar in de buurt van de 1. Na een week storm zouden dan nog 0,68 kuiken per paar in leven zijn. Dit komt dicht in de buurt van een gemiddeld broedsucces van 0,7 kuiken per paar (i.e. het gemiddelde broedsucces op Griend over de periode 1954-1991, Brenninkmeijer & Stienen 1992a). Bij deze berekening zijn andere mortaliteitsoorzaken echter uitgesloten en is ervan uitgegaan, dat alle kuikens die de storm hebben overleefd, inderdaad vliegvlug worden. Als we ervan uitgaan, dat er ook een gedeelte van de kuikens door o.a. predatie, onderkoeling, fysische afwijkingen en ongelukken nooit vliegvlug zal worden, komt het broedsucces al snel beneden het gemiddelde broedsucces van 0,7 kuikens per paar. Bovendien zal waarschijnlijk ook een deel van de kuikens uit de categorie "matige conditie" een stormperiode van een week niet doorstaan. En zeker wanneer de storm iets langer duurt, zullen er in deze categorie veel slachtoffers vallen.

De vraag is echter of kuikens die uiteindelijk uitvliegen altijd dezelfde levensverwachting hebben. Van andere soorten is bekend, dat kuikens met een lage groeisnelheid of een slechte conditie een geringere overlevingskans hebben dan hun goed groeiende soortgenoten (Garnett 1981, Kremantz *et*

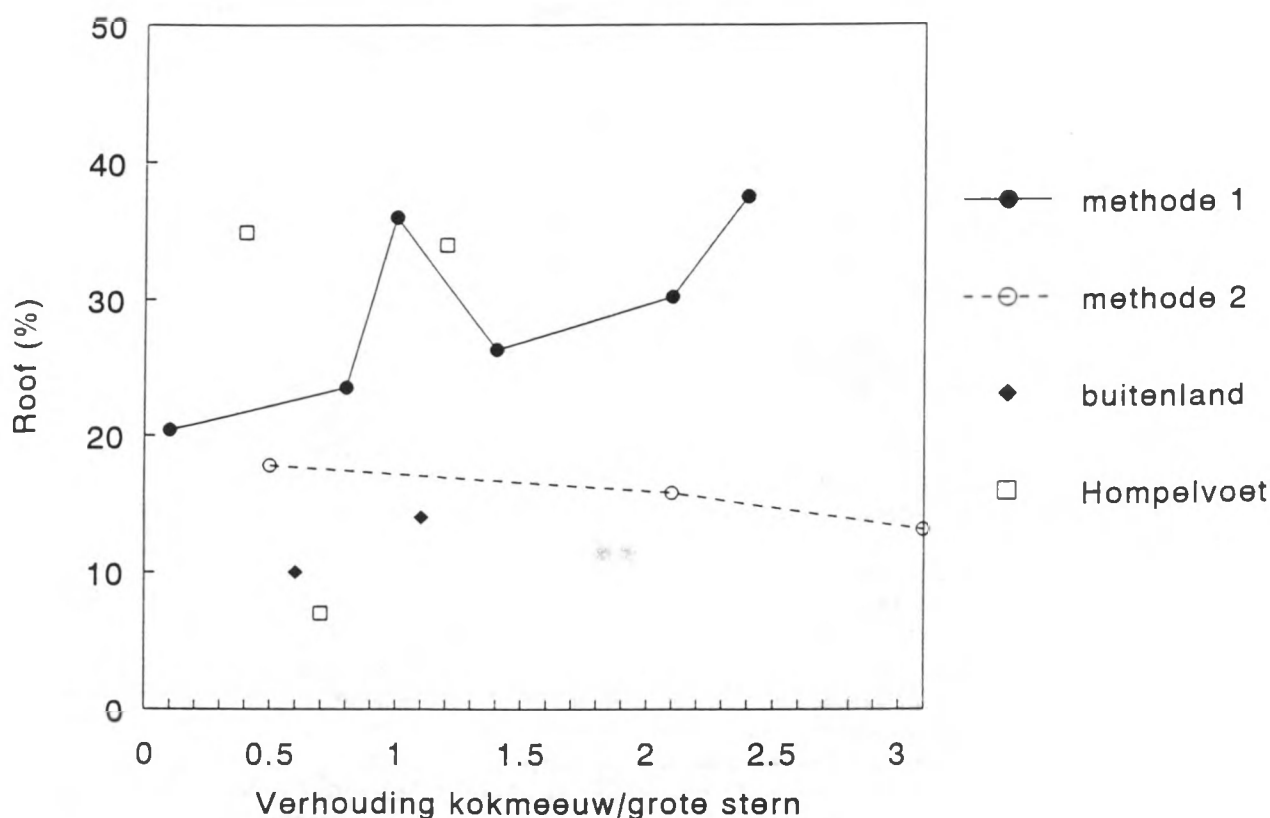
al. 1989, Richner 1989, Richner *et al.* 1989, Smith *et al.* 1989, Tinbergen & Boerlijst 1990, Hotchachka & Smith 1991, Magrath 1991). Ook bij de aan de grote stern verwante drieteenmeeuw *Rissa tridactyla* hebben langzaam groeiende kuikens een lagere overlevingskans na het uitvliegen (Coulson & Porter 1985). Om na te gaan of een dergelijk verband ook bij de grote stern bestaat, moet de komende jaren extra aandacht worden besteed aan de rekrutering van grote sterns. Een dergelijk verband zou namelijk betekenen, dat bij een eventuele monitoring van deze soort niet alleen het broedsucces (waar doorgaans, buiten jaren met langere stormperiodes, weinig variatie in zit), maar ook de groeisnelheid van de kuikens moet worden gemeten.

Rooverij door kokmeeuwen

Het aandeel van geroofde vis in 1992-1993 (13,1-17,8%) verschilt nauwelijks van de 17,8% die Veen (1977) geeft voor 1966. In de periode 1966-1970 was de roof volgens Veen (1977) veel hoger (tot 37,5%), maar deze waarden zijn niet te vergelijken met onze gegevens omdat er verschillende observatiemethodes zijn gebruikt. In 1966-1970 heeft Veen (1977) geen individuele kuikens gevolgd (methode II), maar heeft hij het lot van een willekeurige prooi gescoord (methode I). Bij toetsing in het veld bleek, dat bij methode I de roof waarschijnlijk overschat wordt, omdat prooioverdrachten waarbij enkele kokmeeuwen op de prooi azen, veel opvallender zijn dan (soms zeer snelle) prooioverdrachten waarbij geen kokmeeuwen aanwezig zijn. Waarnemingen die in 1993 volgens deze prooigerichte methode (methode I) zijn gemaakt, resulteerden in een roof van 30,2% (Geschiere 1993). Dit percentage komt weer overeen met de percentages die Veen (1977) geeft voor de periode 1966-1970.

Het lijkt er dus sterk op, dat het percentage geroofde vis, zoals gevonden in 1992-1993, niet verschilt van dat in de periode 1966-1970. Wanneer de verhouding kokmeeuw/grote stern wordt uitgezet tegen het percentage geroofde vis (figuur 20) zien we duidelijk, dat methode I hogere waardes oplevert en dat er volgens deze methode (II) geen verandering in de mate van kleptoparasitisme onder invloed van een veranderde verhouding kokmeeuw/grote stern waarneembaar is. Ook volgens de tweede methode lijkt er geen verband tussen de verhouding kokmeeuw/grote stern en de mate van roof. En ook het broedsucces van de grote stern is niet afhankelijk van de verhouding kokmeeuw/grote stern (Geschiere 1993).

Kleine veranderingen in de mate van kleptoparasitisme, zoals die te zien zijn in figuur 20, zijn waarschijnlijk veroorzaakt door verschillen in het tijdstip in de kuikenfase waarin men heeft gemeten. Mogelijk spelen ook verschillen in de dichtheid van de kokmeeuwen die in de directe nabijheid van de sternkolonie hebben gebroed, een rol. Zo zou het percentage geroofde vis in 1992 ongetwijfeld hoger liggen wanneer de kuikens gedurende de gehele kuikenfase waren geprotocolleerd. Ook spelen jaarlijkse fluctuaties in de voedselsituatie van de kokmeeuwen waarschijnlijk een rol bij de mate van kleptoparasitisme. Dit verband tussen voedselaanbod en kleptoparasitisme wordt duidelijk in periodes met harde wind en tijdens hoogwater. In zulke periodes is het voedselaanbod voor de kokmeeuw laag en blijven vaak beide ouders bij het nest (Veen 1977, Gorke 1990).



Figuur 20. Mate van kleptoparasitisme door de kokmeeuw in relatie tot de verhouding kokmeeuw/grote stern op Griend, op Hompelvoet en in het buitenland (naar De Smidt & Broekhuizen 1964, Beijersbergen 1976, Fuchs 1977, Veen 1977, Holthuijzen & Hoentjen 1979, Gorke 1990, Geschiere 1993, en gegevens uit deze studie). Het aantal broedende kokmeeuwen op Hompelvoet in 1971, 1972 en 1974 is afkomstig van de Database Kustbroedvogels RIKZ/SOVON.

Het aantal potentiële rovers neemt dan dus toe. Bovendien is de bedelintensiteit van de kokmeeuwenkuikens hoger in periodes van voedselschaarste (eigen waarneming), hetgeen een prikkel voor de ouders kan zijn om voedsel te halen. In zulke gevallen vormt de min of meer constante voedselaanvoer naar een kolonie grote sterns een goed alternatief.

De roofpercentages, zoals weergegeven in figuur 20, komen redelijk overeen met de roof in andere kolonies. Rooth (1965) noemt een roof van 3,0% en 25,1% (methode I) in respectievelijk 1961 en 1962 voor de Beer. Helaas is de verhouding kokmeeuw/grote stern op de Beer voor deze jaren onbekend. Ook de roofpercentages op Hompelvoet (methode I) (Beijersbergen 1976) komen vrij goed overeen met de roofpercentages op Griend. In vergelijking met buitenlandse kolonies is de roof in Nederland relatief hoog. In de Duitse Waddenzee werd in 1986-1988 gemiddeld 14% (methode I) van de aangevoerde prooien geroofd (Gorke 1990) en in Schotland in 1973-1974 ongeveer 10% (Fuchs 1977). In het onderzoek van Fuchs

(1977) steeg de roof van ongeveer 1% meteen na het uitkomen van de kuikens tot ongeveer 18% vlak voor het uitvliegen. Deze getallen zijn in overeenstemming met onze waarnemingen, ware het niet dat Fuchs (1977) volgens de eerste methode heeft geprotocolleerd.

Er zijn echter enkele punten in figuur 20 met opvallend lage roofpercentages (minder dan 25% volgens methode 1). In vrijwel alle gevallen betreft het hier jaren met relatief weinig broedende kokmeeuwen (140-800) (De Smidt & Broekhuizen 1964, Beijersbergen 1976, Fuchs 1977, Veen 1977), behalve in het onderzoek van Gorke (1990) waar 6200 kokmeeuwen broedden. In alle overige onderzoeken (roof meer dan 25% volgens methode 1) varieerde het aantal broedende kokmeeuwen tussen 1200 en 21.000. Het is mogelijk dat alleen wanneer er extreem weinig kokmeeuwen (< 1000) broeden, de rooverij relatief laag is en een relatie vertoond met het aantal kokmeeuwen. Maar dat wanneer het aantal broedende kokmeeuwen echter hoger ligt dan 1000 paren, de roof bij een toenemend aantal kokmeeuwen gelijk blijft.

Het is niet zo verwonderlijk, dat er geen relatie bestaat tussen de verhouding kokmeeuw/grote stern en de mate van kleptoparasitisme. In 1992-1993 had steeds een min of meer vast aantal kokmeeuwen per kolonie zich gespecialiseerd op het roven van vis. Ook Veen (1977) spreekt van enkele gespecialiseerde rovers. Maar in het onderzoek van Veen (1977) waren de rovers meestal niet-broedende juveniele kokmeeuwen, terwijl het in 1992-1993 voornamelijk broedende kokmeeuwen betrof. Waarschijnlijk bepaalt de dichtheid van de kokmeeuwenkolonie in de buurt van de sternkolonie en de grootte van de sternkolonie het aantal gespecialiseerde rovers per kolonie (paragraaf 2.3.6).

In overeenstemming met Veen (1977) en Gorke (1990) hebben wij eveneens een verhoogd kleptoparasitisme bij harde wind gevonden, waarbij met name ammodytidae meer werden geroofd. Bij een verlaagde aanvoer van clupeiden (zie "invloed van wind") wordt absoluut gezien evenveel geroofd als onder normale windcondities. In percentages uitgedrukt betekent dit, dat zowel de roof van clupeiden als de roof van ammodytidae toeneemt bij toenemende windsnelheid.

Volgens verscheidene auteurs (Fuchs 1977, Veen 1977, Beijersbergen 1976, Gorke 1990) vertonen kokmeeuwen een voorkeur voor relatief lange prooien. Deze relatie is echter ingewikkelder dan op het eerste gezicht lijkt. Immers de roof door kokmeeuwen neemt toe naarmate de sternekuikens ouder worden, maar daarmee neemt ook de lengte van de aangebrachte prooien toe. Het is dus de vraag of alleen de toenemende lengte van de prooien de toename in roof verklaart of dat deze toename ook nog te maken heeft met andere factoren. Gedacht kan worden aan een leerproces bij de kokmeeuwen of aan een verhoogde druk op de kokmeeuwenouders bij een toenemende energiebehoefte van hun opgroeiende kuikens. Het is onduidelijk of de, door andere auteurs genoemde, voorkeur voor langere prooien mede verklaard kan worden door de invloed van de leeftijd van de kuikens. Ondanks dat leeftijd voor een groot deel de schijnbare voorkeur van kokmeeuwen voor langere prooien verklaart, is er in ons onderzoek wel

degelijk een voorkeur voor langere prooien. Toch is de lengte niet voldoende om de voorkeur van de kokmeeuwen te verklaren. Immers dan zou je verwachten, dat de langere ammodytidae meer geroofd zouden worden dan de kleinere clupeiden, hetgeen niet het geval is. Wellicht bepaalt niet zozeer de lengte van de prooien, maar eerder de massa van de prooien de voorkeur van de kokmeeuwen.

Kolonieverschillen

Het vestigingspatroon van de grote sterns op Griend vertoont altijd een optimum-curve (Veen 1977, Stienen & Brenninkmeijer 1995). Het aantal sterns dat zich per dag vestigt, neemt in eerste instantie snel toe en neemt daarna geleidelijk weer af. Vaak is er nog sprake van een tweede vestigingsgolf, die hetzelfde patroon vertoont. Veen (1977) toonde aan dat vroeg broedende vogels zowel een hoger uitkomstsucces (percentage uitgekomen eieren) als een hoger uitvliegsucces (percentage uitgevlogen kuikens) hadden dan laat broedende vogels. Volgens Veen (1977) werd een groot deel van het verschil in uitkomstsucces verklaard door verschillen in kolonie-opbouw. In zijn onderzoek broedden late vogels meestal niet of nauwelijks in kolonieverband en hadden daarom een verhoogde kans op predatie van de eieren. Maar ook het feit dat de laat broedende individuen meestal uit jonge, onervaren vogels bestonden, verklaarde voor een belangrijk deel het verlaagde uitkomstsucces (Veen 1977).

In het onderhavige onderzoek, was er echter ook in de late kolonie sprake van een hoge mate van synchronisatie van de eileg. Ook de koloniegrootte (460 en 475 broedparen respectievelijk in kolonie 6 en 8) en de nestdichtheid (eigen waarnemingen) verschilden nauwelijks in beide kolonies (Brenninkmeijer & Stienen 1993). Opmerkelijk is echter, dat het uitkomstsucces vrijwel gelijk was in beide kolonies (88% en 90% respectievelijk in kolonie 6 en kolonie 8) (Brenninkmeijer & Stienen 1993). Dit suggereert dat er geen verschil in leeftijd bestaat tussen de oudervogels van beide kolonies, of dat dit verschil het uitkomstsucces niet heeft beïnvloed. Kolonie 9, die zich drie weken later vestigde dan kolonie 8, had wel een zeer laag uitkomstsucces (21%) en uitvliegsucces (0%) (Brenninkmeijer & Stienen 1993). Het is aannemelijk dat kolonie 9 bestond uit onervaren vogels. Toch denken we dat ook de vogels uit kolonie 8 nog relatief onervaren waren. Vooral tijdens de eerste dagen na het uitkomen van de eieren gedroegen de oudervogels in kolonie 8 zich onwennig. Vaak kwamen ze met te grote prooien aan, die de kuikens niet door konden slikken. Het aandeel van de rest-prooien tijdens de eerste 5 levensdagen van de kuikens is in kolonie 8 dan ook vrij groot (figuur 4). Bovendien hebben we meerdere malen waargenomen, dat er in kolonie 8 jonge kuikens werden gepredeerd door kokmeeuwen en stormmeeuwen. In kolonie 6 en in de kolonie in 1992 kwam dit veel minder vaak voor (eigen waarnemingen). Het is aannemelijk dat het in kolonie 8 voornamelijk vogels betrof die pas weinig (0-2 jaar) broedervaring hadden, terwijl kolonie 9 voornamelijk uit totaal onervaren vogels bestond.

Het lijkt er op, dat kuikens die eenmaal de eerste vijf dagen in kolonie 8 hebben overleefd, geen nadelige effecten hebben ondervonden van het feit dat ze laat in het seizoen zijn geboren. Na de eerste vijf levensdagen waren de kuikens in de late kolonie (kolonie 8) zelfs in het voordeel, aangezien de

roof in kolonie 8 lager was dan in kolonie 6, bij een gelijke aanvoer in beide kolonies. Maar door de relatief hoge kuikenpredatie onder jonge kuikens is het percentage jongen dat daadwerkelijk is uitgevlogen toch iets kleiner dan in kolonie 6 (49% en 44% respectievelijk in kolonie 6 en kolonie 8) (Brenninkmeijer & Stienen 1993). Het uiteindelijke broedsucces in de vroege kolonie (0,73 vliegvlugge kuikens per paar) was daardoor hoger dan in de late kolonie (0,62 vliegvlugge kuikens per paar).

Buiten het verschil in uitkomstdatum waren er nog enkele kenmerkende verschillen tussen deze twee kolonies. Kolonie 6 was gevestigd in het midden van een dichtbezette kokmeeuwenkolonie (meer dan 100 kokmeeuwendennesten binnen een straal van 1 meter rond de grote sternekolonie). De eerste eieren van deze kokmeeuwenkolonie kwamen enkele dagen eerder uit dan de eerste eieren in de sternekolonie. Op het moment dat in kolonie 8 de eerste eieren uitkwamen, was het merendeel van de kokmeeuwenkuikens op Griend reeds in de late kuikenfase. Bovendien broedden er in de directe nabijheid van deze kolonie relatief weinig kokmeeuwen (10-20 kokmeeuwen binnen een straal van 1 meter rond de sternekolonie).

Mogelijk verklaart het verschil in kokmeeuwendichtheid in de directe nabijheid van de kolonie het verschil in kleptoparasitisme. Omdat ook de geprotocolleerde kolonie in 1992 in het midden van een dichtbezette kokmeeuwenkolonie was gevestigd, is te verwachten dat hier de roof eveneens hoger was dan in kolonie 8 in 1993. Gecorrigeerd voor invloeden van leeftijd en wind, was de roof (N/kuiken/dag) gelijk in beide jaren (tabel 5). Uitgedrukt in percentages, was de roof in 1992 inderdaad hoger.

Maar ondanks dat het kleptoparasitisme later in het seizoen minder groot is, besluit de meerderheid van de grote sterns op Griend toch om vroeg te broeden. Vroeg broeden heeft als voordeel dat het broedseizoen samenvalt met het broedseizoen van de kokmeeuwen. Het broeden in de nabijheid van kokmeeuwen eist weliswaar zijn tol (predatie van eieren en jonge kuikens en roverij van vis door de kokmeeuwen), maar heeft als voordeel dat de kokmeeuwen optreden als buffer tegen grondpredator en een actieve rol spelen in het verjagen van luchtpredatoren (veen 1977). Wanneer de sternekuikens een week oud zijn, zijn ze meestal te groot om als prooi te dienen voor de belangrijkste predatoren (behalve zilverbreeuwen). De nabijheid van kokmeeuwen heeft dan eigenlijk alleen maar nadelen (kleptoparasitisme) en het is mogelijk, dat de kuikens om die reden enkele dagen na het uitkomen van het B-kuiken vaak worden weggeleid van de oorspronkelijke nestplaats (Veen 1977). Toch is dit weggeleiden niet altijd even gunstig. Bij waarnemingen aan vrij rondlopende (niet omrasterde) kuikens in 1993, variërend van 0 tot 3 weken oud, werd 30,2% van de aangevoerde prooien geroofd (Geschiere 1993). Deze waarnemingen zijn echter gedaan volgens de prooigerichte methode (methode I) en leveren daardoor hogere waarden op (zie "roverij door kokmeeuwen"). Ze maken echter wel duidelijk dat er ook van "vrije" kuikens een aanzienlijk deel van de prooien geroofd wordt. Pas in de laatste week voor het uitvliegen bevinden de meeste kuikens zich veelal op het strand (waar zich slechts weinig kokmeeuwen bevinden) en hebben ze waarschijnlijk minder last van roverij.

Individuele protocollen

Hoewel de individuele protocollen in grote lijnen overeenkomen met het verwachtingspatroon, zijn er ook uitzonderingen. Op sommige dagen met harde wind eet een individu bijvoorbeeld veel meer dan verwacht. Zulke uitzonderingen kunnen door enorm veel factoren worden veroorzaakt. Een belangrijke oorzaak van de grote spreiding in de gevens is, dat een gemiddeld kuiken ongeveer zes prooien per dag eet. Een afwijking van 1 prooi op het dagelijks gemiddelde is dus al relatief groot.

Het aandeel van de aangevoerde prooien dat daadwerkelijk wordt gegeten, is onder andere afhankelijk van de roofkans. De roofkans van een vis is afhankelijk van het aantal vissen dat op dat moment in de kolonie wordt aangevoerd. Hoe meer vissen er tegelijk worden aangevoerd, des te kleiner de kans op roof (Rooth 1965). In het veld is gebleken (eigen waarnemingen), dat ook de plaats in de kolonie een belangrijke rol kan spelen voor de kans op roof. Hoge vegetatie in de buurt van het kuiken kan het aanvliegen bemoeilijken en dus de roofkans verhogen. De afstand tot het dichtstbijzijnde kokmeeuwnest is waarschijnlijk ook van belang voor de kans op roof. Verder kan de nabijheid van soortgenoten, vooral wanneer de kuikens al wat ouder zijn, een negatief effect hebben op de prooi-opname. Soms hebben rondom een bedelend kuiken enkele adulte grote sterns (waarschijnlijk jonge, niet broedende vogels) postgevat, waarvan de aanvliegende oudervogel veel hinder kan ondervinden (Smith 1975). De prooi wordt dan na eindeloze aanvliegpogingen alsnog geroofd door kokmeeuwen, die gebruik maken van deze situatie. Oudere kuikens zitten vaak enkele dagen op dezelfde (ongunstige) plek, waarna ze een nieuwe (betere) plek in gebruik nemen. Wanneer de kuikens al wat ouder zijn, gaan in sommige gevallen beide ouders tegelijk foerageren en laten dan hun kuiken alleen achter in de kolonie. De tijd dat beide ouders foerageren, varieert per ouderpaar en van dag tot dag en daarmee ook de invloed op de voedselaanvoer (eigen waarnemingen). Het feit dat beide ouders tegelijk gaan foerageren heeft als voordeel dat de visaanvoer toeneemt, maar als nadeel dat het achtergebleven kuiken veel gepikt wordt door naburige grote sterns (eigen waarnemingen). Daarnaast spelen mogelijk ook nog verschillen in de kwaliteit van de ouders en het kuiken een rol. De werking van al deze factoren bepaalt uiteindelijk de kans dat een prooi al dan niet geroofd wordt. Het is dan ook niet zo verwonderlijk dat er op individueel niveau grote afwijkingen van het verwachte patroon voorkomen.

Zulke uitzonderingen maken duidelijk, dat de natuur niet volledig in wiskundige vergelijkingen gevat kan worden. Een poging daartoe, zoals in dit hoofdstuk beschreven, benadert de werkelijkheid wel, maar sluit niet uit dat er grote individuele en dagelijkse verschillen bestaan. De in dit hoofdstuk gepresenteerde modellen zijn weliswaar allemaal gebaseerd op significante relaties, maar door de grote individuele variatie is het percentage verklaarde variantie vaak vrij laag.

Vooraf wanneer regressies zijn toegepast op het aantal geroofde en restprooien is het percentage verklaarde variantie soms zeer gering. De waarden

in deze twee categorieën zijn nog kleiner dan de gegeten prooien en een afwijking van slechts 1 prooi van het gemiddelde is een relatief groot verschil. Desondanks zijn we ervan overtuigd, dat de modellen in grote lijnen de werkelijkheid weergeven. Wanneer deze parameters gebruikt worden in een populatie-dynamisch model, moet er echter terdege rekening worden gehouden met grote individuele verschillen.

2.5 Conclusies

- Het aandeel van de verschillende prooi-soorten in het dieet van de kuikens in 1992-1993 is niet veranderd ten opzichte van 1966-1970.
 - Zowel uitgedrukt in aantal vissen als in massa vis was de prooiaanvoer in de periode 1992-1993 lager dan in de periode 1966-1970. En ook in vergelijking met buitenlandse kolonies was de prooiaanvoer op Griend, vooral in 1992, gering.
 - Vooral in 1992 was de prooiaanvoer erg laag en in de derde levensweek zelfs onvoldoende om in de basale energiebehoeftes van de kuikens te voorzien. Dit ging samen met een verminderde groei en conditie van de kuikens in dat jaar en een dieptepunt in het aantal broedparen sinds 1985.
 - De energieaanvoer naar de A-kuikens is doorgaans voldoende om in de basale energiebehoefte te voorzien. Naarmate de kuikens ouder worden is de energieopname, vooral door de toegenomen roof door kokmeeuwen, nog maar net genoeg om de kosten voor het basaal-metabolisme te dekken.
 - De resultaten duiden erop, dat de prooiaanvoer beperkend is voor een optimale groei van de kuikens. De oorzaak hiervoor moet naar alle waarschijnlijkheid gezocht worden in een beperkt voedselaanbod in de foera-geergebieden.
 - Zowel de energieopname als de daarmee gepaard gaande groeisnelheid en conditie van de kuikens worden in sterke mate beïnvloed door de wind. Verlaagde energieopname bij harde wind wordt veroorzaakt door een verminderde prooiaanvoer en een verhoogd kleptoparasitisme door kokmeeuwen.
 - Vooral in de vroege kuikenfase kan wind zijn slachtoffers eisen. Voor het merendeel van de jonge kuikens is een stormperiode van een week fataal. Oudere kuikens kunnen echter langere stormperiodes (tot 10 dagen) overleven.
 - Effecten van wind bepalen in hoge mate de variatie in het broedsucces, terwijl variaties in het aantal broedparen waarschijnlijk verband houden met de actuele voedselsituatie in het vroege voorjaar.
 - De toename van het aantal op Griend broedende kokmeeuwen noch de veranderde aantalsverhouding kokmeeuw/grote stern ten gunste van de kokmeeuw hebben invloed gehad op de mate van kleptoparasitisme door
-

de kokmeeuw. Mogelijk is alleen bij een zeer klein aantal broedparen van de kokmeeuw de roof relatief laag.

2.6 Aanbevelingen voor verder onderzoek

- Het verdient aanbeveling om verder onderzoek te verrichten naar de gevolgen van verschillen in groeisnelheid en conditie tijdens de kuikenfase op de overleving in het juveniele stadium. Het is duidelijk, dat er bij de grote stern enorme verschillen optreden in individuele groeisnelheid en conditie van kuikens. Bij veel vogelsoorten is aangetoond, dat langzaam groeiende kuikens een kleinere overlevingskans hebben na het uitvliegen (zie paragraaf 2.4). Een dergelijke relatie bij de grote stern zou van essentieel belang zijn voor een goede modellering van de populatie-dynamiek van deze soort.

- Daarnaast moet een uitgebreide bestandsopname van de prooivissen van de grote stern in het lokale foerageergebied van de populatie duidelijk maken of variaties in dit bestand het aantalsverloop van de grote stern kunnen verklaren. Gelijktijdig met de bestandsopname van de prooivissen moeten dan tellingen van het aantal foeragerende sterns en metingen van het doorzicht van het water worden verricht. Dit zal duidelijk maken of het verspreidingspatroon van de prooivissen overeenkomt met de verspreiding van de grote stern. Vervolgens kunnen afwijkingen van dit patroon meer inzicht geven in de foerageerstrategie van de grote stern. Hierbij kan gedacht worden aan een voorkeur voor relatief helder water (hoofdstuk 3) of aan een voorkeur voor minder windgevoelige foerageerplaatsen in periodes met storm.

3 INVLOED VAN HET DOORZICHT VAN HET WATER OP DE FOERAGEER MOGELIJKHEDEN VAN OVERWINTERENDE STERNS

3.1 Inleiding

3.1.1 Het onderzoek

Verscheidene auteurs maken melding van mogelijke relaties tussen de foerageermogelijkheden van vogels en het doorzicht van het water (Eriksson 1984, 1985, Haney & Stone 1988, Katzir & Labinger 1989, Brenninkmeijer & Stienen 1992a, Stienen & Brenninkmeijer 1992). Voor de grote stern zijn er echter nauwelijks gegevens beschikbaar over deze relaties. Haney & Stone (1988) vonden een negatief verband tussen het doorzicht van het water en het aantal aanwezige grote sterns. Deze auteurs noemen het eventuele belang van het gebruik van verschillende duiktechnieken bij verschillend doorzicht, maar geven hiervan geen resultaten. Er zijn ook geen gegevens bekend over het foerageersucces of het gebruik van verschillende duiktechnieken van de grote stern in relatie tot het doorzicht. Een dergelijke relatie met het doorzicht van het water kan echter wel een belangrijke rol spelen bij de keuze van een foerageer- of broedplaats van deze soort.

De laatste decennia is er sprake van een toenemende eutrofiëring van de kustzone van de Noordzee en de estuaria (Postma 1982, Cadée 1984, 1986, Cadée & Van Raaphorst 1994). Voor de Waddenzee is een significante trend aangetoond voor de concentratie aan zwevende stof voor de periode 1973-1990 (Waterloopkundig Laboratorium 1992). Hieruit blijkt, dat het gehalte aan zwevende stof tot 1982 is toegenomen en daarna weer geleidelijk is afgenomen. Zowel de primaire als de secundaire produktie in het westelijke deel van de Waddenzee is, onder invloed van een toegenomen fosfaatconcentratie, in de periode 1970-1988 met een factor drie tot vijf toegenomen (Cadée 1986, De Jonge 1990, De Jonge & Essink 1992). Een toename van de eutrofiëgraad kan gepaard gaan met een verandering in het doorzicht. Er zijn echter voor de Nederlandse situatie vooralsnog te weinig gegevens beschikbaar om een trend in het doorzicht van water hard te maken (Waterloopkundig Laboratorium 1992). Het is onduidelijk in welke mate de grote stern beïnvloed wordt door zulke veranderingen.

Er is ook weinig bekend over de relatie tussen visdichtheid en doorzicht, maar de variatie in de voedselbeschikbaarheid kan van grote invloed zijn op de prooiaanvoer (hoofdstuk 2). In het kader van het project WSV*SYSTEEM is het echter noodzakelijk, dat deze relaties nader worden onderzocht, om verdere modellering van de grote stern mogelijk te maken. Als onderzoeklokatie is Guinée-Bissau gekozen, een belangrijke overwinteringsplaats voor de grote stern. Gezien de grote verschillen in doorzicht binnen de Arquipelago (het doorzicht varieert van minimaal 0,2 m in de troebele wateren nabij de hoofdstad Bissau tot 3,5 m in het zuiden van de Arquipelago) is deze lokatie zeer geschikt om onderzoek te verrichten naar de relatie tussen het

doorzicht van het water en de foerageermogelijkheden van de grote stern. Bovendien is het doorzicht in de wateren van de Arquipelago vergelijkbaar met dat in de westelijke Waddenzee en de zuidelijke Noordzee boven Texel, Vlieland en Terschelling, het foerageergebied van de op Griend broedende grote sterns (figuur 35). Zo varieerde het doorzicht in de Waddenzee rond Griend tussen 6 en 17 juni 1994 van 0,5 m tot 3,0 m (RIKZ-metingen, J.H.M. Schobben).

3.1.2 De expeditie

Sinds 1980 zijn er vier expedities naar Mauretanië geweest (Altenburg *et al.* 1982, Ens *et al.* 1989, 1990) en drie naar Guinée-Bissau (Poorter & Zwarts 1984, Zwarts 1985, Altenburg & Van der Kamp 1986, Zwarts 1988, Salvig *et al.* 1994). Daaruit is onder meer gebleken, dat de Banc d'Arguin in Mauretanië en de Arquipelago dos Bijagos in Guinée-Bissau voor miljoenen zee- en kustvogels het eindpunt van hun Oostatlantische trekroute vormen (Smit & Piersma 1989). Een groot deel van deze vogels verblijft in het voor- en najaar in de Nederlandse Waddenzee of broedt in Nederland. Ook overwinteren verscheidene soorten sterns, waaronder de grote stern, in grote aantallen in de kustzone van Guinée-Bissau. Tijdens de WIWO-expeditie naar Guinée-Bissau in de winter van 1986/1987 is met behulp van laagwatertellingen 23% van het intergetijdegebied van Guinée-Bissau geïnventariseerd (Zwarts 1988). Hiermee is het aantal overwinterende grote sterns geschat op 5000 (1328 geteld) (Wymenga & Altenburg 1992). De belangrijkste delen van de Arquipelago zijn tijdens de expeditie van 1992/1993 opnieuw geteld (Asbirk 1993, Salvig *et al.* 1994). Er zijn tijdens deze expeditie ook een aantal nieuwe gebieden geteld, waardoor een nauwkeuriger schatting gemaakt is. In ongeveer 10% van het intergetijdegebied zijn 760 grote sterns geteld, waarmee het totale aantal op ongeveer 7500 wordt geschat. Dit is ongeveer 5% van alle 150 000 (in Afrika) overwinterende Europese grote sterns (Brenninkmeijer & Stienen 1992a). De expeditie, die duurde van half oktober 1992 tot eind mei 1993, omvatte naast een grootschalige watervogelinventarisatie ook onderzoek naar visen (verspreiding, soortenrijkdom en voedseloecologie) en bodemfauna (verspreiding, soortenrijkdom en groei). Verder zijn er geregeld steltlopers en sterns gevangen en gemeten. Bovendien is de energiehuishouding van steltlopers bestudeerd, alsmede de voedselbiologie van sterns. In dit hoofdstuk worden de resultaten van het onderzoek naar de relatie tussen de troebelheid van het water en foerageermogelijkheden van verscheidene soorten sterns besproken, met de nadruk bij de grote stern. Omdat niet overal en altijd grote sterns aanwezig waren, is ook het gedrag bestudeerd van andere sterns, zoals de dwergstern *Sterna albifrons*, de koningsstern *Sterna maxima*, de zwarte stern *Chlidonias niger*, de visdief, de lachstern *Gelochelidon nilotica* en de reuzenstern *Sterna caspia*.

3.2 Materiaal en methode

Vanaf de kust zijn met behulp van een telescoop (vergroting tot 60 x) voedselprotocollen gemaakt van foeragerende sterns. Daarbij is vooral gelet

op de duiktechniek, de prooigrootte en de prooi soort. Ook is gekeken of de stern individueel of in een groep foerageerde. De duiktechniek is onderverdeeld in drie categorieën, namelijk het duiken op grotere diepte, waarbij de stern volledig onder water verdwijnt (full plunge dive of FPD), het duiken in de bovenste waterlaag, waarbij de stern gedeeltelijk onder water verdwijnt (partial plunge dive of PPD) en het duiken aan het oppervlak, waarbij alleen de snabel van de stern het water raakt (contact dip of CD). Ook de niet-afgemaakte duiken (HALF) zijn geprotocolleerd, maar deze zijn in de berekeningen met de duiktechnieken niet meegenomen. De prooigrootte is geschat aan de hand van de snavel lengte van de foeragerende sterns (dwergstern gemiddeld 2,9 cm, grote stern 5,4 cm, koningsstern 6,2 cm) (Cramp 1985). De vissoort was meestal alleen te onderscheiden in rondvis, platvis en andere prooi soorten. In dit rapport is echter geen onderscheid gemaakt tussen de verschillende prooi soorten, aangezien meer dan 95% van de gevangen prooi en uit rondvis bestond.

Door de opzet van de expeditie is er veel van eiland naar eiland gereisd. Hierdoor is er in drie maanden tijd (van 15 november 1992 tot 7 februari 1993) op 12 verschillende plaatsen (figuur 21) in de Arquipelago gedurende een relatief korte periode (1 tot 3 dagen) geprotocolleerd (tabel 13). Zo is wel een goed algemeen inzicht ontstaan van de foerageerbiologie van de sterns, maar er is niet altijd genoeg tijd overgebleven om op iedere plek voldoende gegevens te verzamelen.

De hoogwatertijden zijn berekend aan de hand van een getijdetabel (Admiralty Tide Tables). Met behulp van een Secchi-schijf is tijdens het merendeel van de protocoldagen ieder uur het doorzicht van het water gemeten. Aangezien het merendeel van de sterns alleen vlakbij de kust foerageerde, is het doorzicht steeds gemeten in een transect van ongeveer 200 m dwars op de kustlijn. Het doorzicht neemt meestal geleidelijk toe vanaf de kustlijn in de richting van de geul. Daarom is steeds het gemiddelde doorzicht binnen dit transect genomen. En omdat het, door praktische bezwaren, niet altijd mogelijk was ieder uur en iedere dag te meten, is bij de verwerking van de resultaten het doorzicht ook nog gemiddeld per getij-fase (hoogwater = $\frac{3}{4}$ uur voor HW tot $\frac{3}{4}$ uur na HW, afgaand water = $\frac{3}{4}$ uur tot $5\frac{1}{4}$ uur na HW, laagwater = $\frac{3}{4}$ uur voor LW tot $\frac{3}{4}$ uur na LW, opkomend water = $5\frac{1}{4}$ uur tot $\frac{3}{4}$ uur voor HW). Tijdens de tweede periode (van 13-12-1992 tot 10-01-1993) is er, door technische problemen, helemaal geen doorzicht gemeten. Daarom is, op basis van de doorzichtgegevens uit de eerste en de derde periode, voor ieder gedragsprotocol een gemiddeld doorzicht per getijfase berekend of geïnterpoleerd aan de hand van gegevens van omringende dagen of plaatsen. Er is alleen tijdens de lichtperiode (tussen 7:00 en 19:00 uur) geprotocolleerd en geteld. Om de invloed van het tijdstip van de dag te bepalen, is elke dag opgedeeld in periodes van 2 uur (< 9:00, 9:00-10:59, 11:00-12:59, 13:00-14:59, 15:00-16:59 en $\geq 17:00$ uur). Na ieder protocol is het aantal foeragerende en rustende sterns geteld. De maximaal waargenomen aantallen zijn bij de verwerking van deze gegevens steeds per categorie (doorzicht, dagdeel, getijfase) gemiddeld.

Bij de behandeling van de verschillende soorten is de volgorde aangehouden van lichte naar zware sterns. De gemiddelde massa's van de in de winters

van 1986/1987 en 1992/1993 in Guinée-Bissau gevangen sterns nemen toe van de dwergstern ($42,2 \pm 3,2$ g, $N = 131$) via de zwarte sterns (64 g) en de grote sterns ($219,0 \pm 14,9$ g, $N = 59$) naar de koningsstern ($351,4 \pm 30,4$ g, $N = 35$) en de reuzenstern ($679,2 \pm 96,6$ g, $N = 17$). Deze massa's vallen binnen de range van die van (overwinterende) soortgenoten, vermeld in Dunning (1993). Ook de massa van de enige zwarte stern, die gevangen is (64 g), komt goed overeen met de gemiddelde massa van 36 soortgenoten uit Canada ($65,3 \pm 4,7$ g) (Dunning 1993).

De verwerking van de gegevens en de uitvoering van de statistiek is gebeurd met SPSS/PC+, versie 4.0. Bij alle toetsen is een betrouwbaarheidsgrens van 0,05 aangehouden voor significante verschillen en van 0,10 voor trends. Bij de berekeningen van relaties met het doorzicht van het water is met de Pearson's regressie-methode een eventueel lineair verband bepaald. Daarna zijn de punten apart voor tijdsduur statistisch "gewogen". De hierbij behorende R^2_w geeft dus het verklaarde deel van de variantie weer, nadat er voor de tijd is gecorrigeerd. Hierbij is de regressie coëfficiënt op minimaal 0,15 gesteld. Tevens is een Spearman rangcorrelatie (P_s 0,05) berekend, waarmee de invloed van "uiterste" punten wordt verkleind. Ook de relaties met getij en tijdstip van de dag zijn met een Spearman rangcorrelatie berekend. Er is bij de berekening van de invloed van het aantal sterns met een Anova gecorrigeerd voor getij en tijdstip van de dag. Bij de vergelijking van de verschillende duiktechnieken is met een χ^2 -test getoetst. Bij de verwerking van de gegevens is steeds het gemiddelde vissucces (het aantal gevangen vissen per uur), het gemiddelde vangsucces (het percentage geslaagde duiken) en de gemiddelde duikfrequentie (het aantal duiken per uur) per doorzicht genomen. De gegevens van alle per categorie geprotocolleerde individuen zijn per soort samengevoegd en als een aparte, onafhankelijke waarneming behandeld. De lengte van een individueel protocol varieerde van 19 tot 2280 sec (gemiddeld 299 sec, s.d. 280 sec). De gegevens zijn, tenzij anders vermeld, afkomstig van individueel vissende sterns (89,9% van de protocollen), omdat sterns die in een groep boven een zogenaamde "opwelling" van vis foerageren (10%), vaak afwijkende duikfrequenties, vis- en vangsuccessen hebben. Alleen protocollen waarin de sterns ook gefoerageerd - en dus al dan niet succesvol gedoken - hebben, zijn meegenomen in de berekeningen. Bovendien zijn alleen de punten die uit meer dan 300 sec waarneming per categorie (doorzicht, dagdeel, getijfase) bestaan, gebruikt voor figuren en berekeningen. De gegevens van bij Porcos en Orangozinho foeragerende sterns (19% van alle waarnemingen) zijn, tenzij anders vermeld, buiten de berekeningen gehouden, omdat deze sterns veel in, bij afgaand water ontstane, ondiepe poelen visten. Deze "visvijvers" bevatten zoveel gemakkelijk te bereiken prooien, dat de hierin foeragerende sterns een te sterk afwijkend foeragegedrag vertoonden.

In dit rapport worden de resultaten van de visdief en de lachstern niet besproken, omdat hiervan onvoldoende gegevens verzameld zijn (minder dan 25 waarnemingen en minder dan $1\frac{1}{2}$ uur protocol). De zwarte stern en de reuzenstern worden alleen zeer beknopt behandeld, omdat hiervan wat meer bekend is (respectievelijk 26 waarnemingen in 1,8 uur en 29 in 2,6 uur). De dwergstern, de grote stern en de koningsstern worden uitvoerig besproken, omdat van deze soorten voldoende gegevens verza-

meld zijn (respectievelijk 236 waarnemingen in 16,8 uur, 157 in 11,9 uur en 74 in 7,8 uur).

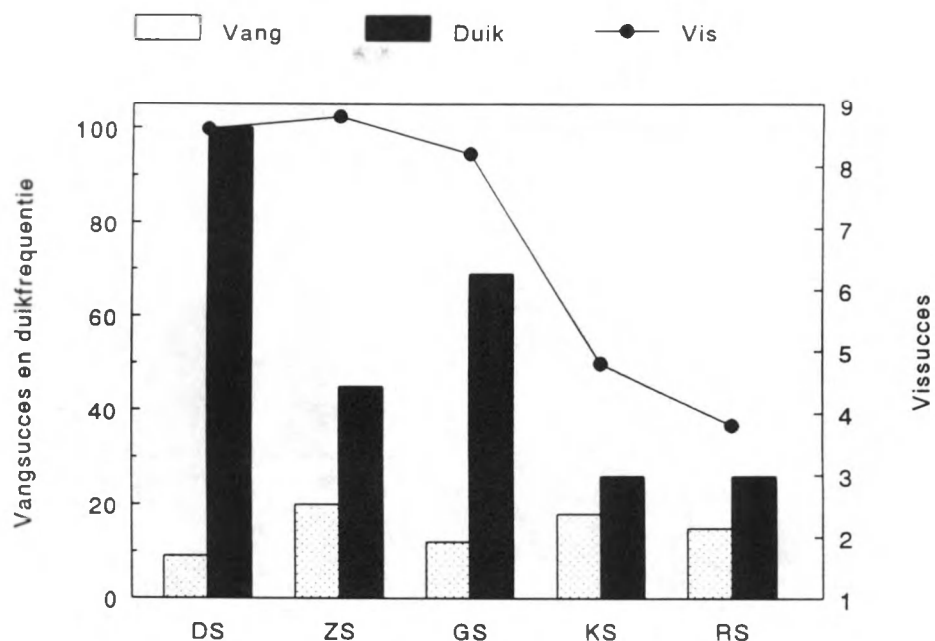


Figuur 21. Het onderzoekgebied in Guinée-Bissau (bovenste figuur, 1 = Cavalos, 2 = Rubane, 3 = Maio, 4 = Bolama, 5 = Bissau, 6 = Areias, 7 = Orangozinho, 8 = Prabís, 9 = Porcos, 10 = Enu, 11 = Egumbane, 12 = Galinhas). Op de satelielfoto is het verschil in troebeling van het water op de verschillende plaatsen zichtbaar (onderste figuur, foto Nationaal Lucht- en Ruimtevaartlaboratorium).

3.3 Resultaten

Foerageersucces

Van alle in Guinée-Bissau waargenomen sterns is het foerageersucces berekend. Hiervoor zijn het gemiddelde vissucces (het aantal gevangen vissen per uur), het vangsucces (het percentage geslaagde duiken) en de duikfrequentie (het aantal duiken per uur) bepaald. De gemiddelde duikfrequentie neemt af van dwergstern via zwarte stern, grote stern en koningsstern naar reuzenstern. Het gemiddelde vangsucces fluctueert sterk tussen dwergstern, zwarte stern, grote stern, koningsstern en reuzenstern. Deze twee parameters kunnen bij elkaar gevoegd worden tot het gemiddelde vissucces. Hiervoor is een geleidelijke afname te zien van dwergstern via zwarte stern, grote stern en koningsstern naar reuzenstern (figuur 22).

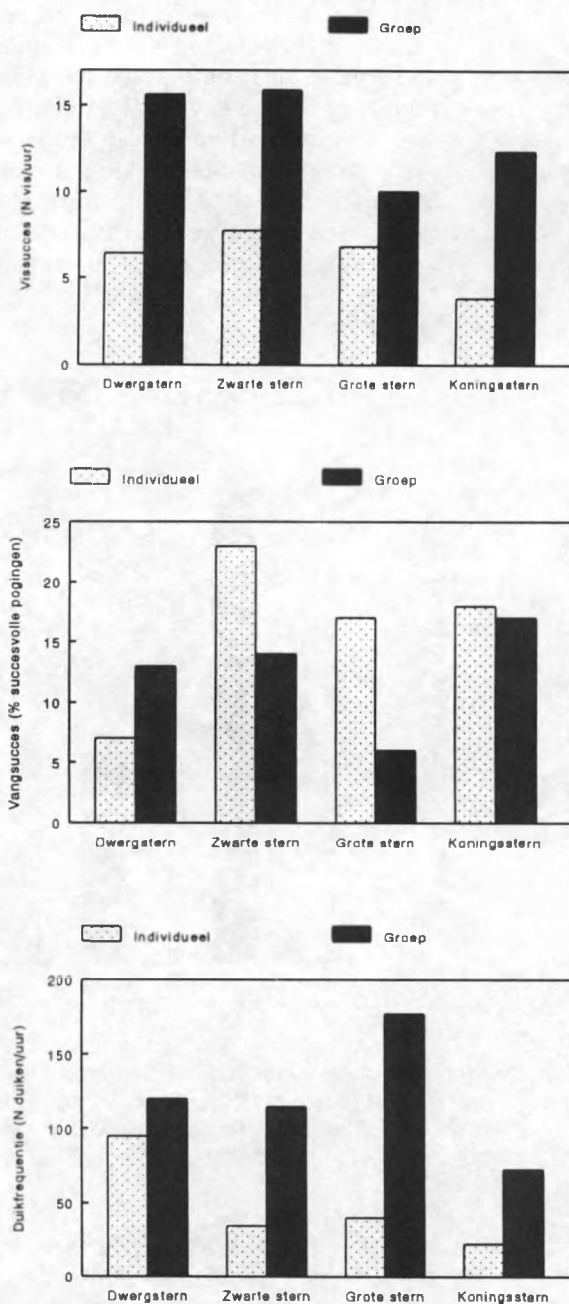


Figuur 22. De relaties tussen vangsucces (% succesvolle duiken) (Vang, linker Y-as), duikfrequentie (aantal duiken per uur) (Duik, linker Y-as) en vissucces (aantal gevangen vissen per uur) (Vis, rechter Y-as) van alle geprotocolleerde dwergsterns (DS), zwarte sterns (ZS), grote sterns (GS), koningssterns (KS) en reuzensterns (RS).

Foerageerstrategie

Voor de dwergstern, de zwarte stern, de grote stern en de koningsstern zijn er voldoende gegevens voorhanden om ook het verschil in foerageerstrategie (in een groep versus individueel foerageren) te berekenen. De duikfrequentie van in een groep foeragerende sterns is hoger dan van individueel foeragerende soortgenoten (figuur 23). Het vangsucces van in de groep foeragerende sterns is meestal lager dan van individueel vissende soortgenoten (figuur 23). Alleen van in de groep foeragerende dwergsterns is het

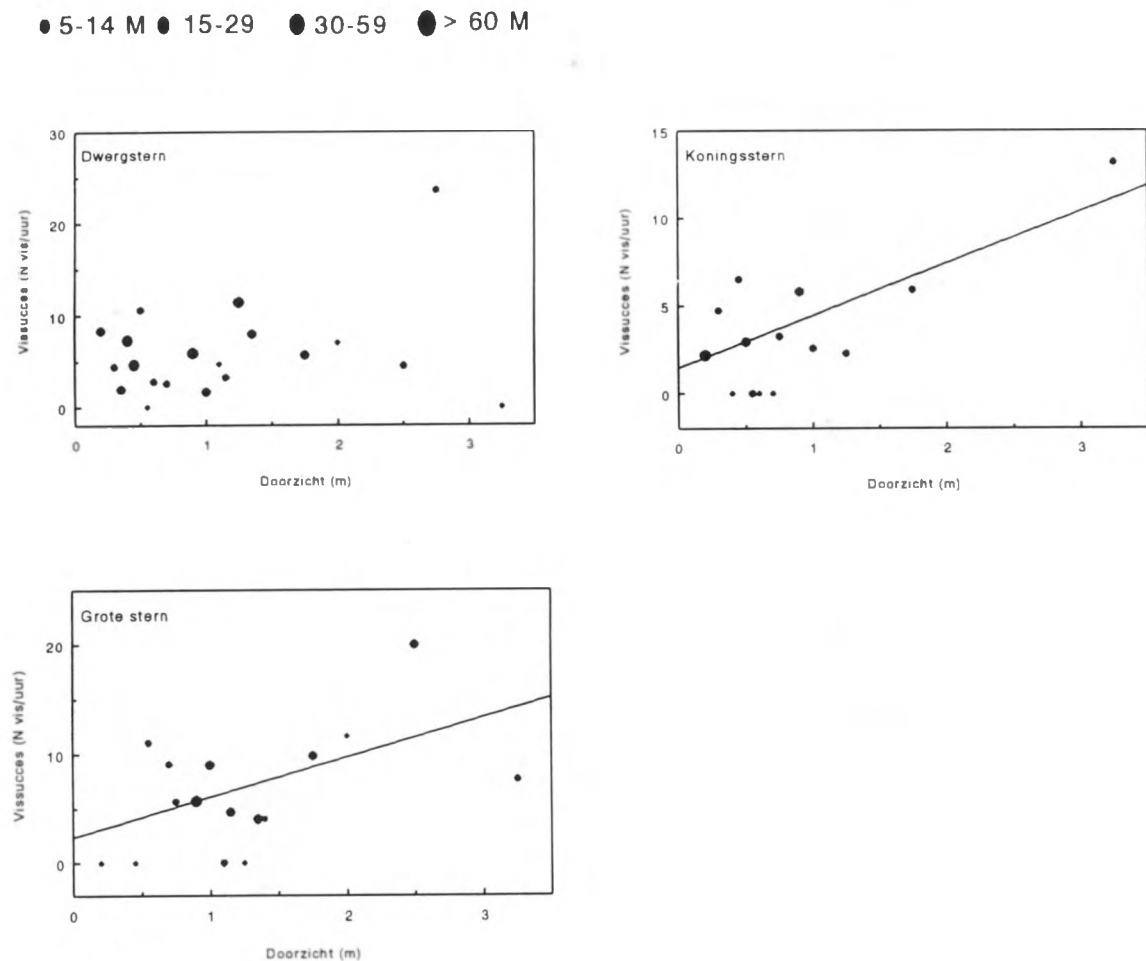
vangsucces hoger dan van individueel vissende soortgenoten. Het vissucces van in de groep vissende sterns is ongeveer twee keer zo hoog als van individueel foeragerende soortgenoten (figuur 23). In groepsverband (10% van de protocollen) is 20% van het voedsel gevangen. Al deze relaties zijn niet getoetst.



Figuur 23. De relaties tussen duikfrequentie (aantal duiken per uur, bovenste figuur), vangsucces (% succesvolle duiken, middelste figuur) en vissucces (aantal gevangen vissen per uur, onderste figuur) van in de groep en individueel foeragerende dwergsterns, zwarte sterns, grote sterns en koningsterns.

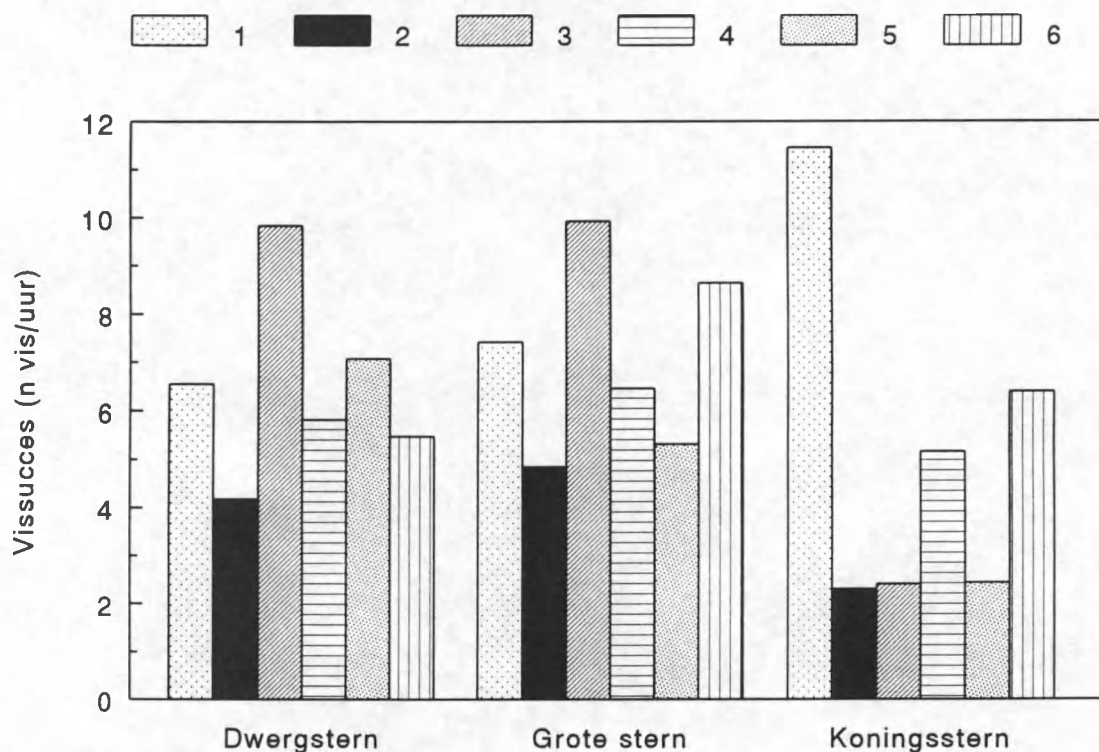
Vissucces

Bij de volgende berekeningen in dit hoofdstuk zijn enkel de individueel vissende vogels meegenomen. Omdat alleen voor de dwergstern, de grote stern en de koningsstern voldoende gegevens beschikbaar zijn, worden voor deze drie soorten de relaties tussen foerageersucces en het doorzicht van het water bekeken. Bij de grote stern neemt het gemiddelde vissucces significant toe (Pearson's regressie $P_p = 0,04$, $R^2_w = 0,25$, waarbij voor het berekenen van de R^2 statistisch "gewogen" is met de tijdsduur, Spearman rang correlatie $P_s = 0,15$; $Y = 2,36134 + 3,67311 \cdot X$) met het doorzicht van het water. Ook bij de koningsstern is deze toename significant ($P_p = 0,002$, $R^2_w = 0,53$, $P_s = 0,20$, $Y = 1,47323 + 2,96433 \cdot X$). Maar bij de dwergstern is er geen directe relatie ($P_p = 0,28$, $R^2_w = 0,07$, $P_s = 0,73$) tussen het doorzicht en het gemiddelde vissucces (figuur 24).

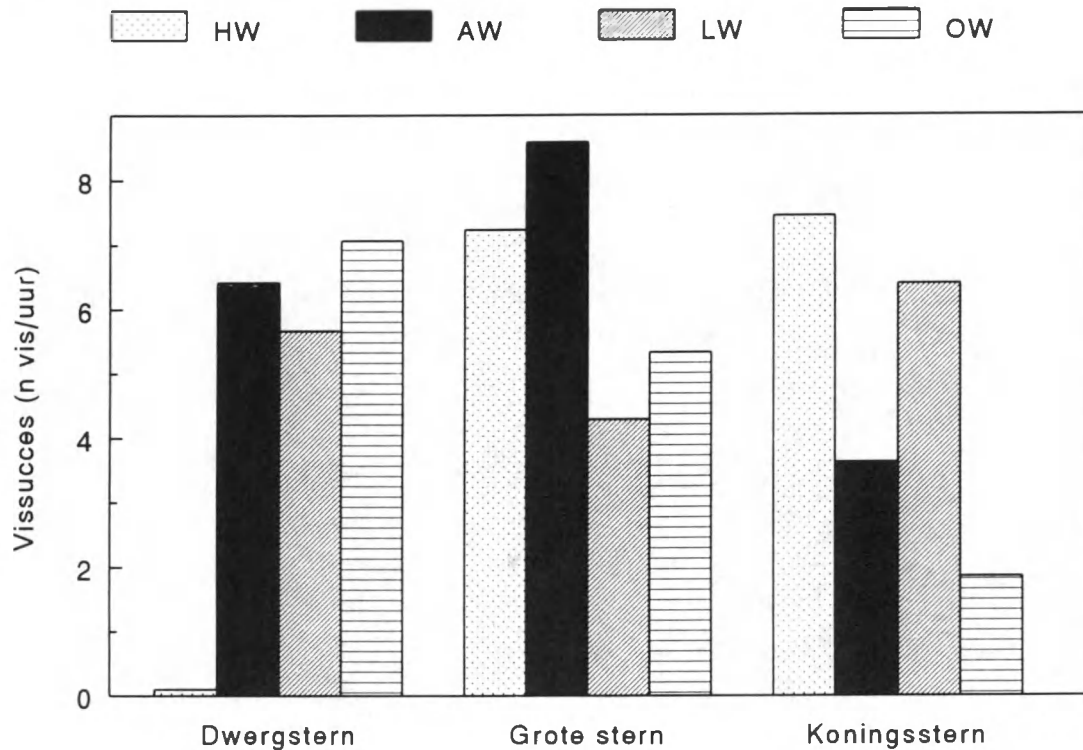


Figuur 24. De relatie tussen het doorzicht van het water (in m) en het vissucces (het aantal gevangen vissen per uur) van dwergstern, grote stern en koningsstern. De grootte van de punten verwijst naar het aantal waarnemingsminuten (M), waaruit ieder punt is opgebouwd.

Getij en tijdstip van de dag Het vissucces wordt niet beïnvloed door het tijdstip van de dag (figuur 25) of het getij (figuur 26). Het verloop van deze verbanden is zeer grillig. Er is bij hoogwater (HW) een relatief groter doorzicht dan bij de overige getijfasen. Maar er wordt nauwelijks gefoera-geerd tijdens HW. Het lage vissucces van de dwergstern tijdens HW is niet betrouwbaar, omdat slechts twee van deze sterns gedurende in totaal 365 sec foeragerend konden worden gevolgd. Slechts 0,9% van de voedselpro- tocollen van de dwergstern, 3,5% van de grote stern en 7,9% van de koningsstern is gemaakt tijdens HW, terwijl het 12,5% van de tijd HW is. En er is vrijwel elke waarnemingsdag gedurende de gehele lichtperiode en verhoudingsgewijs evenveel per getijdecategorie (12,5% bij HW en bij LW, 37,5% bij OW en bij AW) geprotocolleerd. Alleen waren er niet altijd sterns aanwezig, zodat niet voortdurend gedragswaarnemingen verricht konden worden. Maar omdat er geen significante verbanden zijn tussen vissucces, getij en tijdstip van de dag (Spearman rang correlatie, alle n.s.), is er verder niet meer voor getij en tijdstip van de dag gecorrigeerd.



Figuur 25. Het verloop van het vissucces en het tijdstip van de dag (1 = < 9 uur, 2 = 9-11 uur, 3 = 11-13 uur, 4 = 13-15 uur, 5 = 15-17 uur, 6 = ≥17 uur) bij dwergstern, grote stern en koningsstern.

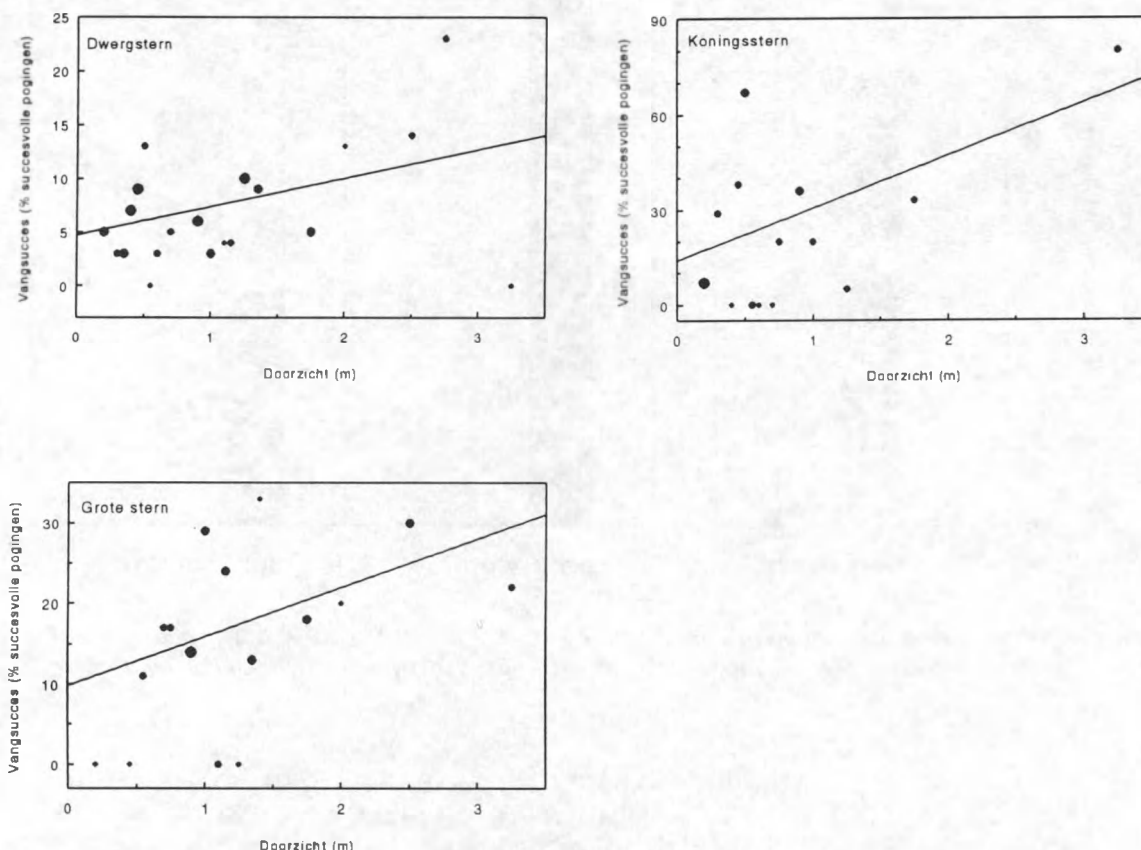


Figuur 26. Het verloop van het vissucces en het getij (HW = HoogWater, AW = Afgaand Water, LW = LaagWater, OW = Opkomend Water) bij dwergstern, grote stern en koningsstern.

Vangsucces

De grote stern ($P_p = 0,04$, $R^2_w = 0,19$, $P_s = 0,01$, $Y = 0,09816 + 0,06072 \cdot X$) en de koningsstern ($P_p < 0,05$, $R^2_w = 0,26$, $P_s = 0,36$, $Y = 0,14003 + 0,16583 \cdot X$) hebben bij een groter doorzicht een significant hoger vangsucces (het percentage succesvolle duiken). Bij de dwergstern is dit minder duidelijk. Bij deze soort is er alleen een trend zichtbaar van een hoger vangsucces bij een groter doorzicht ($P_p < 0,10$, $R^2_w = 0,19$, $P_s = 0,27$, $Y = 0,04724 + 0,02645 \cdot X$) (figuur 27).

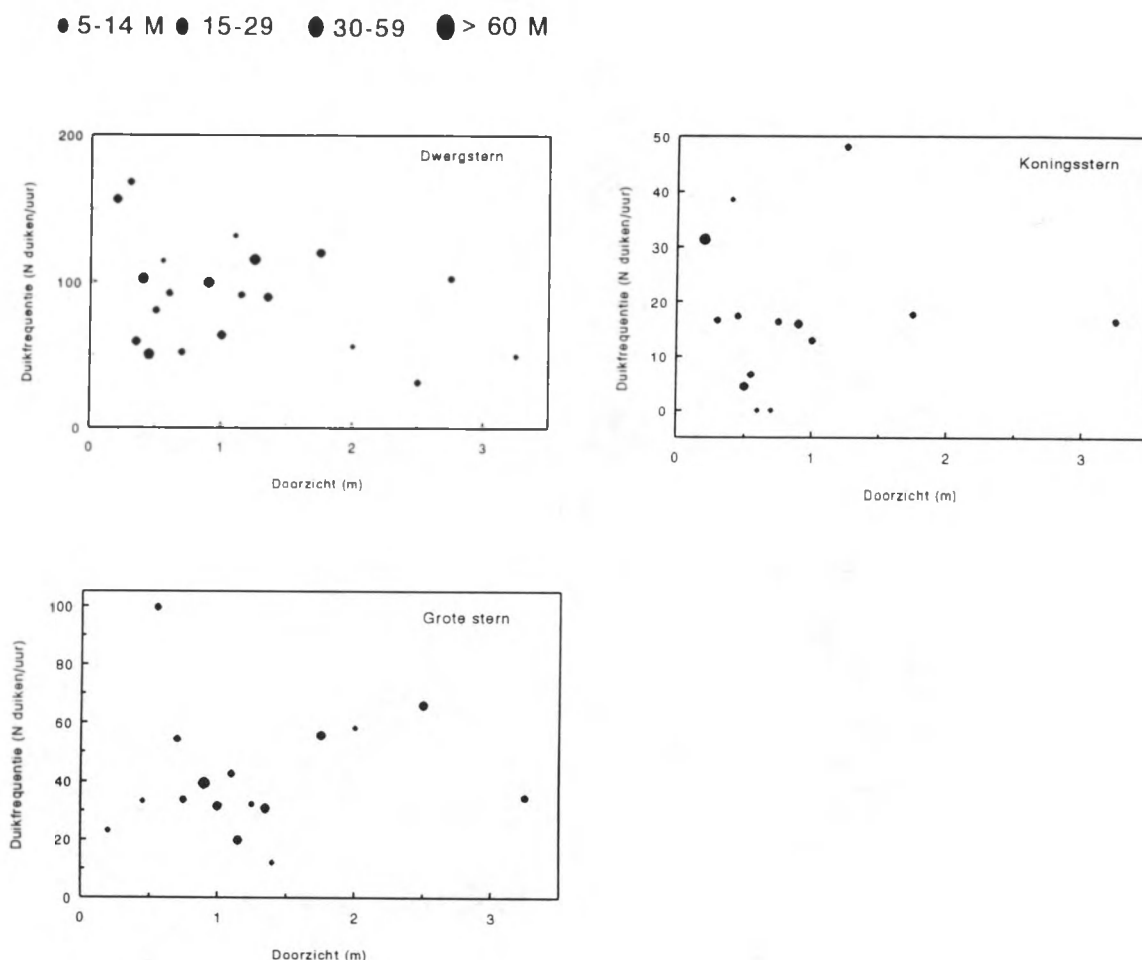
● 5-14 M ● 15-29 ● 30-59 ● > 60 M



Figuur 27. De relatie tussen het doorzicht van het water (in m) en het vangsucces (het percentage succesvolle duiken) van dwergstern, grote stern en koningsstern. De grootte van de punten verwijst naar het aantal waarnemingsminuten (M), waaruit ieder punt is opgebouwd.

Duikfrequentie

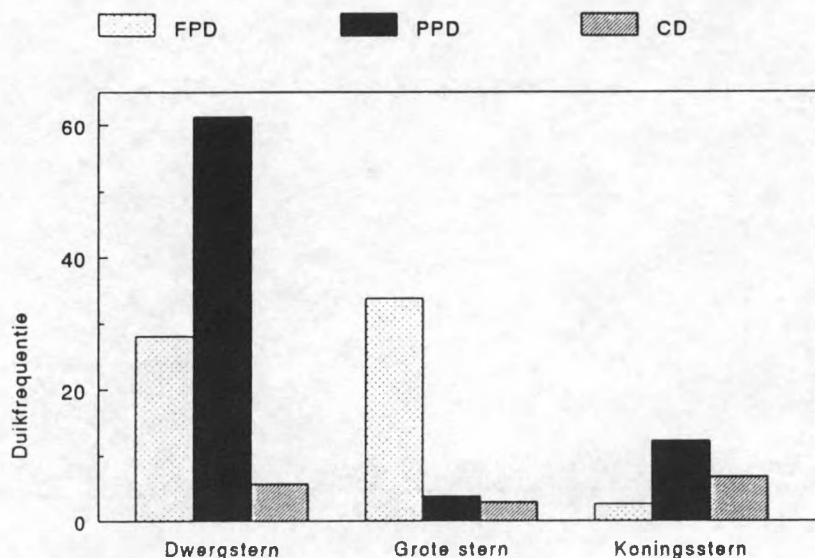
Er is bij geen van de drie sternensoorten een significant verband tussen de duikfrequentie (het aantal duiken per uur) en het doorzicht van het water. Bij de grote stern ($P_p = 0,79$, $R^2_w = 0,007$, $P_s = 0,60$) en de koningsstern ($P_p = 0,88$, $R^2_w = 0,008$, $P_s = 0,81$) is er geen verschil. Ook bij de dwergstern is er geen verschil in duikfrequentie bij veranderend doorzicht. Er lijkt bij deze soort weliswaar een trend te zijn van een lagere duikfrequentie bij een groter doorzicht ($p_p < 0,10$, $R^2_w = 0,06$, $P_s = 0,20$), maar de regressie coëfficiënt is te laag (figuur 28).



Figuur 28. De relatie tussen het doorzicht van het water (in m) en de duikfrequentie (het aantal duiken per uur) van dwergstern, grote stern en koningsstern. De grootte van de punten verwijst naar het aantal waarnemingsminuten (M), waaruit ieder punt is opgebouwd.

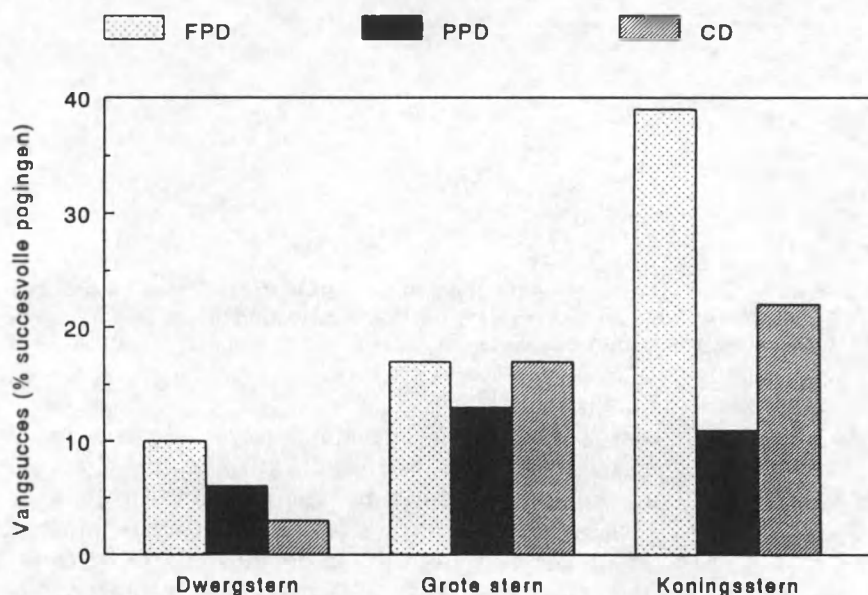
Duiktechniek

Aantal duiken De drie sternensoorten gebruiken niet allemaal even vaak dezelfde duiktechniek ($\chi^2_{24} = 461.55$, $P < 0.0001$) (figuur 29). De dwergstern duikt het meeste met de PPD (64,4%), gevolgd door de FPD (29,5%). De CD wordt slechts sporadisch gebruikt (6,0%). Ook de koningsstern gebruikt het vaakst de PPD (56,5%). Deze stern gebruikt verder regelmatig de CD (31,3%), maar minder frequent de FPD (12,2%). De grote stern gebruikt daarentegen voornamelijk de FPD (83,6%) en slechts af en toe de PPD (9,3%) en de CD (7,1%).



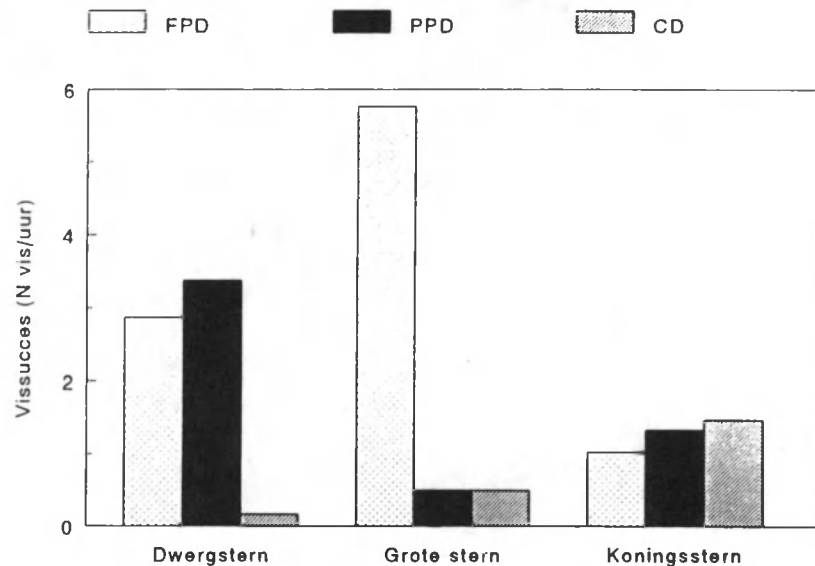
Figuur 29. De relatie tussen duiktechniek (FPD = full plunge dive, PPD = partial plunge dive, CD = contact dip) en aantal duiken van dwergstern, grote stern en koningsstern.

Vangsucces De dwergstern vangt het vaakst wat met de FPD (11,4%), gevolgd door de PPD (5,8%) en de CD (3,0%) ($\chi^2_2 = 9,69$, $P < 0,01$) (figuur 30). Ook de koningsstern vangt het vaakst wat met de FPD (63,6%), gevolgd door de CD (27,8%) en de PPD (12,2%) ($\chi^2_2 = 8,75$, $P = 0,01$). Voor de grote stern zijn alle drie de vangtechnieken even efficiënt, want deze soort vangt ongeveer even vaak wat met de CD (21,1%) en de FPD (20,5%) als met de PPD (15,4%) ($\chi^2_2 = 0,27$, $P = 0,87$).



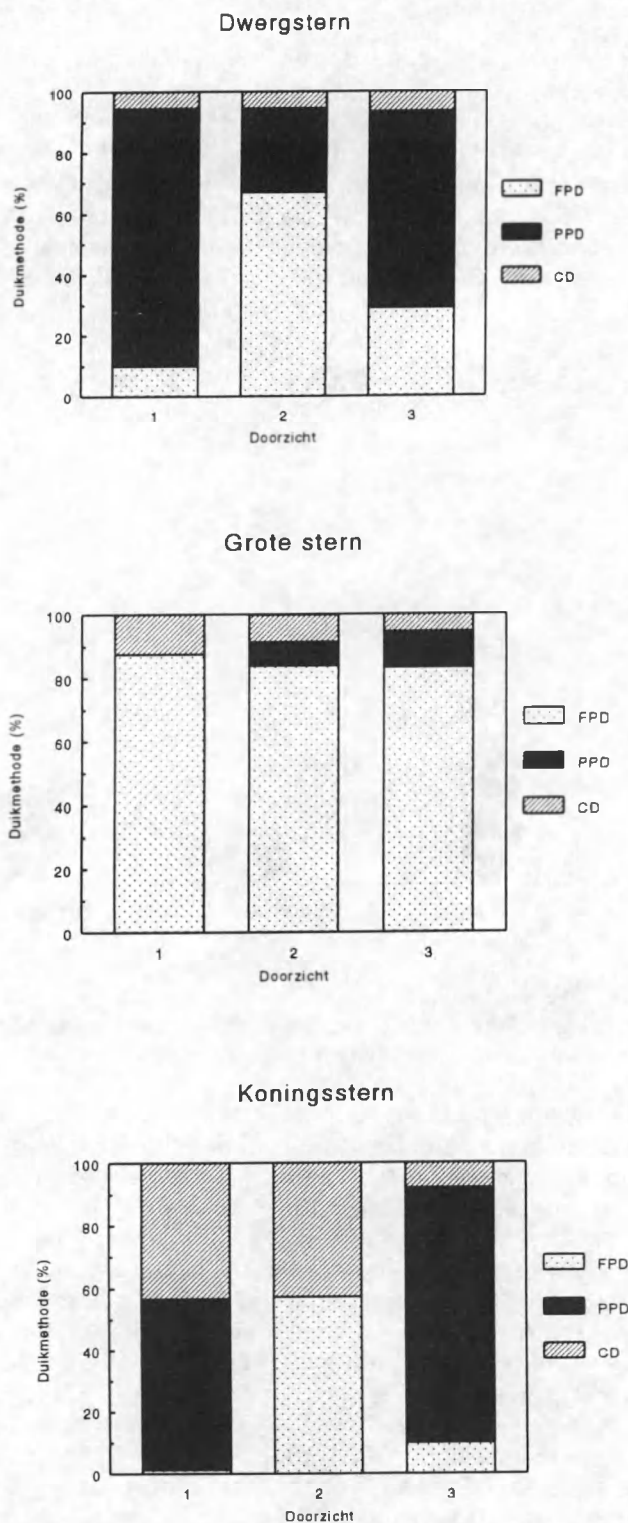
Figuur 30. De relatie tussen duiktechniek (FPD = full plunge dive, PPD = partial plunge dive, CD = contact dip) en vangsucces (% succesvolle duiken) van dwergstern, grote stern en koningsstern.

Aantal vissen De drie sternensoorten zijn ook niet allemaal even succesvol in het gebruik van de verschillende duiktechnieken ($\chi^2_4 = 57,83$, $P < 0,0001$) (figuur 31). De dwergstern vangt praktisch alle vis met de PPD (52,6%) en de FPD (44,7%), en slechts een heel klein deel met de CD (2,6%). De grote stern vangt het meeste met de FPD (85,2%), en af en toe met de PPD (7,4%) en de CD (7,4%). De koningsstern tenslotte vangt met alle drie de technieken ongeveer evenveel, maar iets meer met de CD (38,5%) en de PPD (34,6%) en wat minder met de FPD (26,9%).



Figuur 31. De relatie tussen duiktechniek (FPD = full plunge dive, PPD = partial plunge dive, CD = contact dip) en het aantal gevangen vissen van dwergstern, grote stern en koningsstern.

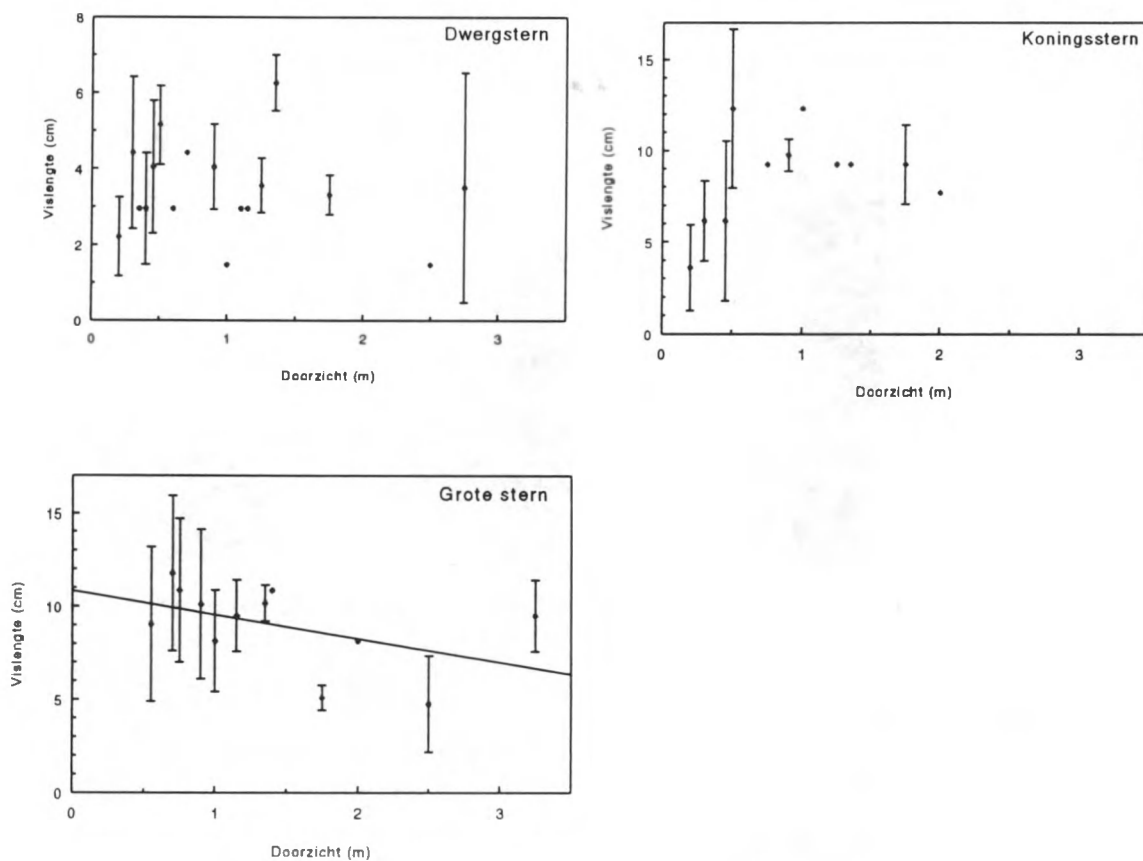
Doorzicht Er is ook gekeken naar de relatie tussen duiktechniek en doorzicht. De dwergstern gebruikt het vaakst de FPD (66,9%) in water met gemiddeld doorzicht, en het meest de PPD bij zowel het meest troebele (84,4%) als het meest heldere water (64,4%). De CD wordt bij geen van de doorzichtscategorieën veel gebruikt (5,6-6,7%) ($\chi^2_4 = 258,83$, $P < 0,0001$). De grote stern vist in alle doorzichtscategorieën het vaakst met de FPD (83,1-87,5%). En met een toenemende helderheid gebruikt hij wat meer de PPD (0,0-11,4%) en steeds minder de CD (12,5-5,4%). Maar dit verloop is niet significant ($\chi^2_4 = 3,71$, $P = 0,45$). De koningsstern vist bij gemiddeld doorzicht het vaakst met de FPD (57,1%) en niet met de PPD (0,0%). In het meest troebele water gebruikt hij nauwelijks de FPD (1,3%), maar voornamelijk de PPD (55,3%) en de CD (43,4%). In het meest heldere water vist hij voornamelijk met de PPD (82,0%) ($\chi^2_4 = 72,98$, $P < 0,0001$) (figuur 32).



Figuur 32. Het gebruik van verschillende duikmethoden (FPD = full plunge dive, PPD = partial plunge dive, CD = contact dip) door dwergstern, grote stern en koningsstern bij verschillende doorzichtscategorieën (1 = 0,5 m; 2 = 0,5 - 1,0 m; 3 = 1,0 m).

Vislengte

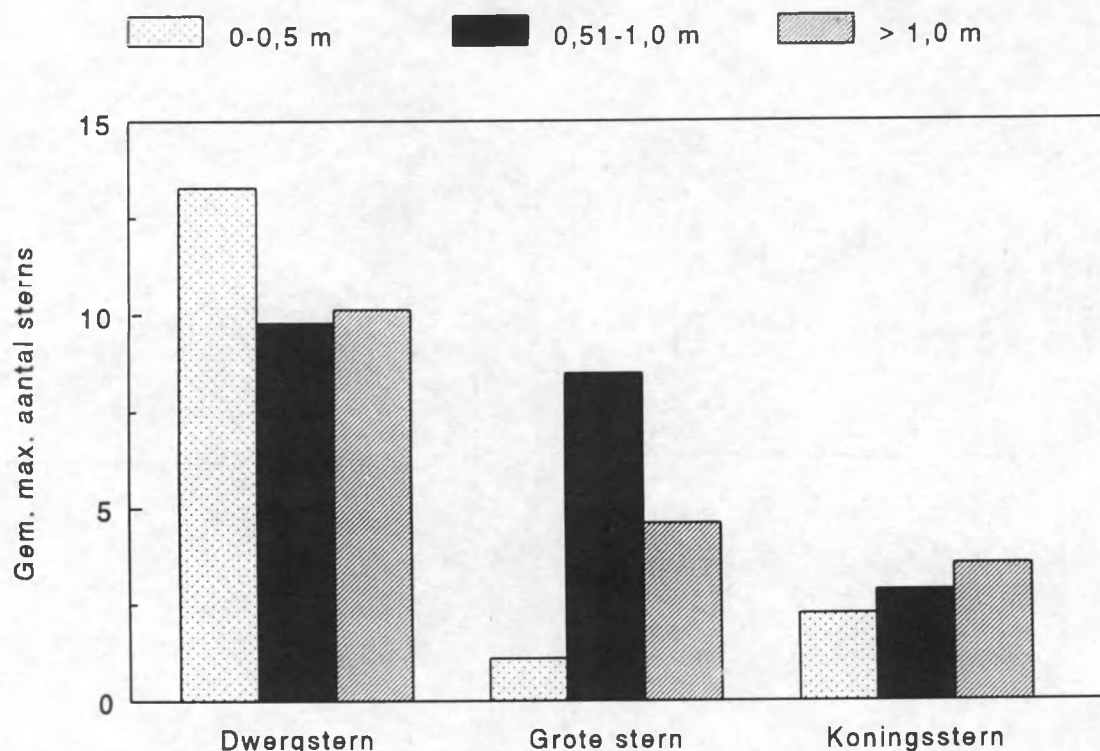
Er is geen significant verband tussen doorzicht en vislengte bij de dwergstern (Pearson's regressie $P_p = 0,90$, $R^2 = 0,00$) en bij de koningsstern ($P_p = 0,11$, $R^2 = 0,14$). De R^2 is op basis van alle waargenomen vislengten berekend en is later niet meer met de tijdsduur gewogen. De grote stern vangt wel kleinere prooien met een toenemende helderheid van het water ($P_p = 0,02$, $R^2 < 0,15$, $Y = 11,22600 - 1,82049 \cdot X$). Maar omdat de R^2 kleiner is dan 0,15, wordt er niet voldoende met deze regressielijn verklaard (figuur 33).



Figuur 33. De relatie tussen het doorzicht (in m) en de vislengte (in cm) van de door de dwergstern, de grote stern en de koningsstern gevangen prooien. Rond elke gemiddelde vislengte is de s.d. weergegeven.

Aantal sterns

Er is bij de berekening van de invloed van het doorzicht van het water op het maximale aantal aanwezige sterns gecorrigeerd met een Anova voor getij en tijdstip van de dag. Dwergsterns ($P = 0,45$, $F = 0,59$, $R^2 = 0,40$) en koningssterns ($P = 0,32$, $F = 1,03$, $R^2 = 0,30$) zijn gelijkmatig over water met verschillend doorzicht verdeeld. Grote sterns worden weliswaar wat meer aangetroffen in water met een gemiddelde troebeling, en wat minder in de meest troebele wateren, maar ook deze verschillen zijn niet significant ($P = 0,22$, $F = 1,58$, $R^2 = 0,37$) (figuur 34).



Figuur 34. Het gemiddelde maximale aantal aanwezige dwergsterns, grote sterns en koningssterns per doorzichtscategorie.

3.4 Discussie

Foerageerstrategie: individueel versus groep

Veel visetende vogels foerageren zowel individueel als in groepsverband. Zo kan proovis door een sociaal foeragerende groep aalscholvers *Phalacrocorax carbo* (vogels die hun prooi onder water achtervolgen), vanuit de donkere diepte in de richting van een lichtere zone gedreven worden. Daar worden de vissen dan opgewacht door een andere groep aalscholvers. Helaas werkt deze methode de laatste jaren minder goed, doordat de helderheid van het water is toegenomen, waardoor de vissen hun belagers eerder aan zien komen. Daarom zijn de aalscholvers weer meer overgeschakeld op individueel foerageren (Van Eerden 1993).

Prooivis kan ook om andere redenen aan het wateroppervlak verschijnen. Roofvissen kunnen een school prooivissen insluiten en vervolgens naar het oppervlak opdrijven. Daar worden ze vaak opgewacht door in een groep foeragerende meeuwen en sterns. Wanneer de roofvissen in de zo ontstane "vistrechter" gaan foerageren, kan een deel van de prooivissen weer naar de diepte ontsnappen. Daarna kan dit proces zich even verderop herhalen (Ansingh *et al.* 1960, Veen 1977, Hulsman 1988, Safina & Burger 1988). Waarschijnlijk zijn ook in Guinée-Bissau roofvissen verantwoordelijk voor plaatselijke "upwelling" van prooivis.

De meeste sternensoorten ondervinden wel enige hinder van elkaar, wanneer ze in een groep foerageren. Dit blijkt uit het vangsucces, dat in een groep voor zwarte stern, grote stern en (in mindere mate) koningsstern omlaag gaat. Deze sterns moeten, wanneer ze in een groep vissen, dus vaker duiken om een vis te vangen dan wanneer ze alleen foerageren. Alleen bij groepsgewijs vissende dwergsterns gaat het vangsucces omhoog. Maar alle sterns compenseren dit lagere vangsucces in de groep door veel vaker te duiken, want ze hebben alle een (tot drie maal) hogere duikfrequentie dan wanneer ze individueel vissen. Hierdoor vangen sterns gemiddeld twee maal zo veel vissen per uur wanneer ze in een groep vissen.

Ook van andere visetende vogels is bekend, dat ze in groepsverband foeragerend een hoger vissucces hebben dan alleen vissend. Kleine zilverreigers *Egretta garzetta* foerageren 's ochtends in groepsverband op de door te lage zuurstofconcentraties in het water naar het oppervlak gedreven visscholen. Hierbij hebben ze een driemaal zo hoog vissucces als tijdens de rest van de dag, wanneer de vissen weer driedimensionaal verspreid zijn en de reigers individueel (en territoriaal) vissen (Kersten *et al.* 1991, Hafner *et al.* 1993).

Foerageersucces: overwinteringsgebied versus broedgebied

Het in de groep vissen kan dus grote invloed hebben op het foerageersucces. Maar helaas is er in de referentiegebieden geen onderscheid gemaakt tussen in de groep en individueel foeragerende sterns. Daarom zijn de gegevens van de individueel en in een groep foeragerende sterns van Guinée-Bissau bij elkaar gevoegd. Zo kunnen ze beter met het foerageersucces in andere overwinteringsgebieden en in de broedgebieden worden vergeleken.

Duikfrequentie De duikfrequentie van grote sterns in Guinée-Bissau is met 69 duiken per uur een stuk lager dan van in Sierra Leone overwinterende vogels (102 duiken per uur, Dunn 1972). Koninggsterns duiken in Guinée-Bissau gemiddeld evenveel (26 duiken per uur) als overwinterende soortgenoten op Bonaire (26 duiken per uur, waarvan 21 voor juveniele en 34 voor adulte vogels, Buckley & Buckley 1974).

Er wordt door de dwergstern tijdens de overwintering in Guinée-Bissau gemiddeld ongeveer evenveel gedoken (100 duiken per uur) als tijdens het broedseizoen in Schotland (60-438 duiken per uur, H.M.C. McLannahan in Cramp 1985) en in Rusland (109 duiken per uur, Borodulina 1960). De duikfrequentie van grote sterns in Guinée-Bissau is met 69 duiken per uur

even hoog als in Northumberland (69 duiken per uur, Dunn 1973) en iets lager dan in het Ythan estuarium (102 duiken per uur, Taylor 1983).

Vangsucces Het gevonden vangsucces in Guinée-Bissau van 12% is iets lager dan het vangsucces van in Sierra Leone overwinterende grote sterns (13% voor juveniele tot 17% voor adulte vogels, Dunn 1972). Het gevonden vangsucces van 18% voor koningssterns in Guinée-Bissau is veel lager dan op Bonaire, waar overwinterende koningssterns een gemiddeld vangsucces van bijna 38% hadden (Buckley & Buckley 1974). Het is voor koningssterns blijkbaar moeilijker om de beschikbare vis in Guinée-Bissau te vangen dan op Bonaire. Dit kan verband houden met de veel grotere stroomsnelheid van het water in Guinée-Bissau, waardoor de vissen zich veel sneller kunnen verplaatsen. Het kan echter ook aan de verschillen in troebelheid van het water liggen. Want op Bonaire is het doorzicht van het water veel groter (meer dan 20 m) dan in Guinée-Bissau (A. Brenninkmeijer). Verder kunnen de verschillen in windsnelheid een rol spelen. Op Bonaire waait het de meeste dagen harder dan in Guinée-Bissau (A. Brenninkmeijer). Maar helaas zijn deze parameters niet door Buckley & Buckley gemeten. Ook kunnen de vissen op beide lokaties verschillend gedrag vertonen. Over dit visgedrag is echter weinig bekend. Maar er is van uitgegaan, dat de prooidichtheden in wateren van verschillende helderheid gelijk zijn (Lemmetynen 1974, 1976).

Het gemiddelde vangsucces van de in Guinée-Bissau overwinterende dwergsterns is met 9% een stuk lager dan van de in het broedgebied vissende vogels, waar vangsuccessen van 27% (Duitsland, Nadler 1976) en 40% (17-60%, Groot-Brittannië, H.M.C. McLannahan in Cramp 1985) zijn waargenomen. Tijdens het broedseizoen in Groot-Brittannië (Northumberland en Ythan estuarium) varieert het vangsucces van de grote stern van 13% tot ongeveer 60% (Dunn 1973, Taylor 1983). Dit is wat hoger dan de 12% in Guinée-Bissau.

Vissucces Het gemiddelde vissucces van de in Guinée-Bissau vissende dwergsterns is 8,6 vissen per uur. Helaas zijn er voor de dwergstern geen vergelijkbare literatuurgegevens beschikbaar. Het gemiddelde vissucces van de koningsstern (4,8 vissen per uur) ligt veel lager dan de waarden die Buckley & Buckley (1974) voor op Bonaire overwinterende koningssterns hebben gevonden (7,8 prooien per uur voor juveniele koningssterns en 12,9 prooien per uur voor adulte vogels). Ook het gemiddelde vissucces van de in Sierra Leone overwinterende grote sterns (9,6 vissen per uur voor juveniele grote sterns en 14,4 vissen per uur voor adulte grote sterns, Dunn 1972) is iets hoger dan van de in Guinée-Bissau vissende soortgenoten (8,2 vissen per uur).

Van de koningssterns zijn helaas geen literatuurgegevens bekend over het foerageersucces in het broedgebied. Maar het vissucces van de grote stern is in de broedgebieden in Groot-Brittannië hoger dan in de overwinteringsgebieden. Zo was het vissucces in de broedkolonie op Northumberland in 1968 (met 10,2 vissen per uur) en in 1969 (met 28,5 vissen per uur) hoger (Dunn 1973). En in de wateren rond de broedkolonie van het Ythan estuarium, Groot-Brittannië, was het vissucces nog veel hoger. Daar vari-

eerde het vissucces van ongeveer 35 vissen per uur bij een windsnelheid van 9 m/s tot ongeveer 70 vissen per uur bij een windsnelheid van 3 m/s (Taylor 1983). In Guinée-Bissau was het alleen in de eerste onderzoekmaand mogelijk om de windsnelheid te meten. In deze periode heeft het drie dagen redelijk hard gewaaid, waarbij een maximale windsnelheid van 9 m/s werd bereikt. Over het algemeen waaide het echter minder hard, gemiddeld ongeveer 3 m/s over de gehele periode van het onderzoek. Vergeleken met Guinée-Bissau is het vissucces van de grote stern in het Ythan estuarium dus ruim acht maal zo hoog.

Doorzicht

Grote sterns en koningssterns vangen meer vissen per uur wanneer het doorzicht toeneemt. Ze hebben ook vaker succes bij hun duik naar vis, zonder de duikfrequentie op te voeren. Voor de voedselvoorziening van de grote stern en de koningsstern is het doorzicht dus een belangrijke factor. Voor de dwergstern lijkt het doorzicht van het water minder van belang, want bij deze soort bestaat geen directe relatie tussen het vissucces en de duikfrequentie met het doorzicht. Maar er is wel een positieve trend tussen doorzicht en vangsucces.

In de studie van Eriksson (1984) hebben de soorten, die hun prooi onder water achtervolgen (o.a. eenden), een voorkeur voor helder water met relatief weinig vis. Maar een in groepsverband vissende soort als de aalscholver heeft juist weer belang bij troebel water (Van Eerden 1993). Ook soorten, die gebruik maken van stootduiken (o.a. sterns), geven de voorkeur aan iets troebeler water met relatief veel vis (Eriksson 1984). Het is echter zeer aannemelijk, dat stootduikende soorten afhankelijk zijn van de troebeling van het water. Maar het doorzicht is voor deze soorten minder snel beperkend dan voor soorten die hun prooi onder water individueel achtervolgen.

Bij stootduikende soorten speelt de duikhoogte ook een belangrijke rol (Eriksson 1985). Hoe hoger de biddende vogel zich boven het wateroppervlak bevindt, hoe groter het watervolume waarin vis gezien kan worden. Het is voor een stootduikende vogel dus mogelijk om voor een geringer doorzicht te compenseren door vanaf grotere hoogte te duiken. Waarschijnlijk zal het vangsucces afnemen bij het op grotere hoogte foerageren, omdat de prooien meer tijd krijgen om op de duikende vogels te reageren. De optimale duikhoogte zal zich hier waarschijnlijk ergens tussenin bevinden.

Hoe dieper er gedoken wordt, hoe groter de bevisbare waterkolom en, aangenomen dat de dichtheid aan vis bij verschillend doorzicht gelijk blijft, hoe groter de beschikbaarheid aan vis. Het hoeft echter niet zo te zijn, dat het doorzicht van het water alleen maar rechtstreeks van invloed is op het vissucces. Ook de diepte, waar de vis van voorkeursgrootte zich bevindt, kan een relatie vertonen met het doorzicht. En er kan een directe relatie bestaan tussen de horizontale en de verticale verspreiding van de prooivissen en het doorzicht. Maar deze relaties moeten nog in het laboratorium onder geconditioneerde omstandigheden onderzocht worden. Hierbij kan de invloed van een aantal biotische en abiotische parameters op het gedrag van vogels en vissen bepaald worden.

Vislengte

Er is bij geen van de drie sternensoorten een relatie gevonden tussen doorzicht en vislengte. Waarschijnlijk bestaan er verbanden tussen doorzicht en de hoeveelheid gevangen vis (in g). Maar dit kan pas berekend worden, wanneer de biometrische gegevens van de vissen in Guinée-Bissau beschikbaar komen. Dan kan bovendien uitgerekend worden of sterns ook minder vis (in g) per uur vangen dan in de broedgebieden. En waar sterns de meeste tijd (en energie) moeten besteden aan het foerageren. Er is in ieder geval geen verschil in de grootte van de in Guinée-Bissau door de grote stern gevangen vissen (gemiddeld 8,5 cm, range 4-17 cm) en de op Griend voor de grote sternekuikens aangevoerde haring (gemiddeld 8,9 cm) en zandspiering (gemiddeld 10,6 cm, hoofdstuk 2).

Helaas zijn er geen gegevens bekend over het voedselaanbod in de andere overwinteringsgebieden. Maar Guinée-Bissau lijkt als foerageer- en overwinteringsgebied voor sterns even goed als Sierra Leone, een ander West-Afrikaans overwinteringsgebied, en wat minder goed dan Bonaire, een Midden-Amerikaans overwinteringsgebied. Dit is echter met de nodige voorzichtigheid gesteld, omdat onderzoek van verschillende jaren met elkaar is vergeleken. En de situaties kunnen in de loop van de tijd sterk gewijzigd zijn. Ook zijn er in de referentiegebieden geen belangrijke parameters als troebelheid van het water, windsnelheid en voedselbeschikbaarheid gemeten. Hiervoor is aanvullend onderzoek in de verschillende overwinteringsgebieden noodzakelijk.

Rond de broedkolonies in Groot-Brittannië is er meer vis per uur en per duik gevangen dan in de overwinteringsgebieden. Dit hogere vis- en vangsucces is erg belangrijk om voldoende voedsel aan te kunnen voeren voor het grootbrengen van de kuikens. Het broedsucces van de grote stern is met gemiddeld 0,7 uitgevlogen jong per paar opmerkelijk constant per seizoen en per broedgebied (uitgezonderd seizoenen met langdurig stormachtig weer) (Brenninkmeijer & Stienen 1992a). Maar door schommelingen in de voedselbeschikbaarheid kunnen de overlevingskansen van de uitgevlogen jongen en daarmee voor de rekrutering van de grote stern sterk beïnvloed worden (hoofdstuk 2). Daarom moet er meer onderzoek worden verricht naar de invloed van veranderingen in voedselbeschikbaarheid, zowel binnen broed- en overwinteringsgebieden als tussen broed- en overwinteringsgebieden.

Sterns besteden 's winters minder tijd en energie aan het foerageren dan tijdens het broedseizoen. Sterns behoeven enerzijds 's winters alleen voor zichzelf en niet meer voor ei-aanmaak, partner of jongen te vissen. Anderzijds behoeven sterns 's winters, omdat ze ongeveer 25% lichter zijn dan tijdens het broedseizoen, ook minder voedsel op te nemen om hetzelfde gewicht te behouden. Bovendien kunnen overwinterende sterns in de directe omgeving van het foerageergebied blijven en behoeven ze niet, zoals 's zomers, steeds heen en weer te vliegen tussen foerageer- en broedgebied. Tenslotte behoeven sterns 's winters niet op te vetten. Waarschijnlijk doen ze dit pas rond en/of tijdens de trek naar de broedgebieden (A. Brenninkmeijer). Maar dit moet nog nader onderzocht worden.

Aantal sterns

Er is geen significant verband tussen het doorzicht en het aantal aanwezige grote sterns, dwergsterns en koningsstern. Haney & Stone (1988) vonden een negatieve correlatie tussen het aantal grote sterns en het doorzicht van het water. In het onderzoek van Haney & Stone (1988) varieerde het doorzicht echter van 3 tot 20 m, terwijl in ons onderzoek het maximale doorzicht 3,5 m bedroeg. Aangezien de maximale duikdiepte van sterns nooit meer dan 1,5 tot 2 m bedraagt (Borodulina 1960, Boecker 1967, Dunn 1972, Nadler 1976), is het aannemelijk, dat het doorzicht van het water vooral beperkend gaat werken bij een doorzicht kleiner dan 2 m. Bovendien heeft de gradiënt die Haney & Stone (1988) hebben gevonden, betrekking op waarnemingen tot 120 km uit de kust, terwijl in dit onderzoek uitsluitend sterns zijn gevolgd die binnen een afstand van maximaal 250 m van de kustlijn foerageerden. Het is heel goed mogelijk, dat de resultaten van Haney & Stone (1988) dus geen werkelijke relatie weergeven met het doorzicht, maar eerder met de maximale foerageerafstand van sterns.

Duiktechniek

De drie sternensoorten vissen niet allemaal even vaak en succesvol met de verschillende duiktechnieken. Zo gebruikt de dwergstern het vaakst en het meest succesvol de PPD (52,5% van de vis) en de FPD (44,7% van de vis). De CD wordt slechts sporadische en weinig succesvol gebruikt en is daardoor van weinig belang. Met de FPD kan de dwergstern volgens Nadler (1976) een duikdiepte van 24 tot 80 cm bereiken. Dus vooral het doorzicht in de bovenste 80 cm van de waterkolom (en dan speciaal het bovenste deel van deze kolom, die hij met de PPD bevist) is voor deze soort belangrijk.

Met de weinig gebruikte FPD vangt de koningsstern 26,9% van zijn voedsel. Wellicht vist deze soort tot op dezelfde diepte (1,5-2 m) als de iets kleinere grote stern. Maar helaas is hierover niets in de literatuur bekend. Dit moet dus nog onderzocht worden. De koningsstern vangt echter het merendeel van zijn voedsel op een geringere diepte met de PPD (34,6%) en de CD (38,5%). Het voedselaanbod in de bovenste meter van de waterlaag is dus voor de koningsstern het belangrijkste.

De grote stern vangt met de FPD, zijn meest gebruikte en belangrijkste duiktechniek, 85,2% van zijn voedsel. Deze stern kan hierbij een diepte van 1,5 (Dunn 1972) tot 2 m (Borodulina 1960) bereiken. Voor de grote stern is het vissen op grotere diepte dus belangrijker dan voor de dwergstern en de koningsstern.

Maar de grote stern past zijn techniek slechts ten dele aan het doorzicht van het water aan. Deze soort gebruikt weliswaar bij toenemend doorzicht steeds minder de CD en steeds meer de PPD. Maar dit verloop is niet significant, omdat de FPD bij elk doorzicht veruit het meest wordt gebruikt. Dwergstern en koningsstern passen hun techniek wel significant aan het verschillende doorzicht aan. Beide soorten gebruiken het vaakst de PPD, in zowel het meest als het minst troebele water. De FPD wordt door beide voornamelijk gebruikt in water met een gemiddeld doorzicht.

Spreiding in de gegevens

Er moet voorzichtig worden omgegaan met de gevonden resultaten, aangezien er een enorme spreiding in de resultaten zit. Deze spreiding is mede veroorzaakt doordat er in drie maanden tijd op twaalf verschillende lokaties onder vaak verschillende omstandigheden is geprotocolleerd en geteld. Waarschijnlijk hebben, buiten de verschillen in doorzicht, ook variaties in prooidichtheid, stroomsnelheid, diepte van de waterkolom en andere biotische en abiotische factoren de gepresenteerde gegevens beïnvloed. Helaas was het niet mogelijk om al deze factoren grondig te onderzoeken.

3.5 Conclusies

- In Guinée-Bissau heeft de dwergstern de hoogste duikfrequentie (100 duiken/uur), gevolgd door de grote stern (69 duiken/uur) en de koningsstern (26 duiken/uur). Individueel vissende sterns hebben een vergelijkbaar duikpatroon (dwergsterns: 95 duiken/uur; grote stern: 40 duiken/uur; koningsstern: 22 duiken/uur). De duikfrequentie van in de groep vissende dwergsterns (120 duiken/uur), grote sterns (177 duiken/uur) en koningssterns (73 duiken/uur) is tot vier maal hoger dan van hun individueel vissende soortgenoten.
 - Het gemiddelde vangsucces (% geslaagde vangpogingen) bedraagt voor dwergsterns, grote sterns en koningssterns respectievelijk 9%, 12% en 18%. Individueel vissende dwergsterns, grote sterns en koningssterns hebben een vergelijkbaar vangsucces van respectievelijk 7%, 17% en 18%. Maar het vangsucces van in een groep vissende sterns is bij de dwergstern hoger (14%), bij de grote stern lager (6%) en bij de koningsstern hetzelfde (17%).
 - Het gemiddelde vissucces (aantal gevangen vissen per uur) van dwergstern, grote stern en koningsstern is respectievelijk 8,6, 8,2 en 4,8 vissen/uur. Voor individueel vissende sterns neemt het vissucces eerst toe en daarna af van 6,4 via 6,8 naar 3,8 vissen per uur voor respectievelijk dwergstern, grote stern en koningsstern. Het vissucces van in groepsverband vissende sterns is met 15,6, 10,0 en 12,3 vissen per uur (voor respectievelijk dwergstern, grote stern en koningsstern) tot ruim drie keer zo hoog.
 - Er is een significant positief verband tussen doorzicht en vissucces voor de grote stern en de koningsstern. Voor de minder diep duikende dwergstern is het doorzicht niet van belang voor het vissucces.
 - Er is een significant positief verband tussen doorzicht en vangsucces voor de grote stern en de koningsstern. Bij de dwergstern is er alleen een positieve trend tussen doorzicht en vangsucces.
 - Er is voor de drie sternensoorten geen relatie gevonden tussen doorzicht en duikfrequentie.
 - Bij de grote stern is er een significant negatief verband aangetoond tussen
-

het doorzicht en de grootte van de gevangen vissen. Bij de dwergstern en de koningsstern is er geen relatie gevonden tussen prooigrootte en doorzicht.

- Voor de grote stern is de FPD (full plunge dive) de belangrijkste duikmethode, waarmee deze 85% van zijn voedsel vangt. De dwergstern vangt het meeste (53%) met de PPD (partial plunge dive) en met de FPD (45%). De koningsstern vangt het meeste (39%) met de CD (contact dip), met de PPD (35%) en met de FPD (27%).

3.6 Aanbevelingen voor verder onderzoek

De resultaten van het onderzoek naar het foerageergedrag van grote sterns in relatie tot het doorzicht van het water geven een goed beeld van de interacties tussen deze parameters. Maar de grote spreiding in de resultaten is mede veroorzaakt door de verschillende omstandigheden op de onderzoekslocaties. Om een beter inzicht te krijgen in de relaties tussen doorzicht en het gedrag van sterns en prooivissen, is verder veldonderzoek in zowel de overwinteringsgebieden als de broedgebieden noodzakelijk. Naast de parameters, die in dit onderzoek zijn meegenomen, moet dan meer aandacht besteed worden aan de relatie met andere factoren, zoals windsnelheid, stroomsnelheid, duikhoogte, diepte van de waterkolom en vooral horizontale en verticale visverspreiding.

Verder is het wenselijk om bovenstaande relaties in het laboratorium onder geconditioneerde omstandigheden verder te onderzoeken. Hierbij moet dan vooral aandacht besteed worden aan het gedrag van de vissen onder invloed van foeragerende sterns en het doorzicht van het water.

De visgegevens moeten beschikbaar komen, zodat meer informatie over biometrie en verspreiding van vissoorten verkregen kan worden. Aan de hand van de geschatte visgroottes kan dan de hoeveelheid opgenomen energie van foeragerende sterns afgeleid worden.

Er moet nog uitgezocht worden, wanneer en waar sterns beginnen met opvetten voor het broedseizoen. Want de soorten zijn op dergelijke plaatsen en tijden extra gevoelig voor bijvoorbeeld verontreiniging of veranderingen in voedselaanbod.

4 TELEMETRISCHE BEPALING VAN FOERAGEERGEBIED ROND GRIEND

4.1 Introductie

In 1993 en 1994 is met behulp van gezenderde grote sterns getracht om meer informatie te krijgen over het foerageergedrag van de grote sterns op Griend. De bedoeling van het onderzoek was om het huidige foerageergebied van op Griend broedende grote sterns te bepalen en te vergelijken met het foerageergebied in de jaren zeventig, zoals dat door Veen (1977) is beschreven. Een verschuiving van foerageergebied is een mogelijke oorzaak van het langzame en onvolledige herstel van de populatie van grote sterns. Hierbij wordt gedacht aan een verminderd voedselaanbod in het huidige foerageergebied of een langere vliegafstand naar het foerageergebied.

Het zenderen van sterns kan niet alleen informatie opleveren over het foerageergebied, maar ook over individueel foerageergedrag (Becker *et al.* 1991). Informatie over het foerageergebied maakt het in de toekomst mogelijk om bijvoorbeeld zeer gericht het voedselaanbod van de sterns te bemonsteren.

4.2 Materiaal en methode

In 1991 en 1992 is eerst een voorstudie verricht naar de gedragsbiologische beperkingen van het zenderen van sterns en naar de technische aspecten van zenders en ontvangers. Na een technische test van verschillende Britse, Duitse en Nederlandse zenders bleken de door het IBN zelf ontwikkelde zenders het beste aan de eisen te voldoen (beste ontvangst en grootste bereik, van meer dan 12 km).

In 1993 zijn in twee verschillende kolonies in het totaal acht adulte sterns voorzien van een zender. De op een pleister bevestigde zenders zijn met behulp van UHU-sofortfest 2-componentenlijm (droogtijd ongeveer 5 min) tussen de schouderbladeren van de sterns geplakt. Het gedeelte waar de zender bevestigd moest worden, is eerst ontdaan van veren en daarna met aceton vetvrij gemaakt. De voorkeur ging uit naar het plakken van de zenders boven het gebruik van een harnas, omdat een harnas het gedrag van de vogel meer zou kunnen beïnvloeden. Bovendien is een harnas na afloop van het experiment moeilijk te verwijderen (Kenward 1987, Giroux 1990, Hill & Talent 1990, Becker *et al.* 1991). De zenders wogen ongeveer 10 g (4% van het lichaamsgewicht van een adulte grote stern). Klaassen *et al.* (1992a) hebben aangetoond aan, dat zenders, die minder wegen dan 5% van het lichaamsgewicht, geen invloed hebben op het dagelijkse energieverbruik van visdieven. De ongemoduleerde, pulserende zenders waren cilindervormig (37*13,5*13,5 mm) en hadden een vermogen van +7dBm. De frequentie van de zenders bedroeg 450,071-450,489 Mhz. Er is gespeeld met acht-elements Yagi-antennes (winst 10,2 dB, 3 dB verticale openingshoek 43°) en een Yeasu-FT290MK2 ontvanger. Met behulp van

een converter is het ontvangen signaal omgezet van de 2 m band naar de 70 cm band. Hierdoor kon de lengte van de zend-antenne beperkt blijven tot 12 cm. De ontvangers waren voorzien van een signaal-verzwakker, die gebruikt kon worden bij een te sterke ontvangst (360° rond) van het signaal.

Iedere tien min is de positie van een aantal gezenderde sterns gepeild. Als richting is steeds het middelpunt van de luidste ontvangst genomen. De nauwkeurigheid van de metingen was echter vrij laag. De hoek waarbinnen de luidste ontvangst is gemeten, varieerde van 60° tot 180° en, wanneer de vogel zich vlak bij de ontvangstpost bevond, zelfs 360°. Foerageerroutes zijn bepaald door de kruisgepeilde posities vanaf het moment van vertrek uit de kolonie tot het moment van terugkeer met elkaar te verbinden. Vanuit een schuiltent, geplaatst op enkele meters van de kolonie, is de soort en de lengte van de naar de kuikens aangevoerde vis vastgelegd.

De foerageersnelheid is berekend door de totale, minimaal afgelegde afstand van een foerageerroute te delen door de tijd die de gezenderde vogel voor het afleggen van deze afstand nodig had. Een gedetailleerde beschrijving is gegeven door Raaijmakers *et al.* (1993).

4.3 Resultaten

Gedrag

De eerste vier adulte sterns zijn met inloopkooien op het nest vlak voor het uitkomen van de eieren gevangen. De behandelingstijd van de vogels bedroeg ongeveer 35 min. De gezenderde vogels vertoonden echter atypisch gedrag. In de eerste plaats kwamen de gezenderde sterns pas na ongeveer drie dagen terug naar het nest. Een vogel kwam zelfs helemaal niet terug. Verder was de visaanvoer van de drie overgebleven zenderparen veel lager (4,8 prooien per kuiken per dag) dan van de ongezenderde controleparen (8,7 prooien per kuiken per dag; voor meer details zie Raaijmakers *et al.* 1993). Alle gezenderde vogels brachten minder vis aan dan hun ongezenderde partner. Geen enkele gezenderde ouder heeft een kuiken grootgebracht.

Bij het zenderen van de volgende vier vogels is daarom een gewijzigde methode toegepast. In de eerste plaats is de behandelingstijd verkort naar 18 min. De invloed van de behandeling en de vorm van de zenders is getest door een vogel te voorzien van een pleister zonder zender (gewicht 0,5 g) en een andere vogel van een pleister met drie kwartjes (gewicht 9,9 g). Dit keer zijn de vogels al enkele dagen voor het uitkomen van de eieren gevangen, zodat ze bij terugkeer nog geen kuikens zouden hebben.

Beide dummies en een gezenderde vogel kwamen na ongeveer drie dagen naar het nest terug. Helaas zijn de nesten van de andere drie gezenderde vogels al vrij snel na het vangen gepredeerd. Deze vogels zijn dus te laat of zelfs helemaal niet naar hun nest teruggekeerd.

Foerageergebied

Slechts in vier gevallen is het gelukt om te lokaliseren waar een stern een vis had gevangen. Opmerkelijk is, dat al deze lokaties zich langs de geulen in de Waddenzee bevonden. De clupeiden zijn gevangen in de vaargeul tussen Terschelling en Vlieland en in de West Meep. De ammodytidae zijn gevangen in het Schuitendiep, in de luwte van Terschelling (figuur 35).

Wanneer de gepeilde posities van de sterns, die zijn teruggekeerd in de kolonie (in totaal vier individuen), in kaart worden gebracht (figuur 35), valt op dat het foerageergebied van de sterns in grote lijnen overeenkomt met de zichtwaarnemingen in 1970 (Veen 1977). Er lijkt echter wel een lichte verschuiving van het foerageergebied naar het zuid-westen te hebben plaatsgevonden. Tegenwoordig foerageren de sterns relatief veel in de Waddenzee, terwijl in 1970 vooral de Noordzee als foerageergebied heeft gediend. In 1993 werden de meeste sterns rond de westpunt van Terschelling en de oostpunt van Vlieland waargenomen.

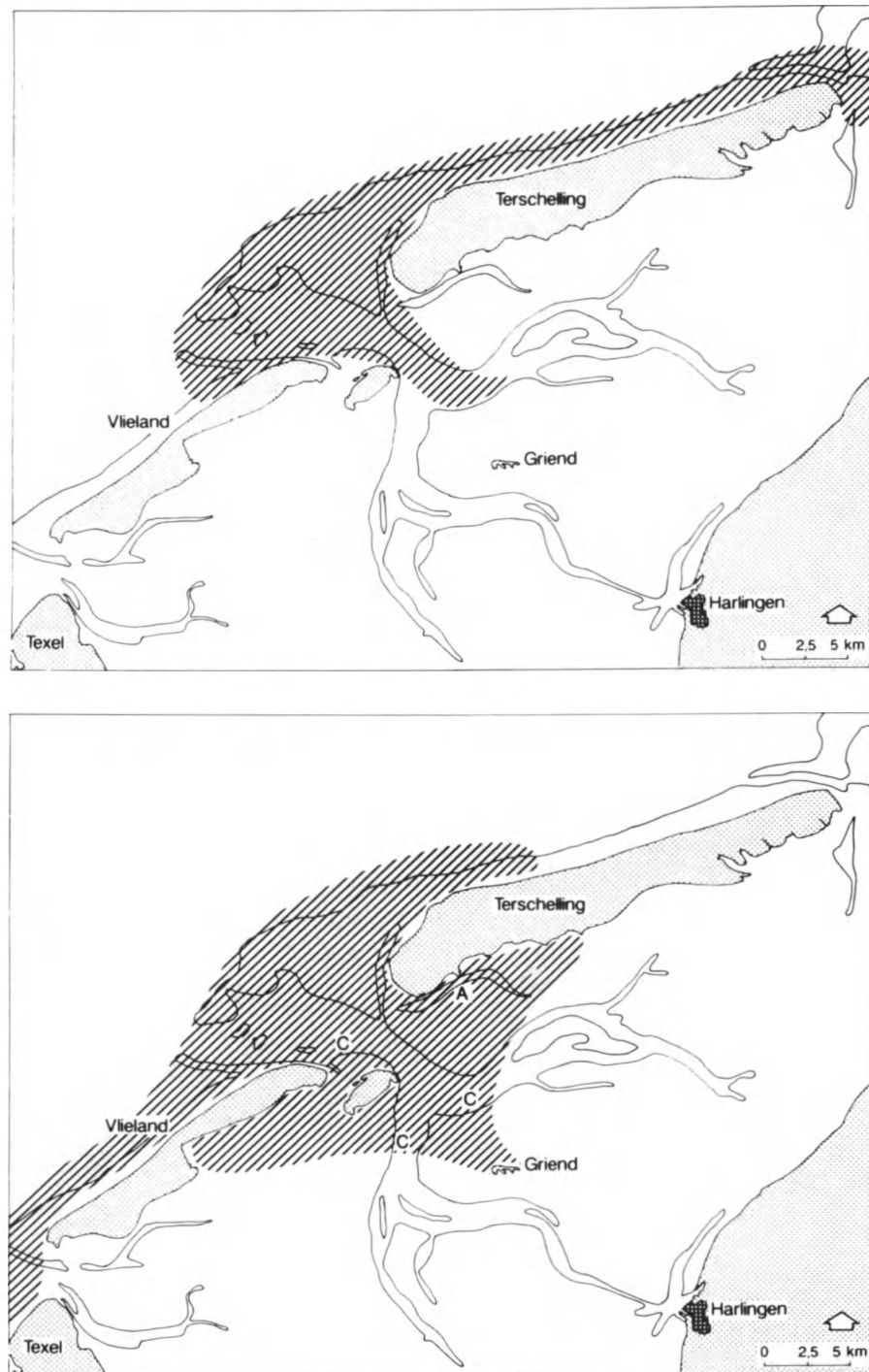
Individuele foerageerroutes

De foerageerroutes van de gezenderde sterns vertonen sterke individuele verschillen (figuur 36, 37 en 38). Vogel 1 foerageerde tweemaal hoofdzakelijk langs de geulen ten zuidwesten van Terschelling (figuur 36), terwijl de gepeilde routes van vogel 2 voornamelijk langs de geulen ten noordoosten van Vlieland liggen (figuur 37 en 38).

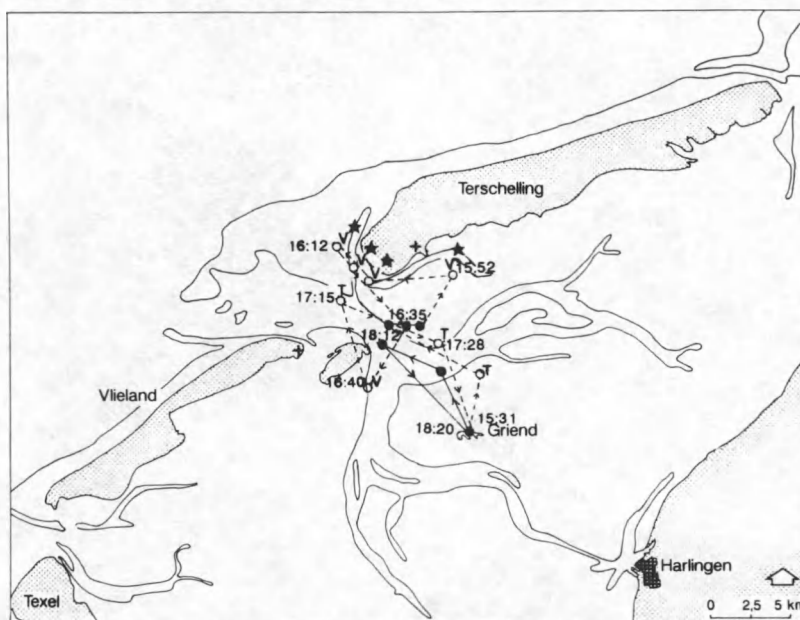
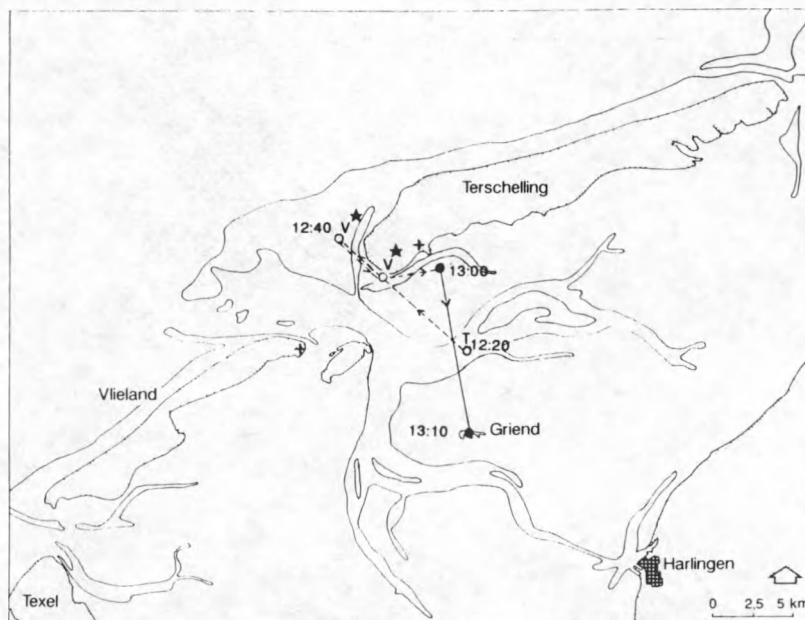
Wanneer alle in de periode 5-16 juni met kruispeilingen bepaalde posities van vogel 3 en vogel 4 worden uitgezet is te zien, dat beide individuen voornamelijk langs de geulen rondom Vlieland zijn gepeild (figuur 39). Af en toe zijn deze vogels in de buurt van Terschelling en op de vliegroute van en naar Griend gepeild.

Foerageersnelheid

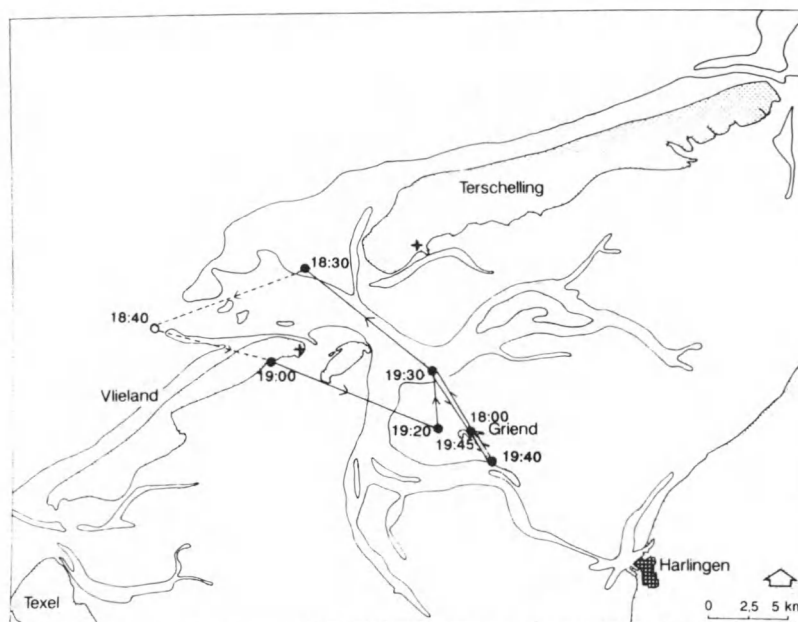
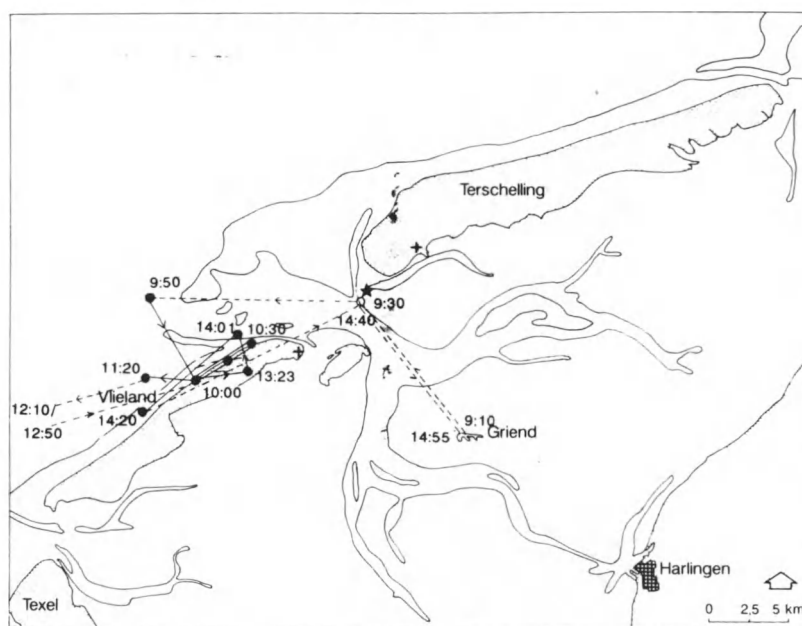
De gemiddelde foerageersnelheid van twee gezenderde sterns is berekend aan de hand van de foerageerroutes van figuur 36, 37 en 38. Deze bedroeg 24,4 km/uur, met een maximum van 66 km/uur.



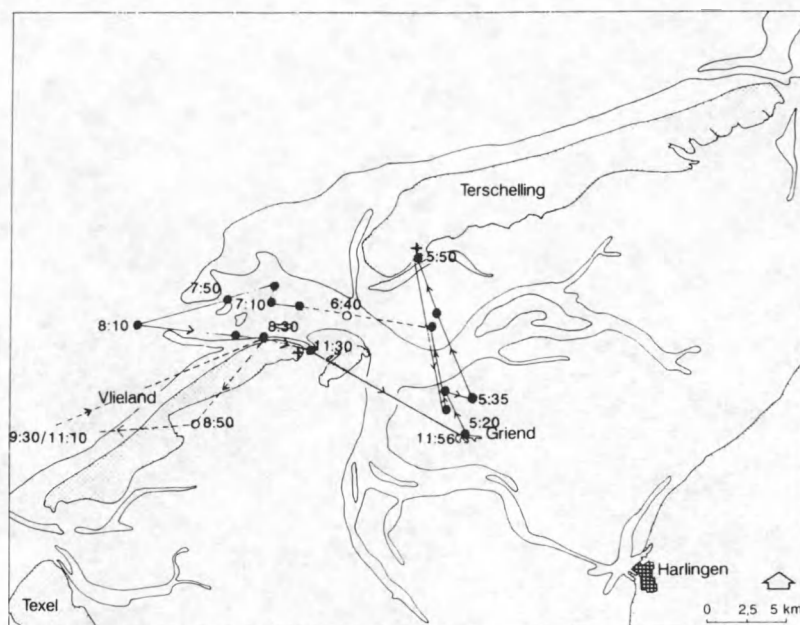
Figuur 35. Foerageergebied van grote sterns in 1970 (gebaseerd op zichtwaarnemingen door Veen (1977) (bovenste figuur) en in 1993 (gebaseerd op radio-peilingen, naar Raaijmakers et al. 1993) (onderste figuur). De letters geven de plaatsen aan waar clupeiden (C) and ammodytidae (A) werden gevangen.



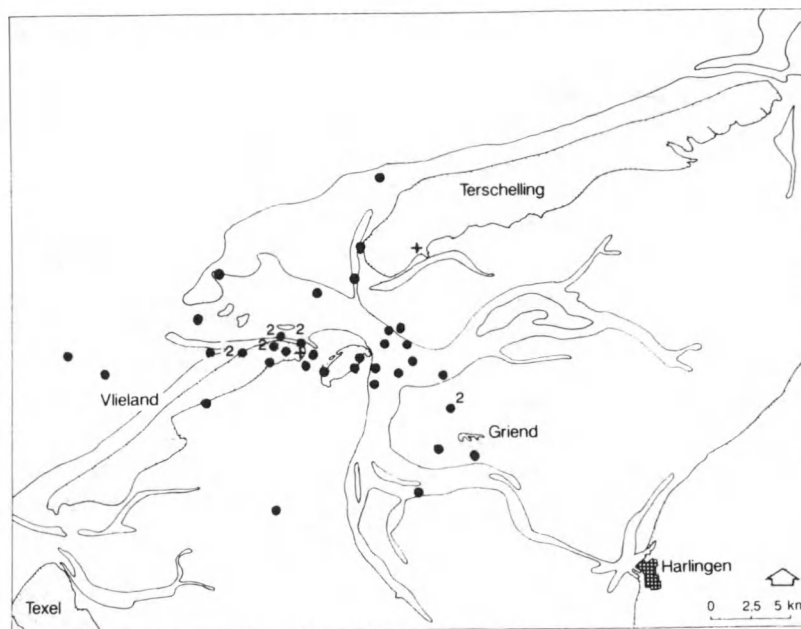
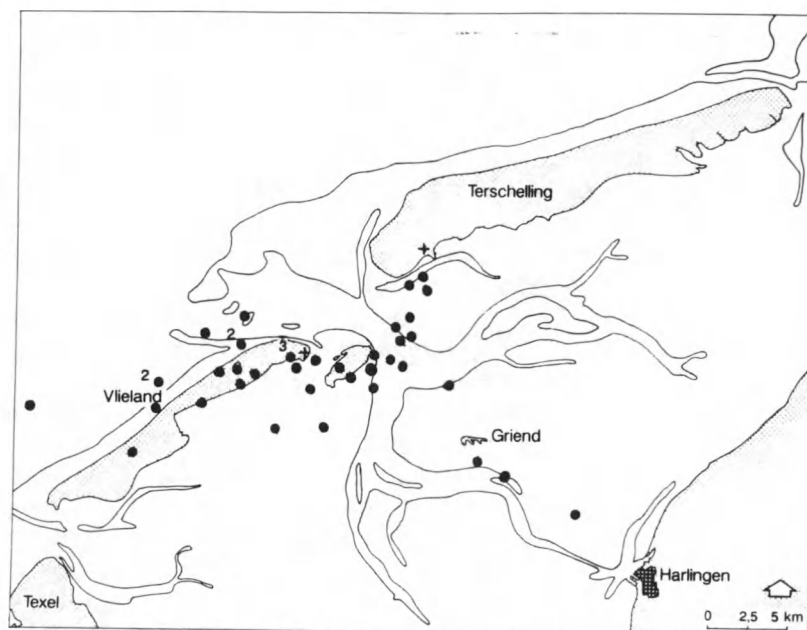
*Figuur 36. Twee foerageerroutes van vogel 1 op 5 juni 1993 (met tijdsaanduiding). Dichte rondjes: kruispeiling; open rondjes: exacte plaats niet bekend; doorgetrokken lijn: afgelegde route, in de richting van de doorgetrokken pijl; stippellijn: waarschijnlijke route; * = door Terschelling 360° rond gepeild; V = door Vlieland gepeild; T = door Terschelling gepeild.*



Figuur 37. Twee foerageerroutes van vogel 2 op 11 juni 1993 (met tijdsaanduiding). Dichte rondjes: kruispeiling; open rondjes: exacte plaats niet bekend; doorgetrokken lijn: afgelegde route, in de richting van de doorgetrokken pijl; stippellijn: waarschijnlijke route; * = door Terschelling 360° rond gepeild; V = door Vlieland gepeild; T = door Terschelling gepeild.



Figuur 38. Foerageerroute van vogel 2 op 12 juni 1993 (met tijdsaanduiding). Dichte rondjes: kruispeiling; open rondjes: exacte plaats niet bekend; doorgetrokken lijn: afgelegde route, in de richting van de doorgetrokken pijl; stippellijn: waarschijnlijke route; * = door Terschelling 360° rond gepeild; V = door Vlieland gepeild; T = door Terschelling gepeild.



Figuur 39. Met kruispeilingen bepaalde posities van vogel 3 (bovenste figuur) en vogel 4 (onderste figuur) in de periode 5-16 juni 1993.

4.4 Discussie

Gedrag

In tegenstelling tot gezenderde visdieven (Klaassen *et al.* 1992a) en alken *Alca torda* (Wanless *et al.* 1988) gedroegen de gezenderde grote sterns zich niet normaal. Alle gezenderde grote sterns brachten minder vis aan dan ongezenderde vogels. Ook brachten ze geen kuikens groot. Dit geeft aan, dat grote sterns zeer gevoelig zijn voor het zenderen.

Toch waren wij van mening, dat het mogelijk moest zijn om betere resultaten te behalen met gezenderde grote sterns. Daarom zijn in 1994 nog eens acht grote sterns voorzien van een zender (eigen gegevens). Ditmaal was de methodiek echter aanzienlijk gewijzigd. In de eerste plaats is de behandelingstijd nog verder ingekort tot 12 min. De behandeling en het loslaten van de gezenderde vogels gebeurde ditmaal in de kolonie. In de tweede plaats zijn de vogels gevangen op uitkomende eieren, die meteen na de behandeling zijn vervangen door nep-eieren. Deze nep-eieren zijn pas weer vervangen door uitkomende eieren nadat de gezenderde vogel weer op het nest was waargenomen. Verder was de vorm van de zenders platter, ronder, kleiner en lichter dan voorheen en waren de meeste zenders op de stuit geplakt om de vogels meer bewegingsvrijheid te geven (Warnock & Warnock 1993). Bovendien is gebruik gemaakt van dubbele antennes die zowel in fase als in tegenfase konden worden geschakeld. Verder is een traploze dimmer in de ontvanger ingebouwd, zodat het signaal bij te luide ontvangst naar willekeur verzwakt kan worden. Dit verhoogde de nauwkeurigheid van de ontvangers aanzienlijk (nauwkeurigheid ongeveer 2°).

De helft van de gezenderde vogels keerde nu al na een dag terug naar hun nest. De prooiaanvoer van de gezenderde vogels verschilde niet van die van hun partner of van die van ongezenderde controleparen. Het lukte dan ook alle vier zenderparen om een kuiken groot te brengen. Helaas viel na twee peildagen (met veel logistieke problemen) de ontvangst volledig uit, zodat in 1994 geen foerageerroutes gepeild konden worden. De nieuwe, maar onvoldoende zout- en snavelbestendige, coating van de zenders wordt hiervoor verantwoordelijk geacht. Desalniettemin is gebleken, dat het wel mogelijk is om "ongestoord" gedragsonderzoek te verrichten aan gezenderde grote sterns.

Foerageergebied

Het foerageergebied van grote sterns met kuikens verschilt niet wezenlijk van het foerageergebied in 1970. Alleen zijn in 1993 de geulen meteen ten zuiden van Terschelling en Vlieland wat meer gebruikt als foerageerplaats. Vooral bij harde wind wordt het foerageren in de open wateren op de Noordzee en in het zeegat tussen Terschelling en Vlieland moeilijk. Het Schuitendiep, dat in de luwte van Terschelling ligt, vormt dan een ideaal alternatief. Mogelijk bevat het Schuitendiep veel zandspiering. Dit zou kunnen verklaren waarom de aanvoer van clupeiden afneemt bij toenemende wind, terwijl de aanvoer van ammodytidae gelijk blijft (hoofdstuk 1).

De gegevens van Veen (1977) zijn gebaseerd op zichtwaarnemingen. Een nadeel van deze methode is, dat niet met zekerheid kan worden vastgesteld of een waargenomen individu al dan niet een op Griend broedende stern is. De door Veen gebruikte methode heeft echter weer als voordeel, dat het bepalen van het foerageergebied gebaseerd is op relatief veel waarnemingen. Met behulp van gezenderde sterns kunnen weliswaar zeer nauwkeurig de foerageerroutes van individuele (broedende) sterns worden bepaald. Maar daarentegen kunnen slechts enkele individuen gevolgd worden. Op grond hiervan gaan we ervan uit, dat beide methodes hun onnauwkeurigheid kennen, maar dat ze allebei een redelijk goed beeld geven van het door de sterns gebruikte foerageergebied.

Aangezien het foerageergebied juist in de richting van Griend is verschoven, valt te verwachten, dat dit een gunstig effect op de voedselaanvoer zal hebben. De afstand van het foerageergebied ten opzichte van de kolonie is kleiner. Dus valt er te verwachten dat de aanvoer zal toenemen (aangenomen dat de prooidichtheid en de beschikbaarheid van de prooien in beide gebieden gelijk zijn). Een andere mogelijkheid is, dat door een afgenomen beschikbaarheid van de prooien (hoofdstuk 2) de voedselaanvoer nu dermate laag is, dat de sterns ter compensatie hun prooien dicht bij de kolonie vangen.

Individuele peilingen en foerageerroutes duiden erop, dat de sterns voornamelijk foerageren langs de randen van de geulen, waar de vissen passeren wanneer ze vanuit de diepte van de geulen de ondiepe platen opzwemmen (en omgekeerd). Ook is het mogelijk, dat de vis op deze plaatsen naar het wateroppervlak wordt gedreven door predatoren als makreel (Veen 1977).

Ondanks de kleine steekproef lijkt het erop, dat er een individuele voorkeur voor een bepaald foerageergebied bestaat. Peilingen van individuele sterns betreffen in grote lijnen steeds dezelfde lokaties. Er zijn echter onvoldoende gegevens beschikbaar om een goed beeld te krijgen van deze individuele foerageerplaatsen. Bovendien is het mogelijk, dat de keuze van een foerageerplaats verandert in de loop van het broedseizoen of met abiotische factoren als windsnelheid en getijde.

Foerageersnelheid

De gemiddelde foerageersnelheid van grote sterns van 24 km/uur, zoals gemeten in 1993, bedraagt de helft van de geschatte, gemiddelde vliegsnelheid van 48 km/uur voor meeuwen en sterns (Meinertzhagen 1955, Pearson 1968). De maximale snelheid die in 1993 gemeten is, bedroeg 66 km/uur. Dit individu vloog, waarschijnlijk met de wind mee, linea recta met een prooi van de vangplaats naar Griend terug. De "werkelijke" gemiddelde foerageersnelheid zal waarschijnlijk niet zoveel afwijken van de berekende foerageersnelheid van 24 km/uur. De hogere vliegsnelheid (van 48 km/uur) van en naar de foerageergebieden verlaagt enerzijds de "werkelijke" foerageersnelheid. Maar een foeragerende stern legt anderzijds een grotere afstand af dan berekend (op grond van de kortste afstand tussen de opeenvolgende kruispeilpunten). Hierdoor neemt de werkelijke foerageersnelheid weer af.

4.5 Conclusies

- Behandelingstijd, het moment in de eifase waarop de zender wordt aangebracht en de vorm van de zender zijn van groot belang voor de kans dat een legsel na het zenderen wordt opgegeven.
- Ten opzichte van 1970 is het foerageergebied van de grote sterns op Griend iets verschoven in zuidwestelijke richting. In 1993 is relatief veel gebruik gemaakt van de geulen in het Waddengebied ten zuiden van Terschelling en Vlieland, terwijl de Noordzee nauwelijks als foerageergebied is gebruikt.
- Grote sterns foerageren vooral langs de randen van de geulen.
- Er lijkt sprake te zijn van een individuele voorkeur voor bepaalde foerageerplaatsen.

4.6 Aanbevelingen voor verder onderzoek

Er dient een snavel- en zoutwater-resistente coating voor de zenders te worden gebruikt. Het inkorten van de behandelingstijd tot 12 minuten kan eventueel nog verder worden teruggedrongen, wanneer er sneller drogende lijm wordt gebruikt. Maar de sterkte van de coating en de huidgevoeligheid en de kleefkracht van de nieuwe lijm moeten vóór het veldseizoen onder gecontroleerde omstandigheden worden onderzocht. Dan is het in principe mogelijk om het gedrag van gezenderde grote sterns radiografisch te volgen.

DANKWOORD

We willen Peter van Beers, Wilma Dijkman, Karin Geschiere, John Habraken, Kees van 't Hoff, Gerlof Hotsma, Marcel Klaassen, Maaïke Raaijmakers, Thea Smit, Piet van Tienen en Jan Veen graag bedanken voor hun hulp en aangenaam gezelschap tijdens het veldwerk op Griend. Rijkswaterstaat Vlieland was zo vriendelijk ons van ontbrekende windgegevens te voorzien. Het zenderwerk was nooit tot stand gekomen zonder hulp van Fred Tot ("Radiozendamateurlereniging Terschelling") en Eric Bouwman (Rijkswaterstaat Vlieland). Kees van 't Hoff, Willem van der Veer en Hilco van der Voet willen we bedanken voor hun technische en statistische steun en commentaar. Arie Spaans, Marcel Klaassen, John Schobben, Peter Meininger en Henk Baptist gaven nuttig commentaar op eerdere versies van dit rapport. De Vereniging Natuurmonumenten heeft toestemming gegeven om het onderzoek op Griend te verrichten. Ed Hazebroek heeft de tekening op de voorplaat gemaakt. Ook willen we Marcel Klaassen bedanken voor het verzamelen van een deel van de gegevens in Guinée-Bissau. Tenslotte willen we Bernard Spaans, Dik Bekker, Jan van der Kamp, Arjen Leendertse, Jan van de Kam, Loes Bolle, Ewout Adriaans, Luis Malabe de Fonseca, Bruno Ens, Pieter Wijbenga, Fred Fransen, Yolanda van der Meulen, Jörgen Peter Kjeldsen, Sten Asbirk, Alqueia Quadé, Jan Cuppen, Jacob Salvig en Palle Rasmussen bedanken voor hun medewerking aan het onderzoek en hun aangename gezelschap tijdens de expeditie in Guinée-Bissau.

Dit project is uitgevoerd met steun van het Rijksinstituut voor Kust en Zee, Rijkswaterstaat Den Haag.

LITERATUUR

- Aebischer, N.J. & S. Wanless 1992. Relationship between colony size, adult non-breeding and environmental conditions for Shags *Phalacrocorax aristotelis* on the Isle of May, Scotland. *Bird Study* 39: 43-52.
- Altenburg, W., M. Engelmoer, R. Mes & T. Piersma 1982. Wintering waders at the banc d'Arguin, Mauritania. Report of the Netherlands Ornithological Expedition 1980. Stichting Veth tot steun aan Waddemonderzoek, Leiden.
- Altenburg, W. & J. van der Kamp 1986. Oiseau d'eau dans les zones humides de la Mauritanie du Sud, du Sénégal et de la Guinée-Bissau, Octobre-Décembre 1983. RIN-report 86-1, Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum.
- Anker-Nilssen, T. & A.T. Barrett 1991. Status of seabirds in northern Norway. *British Birds* 84: 329-341.
- Ansingh, F.H., H.J. Koelers, P.A. van der Werf & K.H. Voous 1960. The breeding of the Cayenne or Yellow-Billed Sandwich Tern in Curaçao in 1958. *Ardea* 48: 51-65.
- Asbirk, S. 1993. Preliminary report from the 4th period of the Dutch-Danish expedition to Guinea-Bissau 1992-1993. Progress report period IV. Unpublished.
- Assem, J. van den 1954. Kokmeeuwen als belagers van de grote sterns. *De Levende Natuur* 57: 141-145.
- Bailey, R.S. 1991. The interaction between sandeels and seabirds - a case history at Shetland. International Council for the Exploration of the Sea ICES 165: 1-12.
- Becker, P.H., D. Frank, S.R. Sudmann & M. Wagener 1991. Funkpeilung von Flußseeschwalben (*Sterna hirundo*) bei der Nahrungssuche im Wattenmeer. *Seevogel* 12: 52-61.
- Beers, P.W.M. van & J.M.P.M. Habraken 1993. De invloed van getij, wind en leeftijd van de kuikens op de voedselaanvoer van de grote stern *Sterna sandvicensis*. Doctoraalverslag Vakgroep Dieroecologie, K.U. Nijmegen, Nijmegen, Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen.
- Beijersbergen, J. 1976. De terreinkeus van de grote stern (*Sterna s. sandvicensis* Lath.) en de relaties tussen kokmeeuwen en grote sterns op de voormalige zandplaat de Hompelvoet. Intern rapport Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum.
- Birkhead, T.R. 1976. Effects of sea conditions on rates at which Guillemots feed chicks. *British Birds* 69: 490-492.
- Boecker, M. 1967. Vergleichende Untersuchungen zur Nahrungs- und Nistökologie der Flußseeschwalbe (*Sterna hirundo* L.) und der Küstenseeschwalbe (*Sterna paradisaea* Pont.). *Bonner zool. Beitr.* 18: 15-126.
- Borodulina, T.L. 1960. Biology and economic importance of gulls and terns of southern-USSR water bodies. *Akad. Nauk SSSR. Trudy Inst. Morf. Zhiv.* 32: 1-132.
- Brenninkmeijer, A. & M. Klaassen 1991. Griend, vogels en bewaking 1991. Arnhem.
- Brenninkmeijer, A. & E.W.M. Stienen 1992a. Ecologisch profiel van de grote stern (*Sterna sandvicensis*). RIN-rapport 92/18. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Arnhem.
-

- Brenninkmeijer, A. & E.W.M. Stienen 1992b. Griend, vogels en bewaking 1992. Arnhem.
- Brenninkmeijer, A. & E.W.M. Stienen 1993. Griend, vogels en bewaking 1993. Arnhem.
- Brenninkmeijer, A. & E.W.M. Stienen 1994a. Pilot study on the influence of feeding circumstances at the North Sea on the breeding results of terns along the Dutch coast. Research report 94/10, Institute for Forestry and Nature Research, Wageningen.
- Brenninkmeijer, A. & E.W.M. Stienen 1994b. Griend, vogels en bewaking 1994. Arnhem.
- Brenninkmeijer, A. & E.W.M. Stienen 1995. The effect of an enclosure on feeding behaviour, chick growth and breeding success of the Sandwich Tern *Sterna sandvicensis*. In prep.
- Brouwer, G.A., J.W. van Dieren, W. Feekes, G.W. Harmsen, J.G. ten Houten, W.J. Kabos, J.P. Mazure, A. Scheygrond, P. Tesch & A. van der Werff 1950. Griend, het vogeleiland in de Waddenzee. Nijhoff, 's-Gravenhage.
- Buckley, F.G. & P.A. Buckley. 1974. Comparative feeding ecology of wintering adult and juvenile Royal Terns (Aves: Laridae, Sterninae). *Ecology* 55: 1053-1063.
- Bukacinski, D., M. Bukacińska & A.L. Spaans 1994. Experimental evidence for the relationship between food supply, parental effort and chick survival in the Lesser Black-backed Gull (*Larus fuscus*). *Journal of Animal Ecology* (submitted).
- Cadée, G.C. 1984. Has input of organic matter into the western part of the Dutch Wadden Sea increased during the last decades? Publication series 10: 71-82, Netherlands Institute for Sea Research of Texel.
- Cadée, G.C. 1986. Increased phytoplankton primary production in the Marsdiep area (western Dutch Waddensea). *Netherlands Journal of Sea Research* 20: 285-290.
- Cadée, G.C. & W. van Raaphorst 1994. Wordt de Waddenzee voedselarmer? *De Levende Natuur* 95: 98-102.
- Cramp, S. 1985. The birds of the western Palearctic, 4. Oxford University Press, Oxford.
- Campredon, P. 1978. Reproduction de la Sterne caugek, *Thalasseus sandvicensis* Lath., sur le Banc d'Arguin (Gironde). *Aperçu de sa distribution hivernale*. *L'Oiseau et R.F.O.* 48: 123-150, 263-279.
- Corten, A. 1990. Long-term trends in pelagic fish stocks of the North Sea and adjacent waters and their possible connection to hydrographic changes. *Netherlands Journal of Sea Research* 25: 227-235.
- Coulson, J.C. & J.M. Porter 1985. Reproductive success of the Kittiwake *Rissa tridactyla*: the roles of clutch size, chick growth and parental quality. *Ibis* 127: 450-466.
- Danchin, É. 1992. Food shortage as a factor in the 1988 Kittiwake *Rissa tridactyla* breeding failure in Shetland. *Ardea* 80: 93-98.
- Dircksen, R. 1932. Die Biologie des Austernfischers, der Brandseeschwalbe und der Küstenseeschwalbe nach Beobachtungen und Untersuchungen auf Norderoog. *Journal für Ornithologie* 80: 427-521.
- Drent, R.H., M. Klaassen & B. Zwaan 1992. Predictive growth budgets in terns and gulls. *Ardea* 80: 5-17.
- Dunn, E.K. 1972. Effect of age on the fishing ability of Sandwich Terns *Sterna sandvicensis*. *Ibis* 114: 360-366.
-

- Dunn, E.K. 1973. Changes in fishing ability of terns associated with wind-speed and sea surface conditions. *Nature* 244: 520-521.
- Dunning, J.B. 1993. Avian body masses. CRC Press, Boca Raton, Ann Arbor, London, Tokyo.
- Eerden, M. van 1993. Helderheid is ook niet alles: aalscholvers hebben het moeilijk in het IJsselmeer. *Van Nature* 11: 3.
- Ens, B.J., T. Piersma, W.J. Wolff & L. Zwarts 1989. Report of the Dutch-Mauritanian project Banc d'Arguin 1985-1986. Report WIWO 25/RIN-report 89/6. Foundation Working Group International Wader and Waterfowl Research, Zeist.
- Ens, B.J., T. Piersma, W.J. Wolff & L. Zwarts (red.) 1990. Homeward bound: problems waders face when migrating from the Banc d'Arguin, Mauretania, to their northern breeding grounds in spring. *Ardea* 78: 1-364.
- Eriksson, M.O.G. 1984. Acidification of lakes: effects on waterbirds in Sweden. *Ambio* 13: 260-262.
- Eriksson, M.O.G. 1985. Prey detectability for fish-eating birds in relation to fish density and water transparency. *Ornis scandinavica* 16: 1-7.
- Essink, K. & J.G. Bosch. 1993. On the conservation of the island of Griend in the Dutch Wadden Sea. *Wadden Sea News Letter* 1993-1: 5-7.
- Ewins, P.J. 1985. Growth, diet and mortality of Arctic Tern *Sterna paradisaea* chicks in Shetland. *Seabird* 8: 59-68.
- Frank, D. & P.H. Becker 1992. Body mass and nest reliefs in Common Terns *Sterna hirundo* exposed to different feeding conditions. *Ardea* 80: 57-69.
- Fuchs, E. 1977. Kleptoparasitism of Sandwich Terns *Sterna sandvicensis* by Black-headed Gulls *Larus ridibundus*. *Ibis* 119: 183-190.
- Furness, R.W. 1982. Competition between fisheries and seabird communities. *Advanced marine Biology* 20: 225-307.
- Furness, R.W. 1989. Declining seabird populations. *Journal of Zoology* 219: 177-180.
- Garnett, M.C. 1981. Body size, its heritability and influence on juvenile survival among Great Tits, *Parus major*. *Ibis* 123: 31-41.
- Geschiere, C.E. 1993. Kapers op de kust: het effect van enkele abiotische en biotische variabelen op het kleptoparasitisme door de kokmeeuw *Larus ridibundus* op de grote stern *Sterna sandvicensis* en de gevolgen hiervan voor de reproductie van de grote stern op Griend. Verslag Natuurbeheer 1332 Landbouwuniversiteit Wageningen, Wageningen, Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen.
- Giroux, J.F. 1990. Tail-mounted radio transmitters for waterfowl. *Journal of Field Ornithology* 61: 303-309.
- Gorke, M. 1990. Die Lachmöwe (*Larus ridibundus*) in Wattenmeer und Binnenland: ein verhaltensökologischer Vergleich. *Seevögel* 11, Sonderheft 3.
- Hafner, H., P.J. Dugan, M. Kersten, O. Pineau & J.P. Wallace 1993. Flock feeding and food intake in Little Egrets *Egretta garzetta* and their effects on food provisioning and reproductive success. *Ibis* 135: 25-32.
- Hamer, K.C., R.W. Furness & R.W.G. Caldow 1991. The effects of changes in food availability on the breeding ecology of Great Skuas *Catharacta skua* in Shetland. *Journal of Zoology* 223: 175-188.
- Hamer, K.C., P. Monaghan, J.D. Uttley, P. Walton & M.D. Burns 1993. The influence of food supply on the breeding ecology of Kittiwakes *Rissa tridactyla* in Shetland. *Ibis* 135: 255-263.
-

- Hamre, J. 1988. Some aspects of the interrelation between the herring in the Norwegian Sea and the stocks of capelin and cod in the Barentsz Sea. ICES C.M. 1988/H-42: 1-15 (Mimeo).
- Haney, J.C. & A.E. Stone 1988. Seabird foraging tactics and water clarity: are plunge divers really in the clear? Marine Ecology Progress Series 49: 1-9.
- Hill, L.A. & L.G. Talent 1990. Effects of capture, handling, banding, and radio marking on breeding Least Terns and Snowy Plovers. Journal of Field Ornithology 61: 310-319.
- Hotchachka, W. & J.N.M. Smith 1991. Determinants and consequences of nestling condition in song sparrows. Journal of Animal Ecology 60: 995-1008.
- Holthuijzen, Y. & B. Hoentjen 1979. Griend, broedseizoen 1979. Intern rapport.
- Hulsman, K. 1988. The structure of seabird communities: an example from Australian waters. In: J. Burger (ed.) Seabirds and other marine vertebrates: 59-91. Colombia University Press, New York.
- Isenmann, P. 1975. Über einen Versuch zur Messung der Fütterungshäufigkeit von fast flügenden Jungvögeln bei der Brandseeschwalbe (*Sterna sandvicensis*) in der Camarque (Süd-Frankreich). Vogelwarte 28: 159-160.
- Jakobsson, J. 1985. Monitoring and management of the Northeast Atlantic herring stocks. Canadian Journal of Fishery and Aquatic Science 42: 207-221.
- Janssen, J., H. Elgershuizen, R. Norde, B. Hoentjen & J. Veen 1994. Griend floreert. De Levende Natuur 95: 103-111.
- Jonge, V.N. de 1990. Reactie van het ecosysteem van het Nederlandse Waddenzeegebied op fosforlozingen vanuit het stroomgebied van de Rijn. Nota GWWS-90.063 Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren, Den Haag.
- Jonge, V.N. de & K. Essink 1992. Lange-termijn veranderingen in nutriëntenbelasting en daarmee gepaard gaande primaire en secundaire productie in de Nederlandse Waddenzee. Rapport DGW-92.002 Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren, Den Haag.
- Katzir, G. & Z. Labinger. 1989. Pied kingfisher - Problems of an amazing fisherman. Torgos 8: 91-92.
- Kersten, M., R.H. Britton, P.J. Dugan & H. Hafner 1991. Flock feeding and food intake in Little Egrets: the effects of prey distribution and behaviour. Journal of Animal Ecology 60: 241-252.
- Kenward, R.E. 1987. Tag attachment. In: R.E. Kenward (ed.) Wildlife radio tagging: 99-113. Academic Press, London.
- Klaassen, M., P.H. Becker & M. Wagener 1992a. Transmitter loads do not affect the daily energy expenditure of nesting Common Terns. Journal of Field Ornithology 63: 181-185.
- Klaassen, M., B. Zwaan, P. Heslenfeld, P. Lucas & B. Luijckx 1992b. Growth rate associated changes in the energy requirements of tern chicks. Ardea 80: 19-28.
- Knijjn, R.J., T.W. Boon, H.J.L. Heessen & R.G. Hislop 1993 Atlas of North Sea Fishes. Based on bottom-trawl survey data for the years 1985-1987. International Council for the Exploration of the Sea.
- Kraker, C. de & P.J.T. Derks 1994. Verslag Hompelvoet/Markenje 1994. Rapport Staatsbosbeheer, Middelburg.
-

- Krementz, D.G., J.D. Nichols & J.E. Hines 1989. Post-fledging survival of European Starlings. *Ecology* 70: 646-655.
- Lemmetyinen, R. 1974. Comparative breeding ecology of the Arctic and the Common Tern with special reference to feeding. Reports from the Department of Zoology, University of Turku, Finland.
- Lemmetyinen, R. 1976. Feeding segregation in the Arctic and Common Tern in southern Finland. *Auk* 93: 636-640.
- Magrath, R.D. 1991. Nestling weight and juvenile survival in the Blackbird, *Turdus merula*. *Journal of Animal Ecology* 60: 335-351.
- Massias, A. & P.H. Becker 1990. Nutritive value of food and growth in Common Tern *Sterna hirundo* chicks. *Ornis scandinavica* 21: 187-194.
- Meinertzhagen, R. 1955. The speed and altitude of bird flight (with notes on other animals). *Ibis* 97: 81-117.
- Monaghan, P., J.D. Uttley & M.D. Burns 1992. Effect of changes in food availability on reproductive effort in Arctic Terns *Sterna paradisaea*. *Ardea* 80: 71-81.
- Monaghan, P., J.D. Uttley, M.D. Burns, C. Thaine & J. Blackwood 1989. The relationship between food supply, reproductive effort and breeding success in Arctic Terns *Sterna paradisaea*. *Journal of Animal Ecology* 58: 261-274.
- Nadler, T. 1976. Die Zwergseeschwalbe. Ziemsen, Wittenberg.
- Muus, B.J. 1966. Zeevissengids. Elsevier, Amsterdam.
- Newton, I. 1991. Habitat variation and population regulation in Sparrowhawks. *Ibis* 133 supplement 1: 76-88.
- Newton, I. 1994. Experiments on the limitation of bird breeding densities: a review. *Ibis* 136: 397-411.
- Pearson, T.H. 1968. The feeding biology of seabird species breeding on the Farne Islands, Northumberland. *Journal of Animal Ecology* 37: 521-552.
- Poorter, E. & L. Zwarts 1984. Résultats d'une première mission ornitho-écologique de l'UICN/WWF en Guinée-Bissau. Nederlandse Stichting van Internationale Vogelbescherming, Zeist.
- Postma, H. 1982. Hydrography of the Wadden Sea: movements and properties of water particulate matter. Final report on 'Hydrography' of the Wadden Sea Working Group, Report 2. Stichting Veth tot steun aan Waddenonderzoek, Leiden.
- Raaijmakers, M.H.J.E., P.W.M. van Beers & J.M.P.M. Habraken 1993. Telemetrische bepaling van de foerageerplaatsen en foerageerroutes van de op Griend broedende grote sterns *Sterna sandvicensis*. Doctoraalverslag Vakgroep Dieroecologie, K.U. Nijmegen, Nijmegen, Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen.
- Richner, H. 1989. Habitat-specific growth and fitness in Carrion Crows (*Corvus corone corone*). *Journal of Animal Ecology* 58: 427-440.
- Richner, H., P. Schneiter & H. Stirnimann 1989. Life-history consequences of growth rate depression: an experimental study on Carrion Crows (*Corvus corone corone* L.). *Functional Ecology* 3: 617-624.
- Ricklefs, R.E. 1967. A graphical method of fitting equations to growth curves. *Ecology* 48: 978-983.
- Rooth, J. 1958. Relations between Black-headed Gulls (*Larus ridibundus*) and terns (*Sterna spec.*) in the Netherlands. VII Bulletin of the International Committee for Bird Preservation: 117-119.
- Rooth, J. 1960. Nog eens: het kokmeeuwenprobleem. *Het Vogeljaar* 8: 1-3.
-

- Rooth, J. 1965. Over sterns en kaapmeeuwen. *De Levende Natuur* 68: 265-275.
- Salt, G.W. & D.E. Willard 1971. The hunting behavior of Forster's Tern. *Ecology* 52: 989-998.
- Safina, C. & J. Burger 1988. Ecological dynamics among prey fish, bluefish, and foraging Common Terns in an Atlantic coastal system. In: J. Burger (ed.) *Seabirds and other marine vertebrates*: 95-173. Colombia University Press, New York.
- Salvig, J.C., S. Asbirk, J.P. Kjeldsen & P.A.F. Rasmussen 1994. Wintering waders in the Bijagos Archipelago, Guinea-Bissau 1992-1993. *Ardea* 82: 137-142.
- Schenk, P.M. 1959. De kokmeeuwen werkelijk een probleem? *Het Vogeljaar* 7: 185-188.
- Schenk, P.M. 1960. Reactie op een reactie. *Het Vogeljaar* 8: 2-3.
- Smidt, A. de & S. Broekhuizen 1964. Griend 1964. Waarnemingen over het verloop van het broedseizoen en onderzoek naar de relatie tussen kapmeeuwen en grote sterns. Doctoraal verslag R.U. Utrecht, Utrecht.
- Smit, C.J. & T. Piersma 1989. Numbers, mid-winter distribution and migrations of wader populations using the East Atlantic flyway. In: H. Boyd & J.Y. Pirot (eds.) *Flyways and reserve networks for waterbirds*: 24-63. IWRB Special Publication 9, International Waterfowl and Wetlands Bureau, Slimbridge.
- Smith, A.J.M. 1975. Studies of breeding Sandwich Terns. *British Birds* 68: 142-156.
- Smith, H.G., H. Kallander, J.A. Nilsson 1989. The trade-off between offspring and quality in the Great Tit, *Parus major*. *Journal of Animal Ecology* 58: 383-401.
- Smith, J.N.M. & P. Arcese 1989. How fit are floaters? Consequences of alternative territorial behaviors in a nonmigrating sparrow. *The American Naturalist* 133: 830-845.
- Spaans, A.L., M. Bukacińska, D. Bukaciński & N.D. van Swelm 1994. The relationship between food supply, reproductive parameters and population dynamics in Dutch Lesser Black-backed Gulls *Larus fuscus*: a pilot study. IBN-rapport 94/9, Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen.
- Springer, A.M., D.G. Roseneau, D.S. Lloyd, C.P. McRoy & E.C. Murphy 1986. Seabird responses to fluctuating prey availability in the eastern Bering Sea. *Marine Ecology Progress Series* 32: 1-12.
- Stienen, E.W.M. & A. Brenninkmeijer 1992. Ecologisch profiel van de visdief (*Sterna hirundo*). RIN-rapport 92/18. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Arnhem.
- Stienen, E.W.M. & A. Brenninkmeijer 1995. Vergelijkend onderzoek naar het legpatroon en de voedseleecologie van de grote sterns op Griend. In prep.
- Taylor, I.R. 1983. Effect of wind on the foraging behaviour of Common and Sandwich Terns. *Ornis scandinavica* 14: 90-96.
- Tinbergen, N. 1932. Vergelijkende waarnemingen aan enkele meeuwen en sterns. *Ardea* 21: 1-13.
- Tinbergen, J.M. & M.C. Boerlijst 1990. Nestling weight and survival in individual Great Tits (*Parus major*). *Journal of Animal Ecology* 59: 1113-1127.
- Vader, W., T. Anker-Nilssen, V. Bakken, R.T. Barrett & K.-B. Strann 1990. Regional and temporal differences in breeding success and population
-

- development of fisheating seabirds in Norway after collapses of herring and capelin stocks. Transactions 19th IUGB Congress (Trondheim 1989): 143-150.
- Veen, J. 1977. Functional and causal aspects of nest distribution in colonies of the Sandwich Tern (*Sterna s. sandvicensis* Lath.). Brill, Leiden.
- Veen, J. & J. van de Kam 1988. Griend vogeleiland in de Waddenzee. Natuurmonumenten, 's-Graveland/Terra, Zutphen.
- Veen, J. 1994. De broedvogelbevolking van Griend. De Levende Natuur 95: 112-118.
- Wanless, S., M.P. Harris & J.A. Morris 1988. The effect of radio transmitters on the behavior of Common Murres and Razorbills during chick rearing. Condor 90: 816-823.
- Warnock, N. & S. Warnock 1993. Attachment of radio-transmitters to sandpipers: review and methods. Wader Study Group Bulletin 70: 28-30.
- Waterloopkundig Laboratorium 1992. Troebelheid Nederlandse zoute wateren: inventarisatie en trendanalyse 1930-1990.
- Wymenga, E. & W. Altenburg 1992. Short note on the occurrence of terns in Guinea-Bissau in winter. In: W. Altenburg, E. Wymenga & L. Zwarts (eds.), Ornithological importance of the coastal wetlands of Guinea-Bissau. WIWO-report 26. Foundation Working Group International Wader and Waterfowl Research, Zeist.
- Zwarts, L. 1985. The wintering exploitation of fiddler crabs *Uca tangeri* by waders in Guinea-Bissau. Ardea 73: 3-12.
- Zwarts, L. 1988. Numbers and distribution of coastal waders in Guinea-Bissau. Ardea 76: 42-55.
-

SAMENVATTING

Het aantalsverloop van de in Nederland broedende grote sterns heeft tijdens de twintigste eeuw grote fluctuaties vertoond. Na de laatste ineenstorting aan het einde van de jaren zestig heeft de populatie zich slechts langzaam hersteld. Sinds 1980 is het aantal broedparen min of meer stabiel gebleven op ongeveer een derde van het aantal van voor de ineenstorting. De centrale vraag in dit rapport is dan ook: "Wat zijn de oorzaken voor het langzame en onvolledige herstel van de populatie na de laatste ineenstorting?".

Voedselbeschikbaarheid

Aangezien de grote stern een voedselspecialist is, worden de oorzaken van het langzame en onvolledige herstel vooral gezocht in de voedselbeschikbaarheid, met name tijdens het broedseizoen. Daartoe is in 1993-1994 onderzoek verricht naar de voedseleecologie van de op Griend broedende grote sterns. Het onderzoek is door het IBN-DLO uitgevoerd voor het RIKZ en dient ter ondersteuning van een populatie-dynamisch model van de grote stern.

In vergelijking met 1966-1970 is de samenstelling van het voedsel niet veranderd. De prooiaanvoer (uitgedrukt in zowel aantal vissen/kuiken/dag als in g vis/kuiken/dag) was in 1992 en 1993 echter veel lager dan in de periode 1966-1970. Vooral in 1992 was de prooiaanvoer extreem laag. Dit resulteerde in een verlaagde groeisnelheid en een verminderde conditie van de kuikens in dat jaar. Parallel hieraan was het aantal broedparen in 1992 extreem klein. In 1993 was er weer een toename van het aantal broedparen.

Mogelijke oorzaken voor de verlaagde voedselaanvoer ten opzichte van de periode 1966-1970 moeten gezocht worden in een verschuiving van het foerageergebied of een verandering binnen het bestaande foerageergebied van de sterns. Telemetrisch onderzoek heeft uitgewezen dat er van een grote verschuiving van het foerageergebied geen sprake is. De oorzaken moeten dus worden gezocht in een afgenomen voedselbeschikbaarheid. De beschikbaarheid van het voedsel wordt niet alleen beïnvloed door de dichtheid van het aanwezige voedsel, maar ook door de zicht- en vangbaarheid van de prooivissen. Onderzoek in Guinée-Bissau, een belangrijk overwinteringsgebied van Europese sterns, heeft duidelijk gemaakt dat het foerageersucces van sterns afneemt bij een afnemend doorzicht van het water. Dus zowel een afname in het aantal prooivissen als een afname in het doorzicht van het water zouden het verschil in voedselaanvoer tussen de twee periodes kunnen verklaren.

Een gedeelte van de aangevoerde prooien wordt geroofd door kokmeeuwen (gemiddeld 15,3%). Bij oudere kuikens en onder slechte weersomstandigheden (harde wind) is de roverij echter veel groter. Dit kan de overlevingskansen van de sternekuikens sterk beïnvloeden. Het aantal broedende kokmeeuwen is vanaf 1960 enorm toegenomen, evenals de verhouding tussen het aantal broedende kokmeeuwen en grote sterns (in het voordeel

van de kokmeeuwen). Deze veranderingen zijn echter niet van invloed geweest op de mate van kleptoparasitisme en worden dan ook niet van belang geacht voor het langzame en onvolledige herstel van de populatie grote sterns.

Om het te ontwikkelen populatie-dynamisch model te ijken voor natuurlijke invloeden van wind, is een model gepresenteerd, dat de levensverwachting van kuikens bij verschillende windsnelheden voorspelt. In periodes met storm is de voedselaanvoer laag en het kleptoparasitisme hoog. De meeste kuikens overleven een kortdurende stormperiode. Een langere stormperiode tijdens de eerste levensdagen van de kuikens eist echter veel slachtoffers. Bij oudere kuikens resulteert een langere stormperiode in een enorme gewichtsafname, maar omdat oudere kuikens een grotere gewichtsreserve hebben, kunnen zij dergelijke periodes wat langer doorstaan dan jonge kuikens.

Doorzicht van het water

Onderzoek in Guinée-Bissau wijst uit, dat het vissucces (het aantal gevangen vissen per uur) en het vangsucces (het percentage succesvolle duiken) van grote sterns en koningssterns toenemen bij een toenemend doorzicht van het water. Bij de dwergstern bestaat er geen verband tussen het doorzicht van het water, het vangsucces en het vissucces. Het is aannemelijk, dat veranderingen in de helderheid van het water in de Nederlandse Waddenzee eveneens van invloed zijn op het vissucces en daarmee op de voedselaanvoer naar de kuikens.

De duikfrequentie (het aantal duiken per uur) en het vissucces van in een groep foeragerende sterns was veel hoger dan van hun individueel vissende soortgenoten. In slechts 10% van de protocollen werd er in groepsverband gevoerd. Maar in deze tijd werd wel 20% van het voedsel gevangen.

Telemetrie

Het foerageergebied van de grote sterns op Griend is ten opzichte van 1970 iets verschoven in zuidwestelijke richting. In 1993 hebben de sterns relatief veel gebruik gemaakt van de geulen in het Waddengebied ten zuiden van Terschelling en Vlieland, terwijl de Noordzee nauwelijks als foerageergebied is gebruikt. Er is vooral langs de randen van de geulen gevoerd.

SUMMARY

During the 20th century the number of breeding Sandwich Terns in the Netherlands has shown large fluctuations. After the collapse at the end of the 1960s, the population only recovered slowly. Since 1980, the numbers of breeding pairs are more or less stable at about one third of the period prior to the collapse. The main subject in this report is: "What caused the slow recovery and why has the population increase stabilised at such a low level?".

Diet of the chicks

Because the Sandwich Tern is a highly specialised fish-eater, this report focusses mainly on the food availability during the breeding season on the isle of Griend in the middle of the Dutch Wadden Sea. The study serves a model on population dynamics of the Sandwich Tern that is being developed by the National Institute for Coastal and Marine Management (RIKZ).

The diet composition of Sandwich Tern chicks in 1992 and 1993 has not changed compared with 1966-1970. In contrast the provision of food (expressed in numbers and in mass) was much lower in 1992-1993 than in 1966-1970. Especially in 1992 the food supply was extremely low, resulting in a slow development and a poor condition of the chicks. Along with these findings on food provisioning to the chicks the number of breeding pairs was extremely low in 1992. In 1993 the number of breeding pairs increased again.

Changes in the food situation may be the result of either a change in foraging area or a change in factors acting in the foraging area itself. By using radio-tagged terns we found that a change of foraging area can be excluded, leaving a change in food availability to explain the change in food provision to the chicks between the two periods. Food availability is directly influenced by the number of preyfish, but can also be affected by a change in the visibility of the preyfish. A study on the feeding ecology of three tern species conducted in Guinea-Bissau, a main wintering area of European terns, showed that the foraging success is markedly influenced by water turbidity.

Not all the food brought to the chicks was actually eaten by the chicks. Black-headed Gulls took on average 15,3% of all fish supplied. Kleptoparasitism increased with chick age and was very severe on days with strong winds. From 1960 onwards, the number of breeding Black-headed Gulls has markedly increased in the colony we studied. Nowadays, it exceeds the number of Sandwich Terns. No evidence was found that the increased ratio Black-headed Gull/Sandwich Tern has influenced the rate of kleptoparasitism, suggesting that this factor has not affected the population recovery of the terns.

A model is presented by which the mortality change of a chick under different wind conditions can be calculated. Windspeed strongly influences

food supply and also acts on the robbery activities of the Black-headed Gulls. However, most chicks survive the low food intake during short periods of strong winds. Longer periods of strong winds may cause a high mortality, especially among young chicks. Although the mass changes of older chicks during a period of severe weather are larger than those of young chicks, the old chicks can survive longer periods of strong wind.

Water clarity

Research on food ecology of terns in Guinea-Bissau revealed that prey capture rate (number of preys caught per hour) and fishing success (percentage of successful dives) in Sandwich and Royal Terns increased with increasing water clarity. Prey capture rate and fishing success in Little Terns showed no relation with clarity. This suggests that a change in clarity in the Dutch Wadden Sea could influence the provisioning of food to the Sandwich Tern chicks, acting through a change in fishing success and prey capture rate.

Foraging in flocks was highly successful compared with individual foraging, mainly caused by a higher attempt rate (number of dives per hour) and a higher prey capture rate. Terns caught 20% of their food during flocks foraging, although they only foraged in flocks during 10% of the protocol time.

Radio-tagging

There is a small southwestern shift in the foraging area of the Sandwich Terns on Griend compared with the 1970s. In 1993, the terns foraged mainly along the gullies in the Wadden Sea near Terschelling and Vlieland, while the North Sea was used less often as a foraging area than in the 1970s.

TABELLEN

Tabel 1. Multipele regressie analyse van de visaanvoer (N/kuiken/dag) in relatie tot de leeftijd van de kuikens (dagen) en de windsnelheid (m/s). Alleen de variabelen met een significante bijdrage aan de verklaarde variantie zijn in deze tabel opgenomen (D.F. = aantal vrijheidsgraden van het residu, B = partiële regressiecoëfficiënt, Windsnelheid² = kwadratische functie van windsnelheid).

Variabele	R ²	B	Sign. T
1993 (D.F. = 407)	0,05		
Leeftijd		0,055	0,030
Windsnelheid		-0,333	< 0,001
Constante		10,499	< 0,001
1992 & 1993 (D.F. = 571)	0,19		
Leeftijd		0,051	0,022
Windsnelheid ²		-0,015	< 0,001
Jaar		3,734	< 0,001
Constante		-7435,757	< 0,001

Tabel 2. Multipele regressie analyse van de aanvoer van clupeiden (N/kuiken/dag) in relatie tot de leeftijd van de kuikens (dagen) en de windsnelheid (m/s). Alleen de variabelen met een significante bijdrage aan de verklaarde variantie zijn in deze tabel opgenomen (D.F. = aantal vrijheidsgraden van het residu, B = partiële regressiecoëfficiënt, Logleeftijd = logaritmische functie van leeftijd, Windsnelheid² = kwadratische functie van windsnelheid).

Variabele	R ²	B	Sign. T
1993 (D.F. = 405)	0,10		
Logleeftijd		1,172	0,018
Windsnelheid		-0,904	0,008
Windsnelheid ²		0,031	0,094
Kolonie		0,240	0,097
Constante		6,805	< 0,001
1992 & 1993 (D.F. = 571)	0,18		
Logleeftijd		0,996	0,011
Windsnelheid		-0,290	< 0,001
Jaar		2,637	< 0,001
Constante		-5249,669	< 0,001

Tabel 3. Multiële regressie analyse van de aanvoer van ammodytidae (N/kuiken/dag) in relatie tot de leeftijd van de kuikens (dagen) en de windsnelheid (m/s). Alleen de variabelen met een significante bijdrage aan de verklaarde variantie zijn in deze tabel opgenomen (D.F. = aantal vrijheidsgraden van het residu, B = partiële regressiecoëfficiënt, Logleeftijd = logaritmische functie van leeftijd).

Variabele	R ²	B	Sign. T
1993 (D.F. = 408)	0,02		
Kolonie		-0,416	0,0015
Constante		6,841	< 0,001
1992 & 1993 (D.F. = 571)	0,06		
Leeftijd		0,118	0,009
Logleeftijd		-2,261	0,029
Jaar		1,039	0,001
Constante		-2066,298	0,001

Tabel 4. Multiële regressie analyse van het aantal niet gegeten clupeiden (N/kuiken/dag) in relatie tot de leeftijd van de kuikens (dagen) en de windsnelheid (m/s). Alleen de variabelen met een significante bijdrage zijn in deze tabel opgenomen (B = partiële regressiecoëfficiënt, Logleeftijd = logaritmische functie van leeftijd, Windsnelheid² = kwadratische functie van windsnelheid).

Variabele	R ²	B	Sign. T
Geroofd (D.F. = 572)	0,04		
Logleeftijd		0,419	0,0048
Jaar		0,355	0,0003
Constante		-708,131	0,0003
Kwijt & rest (D.F. = 570)	0,08		
Leeftijd		0,041	0,0071
Logleeftijd		-1,414	0,0001
Windsnelheid ²		-0,003	0,0066
Jaar		0,377	< 0,0001
Constante		-748,846	< 0,0001

Tabel 5. Multiële regressie analyse van het aantal niet gegeten ammodytidae (N/kuiken/dag) in relatie tot de leeftijd van de kuikens (dagen) en de windsnelheid (m/s). Alleen de variabelen met een significante bijdrage zijn in deze tabel opgenomen (B = partiële regressiecoëfficiënt, Logleeftijd = logaritmische functie van leeftijd, Windsnelheid² = kwadratische functie van windsnelheid).

Variabele	R ²	B	Sign. T
Geroofd (D.F. = 572)	0,11		
leeftijd		0,048	< 0,0001
Windsnelheid ²		0,004	0,0014
Constante		-0,233	0,0416
Kwijt & rest (D.F. = 571)	0,08		
Leeftijd		0,042	0,0023
Logleeftijd		-1,441	< 0,0001
Jaar		0,271	0,0005
Constante		-538,958	0,0005

Tabel 6. Multiële regressie analyse van de lengte van de aangebrachte clupeiden (cm) in relatie tot de leeftijd van de kuikens (dagen) en de windsnelheid (m/s). Alleen de variabelen met een significante bijdrage zijn in deze tabel opgenomen (B = partiële regressiecoëfficiënt, Logleeftijd = logaritmische functie van leeftijd, Windsnelheid² = kwadratische functie van windsnelheid).

Variabele	R ²	B	Sign. T
1993 (D.F. = 1681)	0,20		
Leeftijd		-0,082	< 0,0001
Logleeftijd		4,115	< 0,0001
Kolonie		-0,248	< 0,0001
Constante		7,422	< 0,0001
1992 & 1993 (D.F. = 1925)	0,19		
leeftijd		-0,071	< 0,0001
Logleeftijd		3,794	< 0,0001
Jaar		-0,228	0,0261
Constante		459,691	0,0243

Tabel 7. Multipele regressie analyse van de lengte van de aangebrachte ammodytidae (cm) in relatie tot de leeftijd van de kuikens (dagen) en de windsnelheid (m/s). Alleen de variabelen met een significante bijdrage zijn in deze tabel opgenomen (B = partiële regressiecoëfficiënt, Logleeftijd = logaritmische functie van leeftijd, Windsnelheid² = kwadratische functie van windsnelheid).

Variabele	R ²	B	Sign. T
1993 (D.F. = 1387)	0,29		
Logleeftijd		3,265	< 0,0001
Constante		6,492	< 0,0001
1992 & 1993 (D.F. = 1608)	0,34		
Logleeftijd		3,272	< 0,0001
Jaar		-1,960	< 0,0001
Constante		3911,759	< 0,0001

Tabel 8. Multipele regressie analyse van de lengte van de aangebrachte clupeiden en ammodytidae (cm) in relatie tot de leeftijd van de kuikens (dagen), de windsnelheid (m/s) en het lot van de prooien. Alleen de variabelen met een significante bijdrage zijn in deze tabel opgenomen (B = partiële regressiecoëfficiënt, Logleeftijd = logaritmische functie van leeftijd, Windsnelheid² = kwadratische functie van windsnelheid, Lot: 1 = gegeten, 2 = geroofd).

Variabele	R ²	B	Sign. T
Clupeiden (D.F. = 1768)	0,19		
Leeftijd		-0,074	< 0,0001
Logleeftijd		3,856	< 0,0001
Jaar		-0,200	0,0403
Lot		0,7133	< 0,0001
Constante		403,565	0,0378
Ammodytidae (D.F. = 1495)	0,33		
Logleeftijd		3,004	< 0,0001
Jaar		-1,960	< 0,0001
Lot		0,710	< 0,0001
Constante		3911,795	< 0,0001

Tabel 9. Multiële regressie analyse van de massa van de prooien (g/kuiken/dag) in relatie tot de leeftijd van de kuikens (dagen) en de windsnelheid (m/s). Alleen de variabelen met een significante bijdrage zijn in deze tabel opgenomen (B = partiële regressiecoëfficiënt, Leeftijd² = kwadratische functie van leeftijd, Windsnelheid² = kwadratische functie van windsnelheid).

Variabele	R ²	B	Sign. T
Aangevoerd (D.F. = 572)	0,30		
Leeftijd		2,62	< 0,0001
Leeftijd ²		-0,05	0,0004
Windsnelheid ²		-0,10	< 0,0001
Jaar		11,00	< 0,0001
Constante		-1003,00	< 0,0001
Gegeten (D.F. = 572)	0,22		
Leeftijd		1,76	< 0,0001
Leeftijd ²		-0,04	0,0002
Windsnelheid ²		-0,10	< 0,0001
Jaar		8,30	< 0,0001
Constante		-753,62	< 0,0001
Geroofd (D.F. = 574)	0,16		
Leeftijd		0,93	< 0,0001
Leeftijd ²		-0,01	0,0734
Constante		-2,36	0,0807
Kwijt & Rest (D.F. = 574)	0,04		
Leeftijd ²		0,00	0,0528
Jaar		2,23	0,0002
Constante		-203,97	0,0002

Tabel 10. Multiële regressie analyse van de dagelijkse energieopname (kJ/kuiken/dag) in relatie tot de leeftijd, de windsnelheid (m/s) en de uitkomstvolgorde van de kuikens (zie tekst). Alleen de variabelen met een significante bijdrage zijn in deze tabel opgenomen (B = partiële regressiecoëfficiënt, Leeftijd² = kwadratische functie van leeftijd, Windsnelheid² = kwadratische functie van windsnelheid).

Variabele	R ²	B	Sign. T
Nul-model (D.F. = 572)	0,22		
Leeftijd		8,495	< 0,0001
Leeftijd ²		-0,197	0,0002
Windsnelheid ²		-0,497	< 0,0001
Jaar		40,057	< 0,0001
Constante		-3638,155	< 0,0001
Uitkomstvolgorde toegevoegd (D.F. = 571)	0,25		
Leeftijd		7,686	< 0,0001
Leeftijd ²		-0,183	0,0004
Windsnelheid ²		-0,506	< 0,0001
Jaar		-36,380	< 0,0001
Uitkomstvolgorde		-41,051	< 0,0001
Constante		-3242,587	< 0,0001

Tabel 11. Multiële regressie analyse van de groei van de kuikens (g/dag) in relatie tot de leeftijd (in leeftijdscategorieën: 1 = 0-4 dagen, 2 = 5-9 dagen) en de windsnelheid (m/s). Alleen de variabelen met een significante bijdrage zijn in deze tabel opgenomen (B = partiële regressiecoëfficiënt, Leeftijd² = kwadratische functie van de leeftijdscategorie).

Variabele	R ²	B	Sign. T
Nul-model (D.F. = 2263)	0,23		
Leeftijd ²		-0,206	< 0,0001
Windsnelheid		-0,746	< 0,0001
Jaar		0,827	0,0060
Constante		-62,564	0,0244
Conditie toegevoegd (D.F. = 2262)	0,29		
Leeftijd ²		-0,249	< 0,0001
Windsnelheid		-0,661	< 0,0001
Jaar		1,733	< 0,0001
Conditie		2,826	< 0,0001
Constante		-140,711	< 0,0001

Tabel 12. Multiële regressie analyse van de aangevoerde en geroofde massa aan vis (g/kuiken/dag) in 1993 in relatie tot de leeftijd en de windsnelheid (m/s). Alleen de variabelen met een significante bijdrage zijn in deze tabel opgenomen (B = partiële regressiecoëfficiënt, Leeftijd² = kwadratische functie van de leeftijdscategorie).

Variabele	R ²	B	Sign. T
Aangevoerd (D.F. = 407)	0.29		
Leeftijd		2.618	< 0.0001
Leeftijd ²		-0.046	0.0021
Windsnelheid		-2.320	< 0.0001
Constante		30.750	< 0.0001
Geroofd (D.F. = 408)	0.15		
Leeftijd		0.470	< 0.0001
Kolonie		-0.727	0.0951
Constante		6.097	0.0608

Tabel 13. Data en plaatsen met bijhorende posities (NB = noorderbreedte, WL = westerlengte) van gedragswaarnemingen en tellingen van sterns in Guinée-Bissau tussen 15 november 1992 en 7 februari 1993.

Datum	Plaats	Positie	
		NB	WL
21-11-1992	Ilha dos Cavalos	11°01'	15°42'
22-11-1992	Ilha dos Cavalos	11°01'	15°42'
25-11-1992	Ilha de Rubane	11°19'	15°49'
30-11-1992	Ilha de Maio (I)	11°35'	15°55'
01-12-1992	Ilha de Maio (II)	11°34'	15°54'
03-12-1992	Boloma, Ponta Colonia	11°33'	15°26'
04-12-1993	Bolama	11°33'	15°26'
06-12-1992	Bissau	11°52'	15°35'
08-12-1992	Ilha das Areias	11°41'	15°36'
09-12-1992	Ilha de Maio (III)	11°34'	15°54'
10-12-1992	Ilha de Maio (II)	11°35'	15°55'
19-12-1992	Ilha de Orangozinho	11°08'	15°54'
20-12-1992	Ilha de Orangozinho	11°08'	15°54'
21-12-1992	Ilha de Orangozinho	11°08'	15°54'
22-12-1992	Ilha de Rubane	11°19'	15°49'
24-12-1992	Ilha de Rubane	11°19'	15°49'
26-12-1992	Ilha de Rubane	11°19'	15°49'
29-12-1992	Ilha de Maio (I)	11°35'	15°55'
06-01-1993	Prabis	11°44'	15°44'
16-01-1993	Ilha de Maio (II)	11°35'	15°55'
17-01-1993	Ilha de Maio (II)	11°35'	15°55'
19-01-1993	Ilha de Maio (II)	11°35'	15°55'
21-01-1993	Ilha de Porcos	11°25'	16°19'
22-01-1993	Ilha de Porcos	11°25'	16°19'
23-01-1993	Ilha de Porcos	11°25'	16°19'
25-01-1993	Ilha de Enu	11°24'	16°09'
27-01-1993	Ilha de Rubane	11°19'	15°49'
29-01-1993	Ilha de Orangozinho	11°08'	15°54'
30-01-1993	Ilha de Orangozinho	11°08'	15°54'
01-02-1993	Ilheu de Egumbane	11°19'	15°42'
02-02-1993	Ilha das Galinhas	11°27'	15°44'
05-02-1993	Bissau	11°52'	15°35'

Het bestellen van IBN-rapporten

IBN-rapporten kunnen besteld worden door overschrijving van het verschuldigde bedrag op gironummer 94 85 40 of banknummer 53.91.05.988 van het Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN-DLO) te Wageningen. Vermeld op de overschrijving het nummer van het gewenste IBN-rapport (en naam en afleveradres als die afwijken van de naam en adres op de overschrijving).

Gebruik geen verzamelgiro omdat het adres van de besteller niet op onze bijschrijving komt zodat het bestelde niet kan worden toegezonden.

- 001 M.S.S. Lavaleije & N. Dankers 1993. Voorstudie naar de effecten van de garnalenvisserij op de bodemfauna, met advies over te sluiten gebieden en uit te voeren onderzoek. 36 p. f 10,-
- 002 A.F.M. van Hees 1993. 'Tussen de Goren' bosreservaat Chaam; bossamenstelling en structuur in de steekproefcirkels. 93 p. f 25,-
- 003 G.J.D.M. Müskens & S. Broekhuizen 1993. Migratie bij Nederlandse dassen *Meles meles* (L., 1758). 33 p. f 10,-
- 004 P.F.M. Verdonchot, J.A. Schot & M.R. Scheffers 1993. Potentiële ecologische ontwikkelingen in het aquatisch deel van het Dinkelsysteem; onderdeel van het NBP-project Ecologisch onderzoek Dinkelsysteem. 128 p. f 35,-
- 005 M.A. Elbers & P.E.T. Douben 1993. Effecten van stoffen op de Nederlandse natuur; een inventarisatie. 92 p. f 25,-
- 006 J.J.W.M. Brouns, C. van der Kraan, E. Schurink, K.W. Smilde & H.J.P.A. Verkaar 1993. Saneringstechnieken in het landelijke gebied. 76 p. f 20,-
- 007 W. Schuring, A. Boekestein, K. Hulsteijn & F. Thiel 1993. De verdamping van stadsbomen; huidmondjesfrequenties en -afmetingen van enige voor het stedelijk groen interessante boomsoorten. 39 p. f 10,-
- 008 A.L.J. Wijnhoven 1993. Biologisch-ecologische studie 'De Warande' Oosterhout; de effecten van de bouw van 14 grote woonhuizen op de actuele en potentiële natuurwaarden van het zuidelijk deel van het recreatieoord 'De Warande'. 23 p. f 10,-
- 009 P.J.W. Hinssen 1993. Planning, gebruik en beheer van de stedelijke groene ruimte; een verkenning van de ontwikkelingen in de openbare groene ruimte, kwalitatief en kwantitatief, en een aanzet tot een systematiek voor de planning en evaluatie. 65 p. f 20,-
- 010 C.D. Léon 1993. Kwaliteit van en herstelparameters voor chemisch belaste ecosystemen. 185 p. f 45,-
- 011 F.J.J. Niewold 1993. Raamplan voor behoud en herstel van de leefgebieden van korhoenders (*Tetrao tetrix*) in Midden-Brabant. 158 p. f 35,-
- 012 H. Siepel et al. 1993. De internationale betekenis van Nederland voor de fauna; 1. de terrestrische fauna. 234 p. f 60,-
- 013 H.C. Greven (red.) 1993. Bermbeheer Zuid-Holland; de ontwikkeling van een beslismodel voor ontwikkeling van natuurlijke vegetaties in wegbermen. 75 p. f 20,-

- 014 F.J.J. Niewold 1993. Effectiviteit bij de muskusrattenbestrijding; muskusrattenvangsten tijdens een onderzoek naar onbedoeld gevangen dieren. 46 p. f 15,-
- 015 H.N. Siebel 1993. Bosontwikkeling in de Lauwersmeer; de te verwachten gevolgen van de veranderingen in de waterhuishouding voor de bosontwikkeling in het Ballastplaatbos, het Diepsterbos en het Zomerhuisbos. 27 p. f 10,-
- 016 L.M.J. van den Bergh, A.L. Spaans & J.E. Winkelman 1993. De mogelijke hinder van een 25 MW windpark voor vogels op twee potentiële locaties in Noord-Groningen. 95 p. f 25,-
- 017 S.W.L. Stevens 1993. 'La carte s'il vous plaît?'; kaarten van de compartimenten van het Nationaal Bosbegrazingsonderzoek. 76 p. f 20,-
- 018 L. Jans 1993. Inventarisatie van de natuurlijke verjonging van de dominante boomsoorten in het bosgebied van het nationale park 'De Hoge Veluwe' 61 p. f 20,-
- 019 N.H. Edelenbosch & P.W. Goedhart 1993. Een methode voor het bepalen van het aanwezige volume per rondhoutsortiment in een partij hout die op stam verkocht wordt; een studie voor de grove den. 46 p. f 15,-
- 020 N.C.M. Maes 1993. Genetische kwaliteit inheemse bomen en struiken; deelproject: Randvoorwaarden en knelpunten bij behoud en toepassing van inheems genenmateriaal. 86 p. f 25,-
- 021 M.A.P. Horsthuis & J.H.J. Schaminée 1993. Verspreiding en ecologische spectra van 24 plantengemeenschappen in Nederland. 170 p. f 45,-
- 022 T.A. de Boer 1993. Het gebruik van binnen- en buitenstedelijk groen in Utrecht. 101 p. f 35,-
- 023 H. Siepel et al. 1993. De internationale betekenis van Nederland voor de fauna; 2. de aquatische fauna. 112 p. f 35,-
- 024 H.J. Hekhuis 1993. Het toezicht op de naleving van het natuur- en milieubeschermingsrecht in de knel? Knelpunten in een coördinatie van het toezicht op de Veluwe. 112 p. f 35,-
- 025 A. P. Oost & K.S. Dijkema 1993. Effecten van bodemdaling door gaswinning in de Waddenzee. 149 p. f 35,-
- 026 A.J. Beintema 1993. Broedprestaties van de zwarte stern in 1992; eerste resultaten van een onderzoek naar de factoren die het voorkomen van de zwarte stern in Nederland bepalen. 44 p. f 15,-
- 027 L.M.J. van den Bergh & A.L. Spaans 1993. De mogelijke hinder van een 10 MW windpark langs de Noordermeerdijk (NOP) voor vogels. 95 p. f 25,-
- 028 L.M.J. van den Bergh & A.L. Spaans 1993. De mogelijke hinder van een 8 MW windpark langs de Zuidermeerdijk (NOP) voor vogels. 82 p. f 25,-
- 029 J.L. Guldemon 1993. Adviesnota met aanvullende expertise inzake het integraal structuurplan buitenruimte Kralingse Bos in relatie tot de gewenste ruimtelijke uitbreiding van het C.H.I.O. 26 p. f 10,-
- 030 P.F.M. Verdonschot & B. van de Wetering 1993. Naar een ecologische indeling van sloten, weteringen en 'genormaliseerde' laaglandbeken in Gelderland. 119 p. f 35,-
- 031 A.L.J. Wijnhoven 1993. Biologisch-ecologische effectenstudie "Vrachelen" Oosterhout. 81 p. f 25,-
- 032 J.A. Schot & P.F.M. Verdonschot 1993. Steekmuggen (Culicidae) in de Engbertsdijksvenen 4; monitoring en signalering 1990-1992. 40 p. f 10,-

- 033 A.H.P. Stumpel & H. Siepel 1993. Naar meetnetten voor reptielen en amfibieën. 114 p. f 35,-
- 034 J.H. Spijker 1993. Evaluatie terreinbeheer Esso-Benelux. 35 p. f 10,-
- 035 G. van Wirdum 1993. Ecosysteemvisie Hoogvenen. 148 p. f 35,-
- 036 P.A.G. Schouwenberg 1993. Onderzoek naar de gevolgen van verplaatsing van het waterinlaatpunt voor de boezem van Noordwest-Overijssel naar het gemaal Stroink. 64 p. f 20,-
- 037 F.J.J. Niewold 1993. Inrichting en beheer van de Sallandse Heuvelrug en het Wierdense Veld ten behoeve van een duurzame korhoenpopulatie. 149 p. f 35,-
- 038 J.G. de Molenaar & D.A. Jonkers 1993. De invloed van stikstof in de ontlasting van honden op de vegetatie in voedselarme bos- en natuurterreinen. 30 p. f 10,-
- 039 J.B. den Ouden 1993. Het aangestroomde oppervlak van geïnundeerde ooibossen in diverse ontwikkelingsstadia; een bijdrage ter berekening van de stromingsweerstand van ooibossen. 72 p. f 12,50
- 040 A.P.P.M. Clerkx & A.F.M. van Hees 1993. Het vochtgehalte in de strooisellaag onder verschillende vegetaties in twee grove-dennenopstanden. 34 p. f 10,-
- 041 N.C.M. Maes 1993. Genetische kwaliteit inheemse bomen en struiken deelproject: Inventarisatie inheems genenmateriaal in Oost-Twente, Rivierengebied en Zuid-Limburg. 87 p. f 25,-
- 042 W.K.R.E. van Wingerden, A.H.P. Stumpel & J.W.G. van Osch 1993. Vegetatie en fauna van de Vallei van het Veen (Vlieland) voorafgaande aan begrazing. 82 p. f 25,-
- 043 M. Claringbould & S.P. Tjallingii 1993. Groene en blauwe structuren; een ecologische aanloop voor de 'Waalsprong'. 46 p. f 25,-
- 044 J.P. Peeters 1993. Beplantingsproef Broekpolder; 6c. Proefveldresultaten over de periode najaar 1988 - najaar 1991. 78 p. f 20,-
- 045 J. Kopinga & C. Das 1993. Onderzoek naar de oorzaken van de groeistagnatie van de essenbeplanting (*Fraxinus excelsior*) langs de 'Dorpenweg' (Lith-Ravenstein). 38 p. f 10,-
- 046 G.J. Maas, C.A. van den Berg & A. Oosterbaan 1993. Vervolgonderzoek naar oorzaken van de verminderde vitaliteit van zomereik in het duingebied van Nederland. 46 p. f 15,-
- 047 H.N. Siebel 1993. Indicatiegetallen van blad- en levermossen. 45 p. f 35,-
- 048 C.A. van den Berg & A. Oosterbaan 1993. Voorlopige resultaten van een onderzoek naar de invloed van insectenbestrijding en bemesting op de vitaliteit van verzwakte zomereiken. 37 p. f 10,-
- 049 J.H. Bossinade, J. van den Bergs & K.S. Dijkema 1993. De invloed van de wind op het jaargemiddelde hoogwater langs de Friese en Groninger waddenkust. 22 p. f 10,-
- 050 C.C. Vos 1993. Versnippering en landinrichting in Zeeuws-Vlaanderen. Deel 1. Boomkijkers. 80 p. f 25,-
- 051 B.A. Nolet 1993. Terugkeer van de bever: herintroductie van de bever in de Biesbos. 111 p. f 35,-
- 052 H. van Dam, A. Mertens & L.M. Janmaat 1993. De invloed van atmosferische depositie op diatomeeën en chemische samenstelling van het water in sprengen, beken en bronnen. 128 p. f 35,-

- 053 R.P.B. Foppen 1993. Versnippering en landinrichting in Zeeuws-Vlaanderen. Deel II. Moerasvogels. 65 p. f 20,-
- 054 R.H.M. Peltzer 1993. Het recreatief gebruik van het Stroomdallandschap Drentsche A. 157 p. f 35,-
- 055 S. Broekhuizen, G.J.D.M. Müskens & K. Sandifort 1994. Invloed van sterfte door verkeer op de voortplanting bij dassen. 39 p. f 15,-
- 056 H.J. Hekhuis & S.M.G. de Vries 1994. Duurzaam rijshout voor de kwelderwerken; onderzoek naar een goedkoper onderhoud van de rijshoutdammen in de Waddenzee. 49 p. f 15,-
- 057 H.J.J. Kroon 1994. Het recreatief gebruik van bossen en natuurgebieden in Brabant en Limburg; een regionale enquête in oostelijk Noord-Brabant en noordelijk Limburg. 57 p. f 15,-
- 058 J.J.L. Sluijsmans 1994. Planning, gebruik en beheer van de stedelijke groene ruimte; pilot-studie naar de kosten van de stedelijke groene ruimte. 41 p. f 15,-
- 059 L.G. Moraal 1994. Onderzoek naar de preventie van het wildafweermiddel Wöbra tegen de populiereglasvlinder, *Paranthrene tabaniformis*. 19 p. f 10,-
- 061 J.J.L. Sluijsmans, A. Koster, S.P. Tjallingii & W. Kerkhoven 1994. Eind-evaluatie van het project De Grote Pimpernel. 35 p. f 10,-
- 062 M. Claringbould & J. van de Vlucht 1994. De kwaliteit van de ruimte in cijfers. Deel 2: Waardering van de kwaliteit van de openbare ruimte, met accent op de rol van het groen daarin, in negen Utrechtse wijken. 70 p. f 20,-
- 063 J.J.L. Sluijsmans 1994. Praktijkervaringen met het terugdringen van het gebruik van chemische middelen op verhardingen; een inventarisatie in zeven stadsdelen in de gemeente Amsterdam. 49 p. f 15,-
- 064 L.J. van Os 1994. Tussentijdse evaluatie van de opnamemethode van het SILVI-STAR monitoringsysteem. 13 p. f 10,-
- 065 M.E.A. Broekmeyer & G.J. Maas 1994. Vergrassing van opstanden van grove den op droge, arme zandgronden op de Veluwe; een studie naar de ontwikkeling van het humusprofiel. 61 p. f 20,-
- 066 T.A. de Boer 1994. Verkeerstellingen in 1988, 1989 en 1990/1991 in een aantal beheersgebieden van het Staatsbosbeheer. 125 p. f 35,-
- 067 G.J. Tol, P.H. Oldeman & A.J. Griffioen 1994. Toelichting bij de vegetatiekaart van 1992 van het Nationaal Park 'De Hoge Veluwe'. 42 p. f 20,-
- 068 P. Opdam (red.) 1994. Monitoring van biotische elementen na maatregelen in de landbouwenclave 'De Driesprong', gemeente Ede. 38 p. f 10,-
- 069 M.J.G. Talsma & P.F.M. Verdonschot 1994. Steekmuggen (Culicidae) in de Engbertsdijksvenen 5. 73 p. f 20,-
- 070 P.F.M. Verdonschot, H.G. Mosterdijk, J.A. Schot & W. Cellarius 1994. Steekmuggen (Culicidae) in de Engbertsdijksvenen 6. 43 p. f 20,-
- 071 J.A. Schot & P.F.M. Verdonschot 1994. Steekmuggen (Culicidae) in de Engbertsdijksvenen 7; monitoring 1993. 36 p. f 10,-
- 072 W.F. van der Hoek & P.F.M. Verdonschot 1994. Functionele karakterisering van aquatische ecotootypen. 138 p. f 35,-
- 073 H.M. Beijer, P. Moen & A.L.J. Wijnhoven (red.) 1994. Een nieuwe kijk op hei; verslag van de heideworkshop gehouden op 25 mei 1993 te Wageningen. 64 p. f 20,-

- 074 A. Oosterbaan 1994. Wortelontwikkeling van plugplanten in vergelijking met traditioneel geteelde planten van grove den enkele jaren na de aanleg. 21 p. f 10,-
- 075 A.H. Prins, Th. van der Sluis, G. van Wirdum 1994. Mogelijkheden voor de brakwatervegetaties in Polder Westzaan. 96 p. f 25,-
- 076 N.C.M. Maes 1994. Genetische kwaliteit inheemse bomen en struiken; deelproject: Inheems genenmateriaal in de Achterhoek rond Winterswijk. 75 p. f 20,-
- 077 C.J. Smit 1994. Alternatieve voedselbronnen voor schelpdier-etende vogels in Nederlandse getijdewateren. 80 p. f 20,-
- 078 H.J. Hekhuis, J.G. de Molenaar & D.A. Jonkers 1994. Het sturen van natuurwaarden door bosbedrijven; een evaluatiemethode voor multifunctionele bossen. 146 p. f 35,-
- 079 J.L. Guldemon 1994. Is de iepenziekte in Nederland nog beheersbaar? 37 p. f 10,-
- 080 A.T. Kuiters, G.W.T.A. Groot Bruinderink & S.E. van Wieren 1994. Het Nationaal Park i.o. Zuid-Kennemerland: een ideaal biotoop voor het edelhert? 31 p. f 10,-
- 081 J.J.L. Sluijsmans & J.H. Spijker 1994. Maatregelen om het gebruik van chemische middelen op verhardingen in de gemeente Utrecht uit te sluiten. 33 p. f 20,-
- 082 S. Roest (red.), B.C. van Dam, P.W. Evers, D.E.A. Florack & A.M.T. Snel 1994. Het inbrengen van genen coderend voor antibacteriële eiwitten bij wilg ter bescherming tegen de watermerkziekte. 58 p. f 50,-
- 083 E.P.A.G. Schouwenberg 1994. Basenverzadiging in trilvenen in De Weerribben. 48 p. f 20,-
- 084 E.P.A.G. Schouwenberg, T. Reijnders & G. van Wirdum 1994. Effectgerichte maatregelen tegen verzuring in De Weerribben. 76 p. f 30,-
- 085 H.F. van Dobben, M.J.M.R. Vocks, E. Jansen & G.M. Dirkse 1994. Veranderingen in de ondergroei van het Nederlandse dennenbos over de periode 1985-1993. 37 p. f 20,-
- 086 J.L. Guldemon, F.T.J. Hoksbergen & J. Kopinga 1994. Verkeersgeleiders en boomspiegels in de gemeente Utrecht; onderhoud in relatie tot ontwerp en constructie. 56 p. f 30,-
- 087 M. Claringbould 1994. Vlaardingens Broekpolder: de groene optie. 55 p. f 45,-
- 088 L.G. Moraal, G.F.P. Martakis & J. van den Burg 1994. Insektenaantastingen in bemestingsproefvelden met naaldhout in de Peel. 60 p. f 40,-
- 089 W. Schuring, A. Boekestein, K. Hulsteijn & J.G. Kornet 1994. De verdamping van stadsbomen: verdamping in relatie tot bladeigenschappen; aanbeveling voor de praktijk. 48 p. f 20,-
- 090 R. Ketelaar 1994. Mogelijkheden voor begrazing in het natuurgebied 'De Douwelerkolk' bij Deventer. 63 p. f 30,-
- 091 H. Haccoû, S.P. Tjallingii & W. Zonneveld 1994. Econiveaus; een discussie over schaalniveaus en strategieën voor duurzame ontwikkeling van stedelijke systemen. 127 p. f 50,-
- 092 A. Augustijn-van Buuren, E.W. de Jonge & A.M. Langezaal-van Swaay 1994. Een groenstructuurplan voor NS?; onderzoek naar de noodzaak van een groenstructuurplan voor de spoorwegterreinen. 27 p. f 30,-
- 093 H. Koop 1994. Beheervisie Amsterdamse Bos; deelrapport 1. 59 p. f 40,-

- 094 N.H. Edelenbosch 1994. Economische evaluatie van mengteelt van bomen met landbouwgewassen; interimrapport over mengteelt van populieren met suikerbieten, snijmaïs en gras. 74 p. f 40,-
- 095 J.G. de Molenaar 1994. Effecten van verstrooien van crematie-as; betreffende het asverstrooiveld nabij de Kampdwarsweg te Zeist. 46 p. f 30,-
- 096 A.P.P.M. Clerkx, K.W. van Dort, P.W.F.M. Hommel, A.H.F. Stortelder, J.G. Vrieling, R.W. de Waal & R.J.A.M. Wolf 1994. Broekbossen van Nederland. 369 p. f 75,-
- 097 H. Koop 1994. Deelplan Natuurboszone Amsterdamse Bos; deelrapport 2. 42 p. f 30,-
- 098 J.J.L. Sluijsmans 1994. Reductieprogramma chemische onkruidbestrijdingsmiddelen bij gemeenten; fase 1. Opzet van een reductieprogramma. 38 p. f 30,-
- 099 R. Ketelaar 1994. Loopkevers (Coleoptera: Carabidae) in drie stadsparken van Deventer. 57 p. f 40,-
- 100 H. van Dam, A. Mertens & H. Heijnis 1994. Retrospectieve monitoring van verzuring en eutrofiëring in het Kolkven en Van Esschenven bij Oisterwijk. 76 p. f 40,-
- 101 t/m 105 J. van den Burg 1994. Verslag van het landelijk bemestingsonderzoek in bossen 1986 t/m 1991; deelrapporten 1 t/m 5. f 175,-
- 106 J. van den Burg & A.F.M. Olsthoorn 1994. Het landelijk bemestingsonderzoek in bossen 1986 t/m 1991; deelrapport 6. Overzicht en bespreking van de resultaten. 126 p. f 50,-
- 107 J.P. Peeters 1994. Ruim twintig jaar beplantingsproef Broekpolder. 7. Proefveldresultaten over de periode 1970 - 1991. 155 p. f 60,-
- 108 G.W.T.A. Groot Bruinderink, E. Hazebroek & M. Petrak 1994. De draagkracht van het Duits-Nederlands natuurgebied Maas-Swalm-Nette voor wilde zwijnen. 35 p. f 30,-
- 109 T.A. de Boer & P.A.M. Visschedijk 1994. Gebruik en waardering van binnen- en buitenstedelijk groen. 105 p. f 50,-
- 111 R. Ketelaar 1994. Grote grazers en het publiek; een onderzoek naar houdingen van gebruikers en omwonenden tegenover begraaide en natuurlijk beheerde stadsparken. 112 p. f 50,-
- 112 A.L. Spaans & L.M.J. van den Bergh 1994. MER Windstreek, Basisrapport A; Grootschalige windenergie en vogels in Friesland: een onderzoek naar de mogelijke hinder voor vogels van het project Windstreek. 168 p. f 60,-
- 113 S.M.J.M. Brasseur & P.J.H. Reijnders 1994. Invloed van diverse verstoringbronnen op het gedrag en habitatgebruik van gewone zeehonden: consequenties voor de inrichting van het gebied. 62 p. f 40,-
- 114 F.J.J. Niewold 1994. Herstelplan korhoen Noord-Nederland: het Fochtelooërveen en het Dwingelderveld als prioritaire accentgebieden. 148 p. f 50,-
- 115 A.F.M. Olsthoorn & G.J. Maas 1994. Relatie tussen vitaliteitskenmerken, groeiplaats, ziekten en herkomst bij douglas. 83 p. f 40,-
- 116 M.E. Sanders & G. van Wirdum 1994. Ontwerpen van een methode voor tijdreeksanalyse van vegetatiegegevens ten behoeve van monitoring. 73 p. f 40,-
- 117 W.F. van der Hoek & P.F.M. Verdonchot 1994. Naar een landelijk aquatisch ingreep-effectmodel. 113 p. f 50,-

- 120 E.W.M. Stienen & A. Brenninkmeijer 1994. Voedseleecologie van de grote stern (*Sterna sandvicensis*): onderzoek ter ondersteuning van een populatie-dynamisch model. 104 p. f 50,-
- 123 B.C. van Dam 1995. Methoden om de vatbaarheid van populieren voor populieroest (*Melampsora larici-populina* Kleb.) te toetsen. 52 p. f 40,-
- 124 J.P. Peeters 1995. De ontwikkeling van verschillende boomsoorten op opgespoten havenslib in de Johannapolder nabij Poortugaal (proefveld 15, onderzoek in de periode 1970 t/m 1989). 103 p. f 50,-
- 125 A.F.M. van Hees 1995. 'Vechtlanden' bosreservaat Ommen; bossamenstelling en bosstructuur in de steekproefcirkels. 60 p. f 40,-