

Onderzoek in opdracht van Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren, naar de
broedbiologie en voedslekologie bij de kokmeeuw, *Larus ridibundus*, in drie kolonies
gelegen langs de Westerschelde. Voorbereidende studie ter interpretatie van gehalten
aan pollutanten in eieren.

Rapport W.W.E. 6
Gent, juni 1989

UITKOMSTSUKSES EN FOERAGEERGEDRAG
VAN KOKMEEUWEN IN DRIE KOLONIES
GELEGEN LANGS DE WESTERSCHELDE.

Tom Ysebaert en Patrick Meire

Studie naar de relaties tussen foerageerplaats, prooiselectie, en
uitkomstsuccesses bij de kokmeeuw, *Larus ridibundus*, in drie kolonies gelegen
langs de Westerschelde

Laboratorium voor Ecologie der Dieren, Zoögeografie en Natuurbehoud.
Rijksuniversiteit Gent.
K.L. Ledeganckstraat 35.
9000 GENT

SAMENVATTING

In opdracht van Dienst Getijdewateren (DGW) van Rijkswaterstaat werd in 1988 onderzoek verricht naar broedbiologische en voedselkologische parameters bij de kokmeeuw, in drie kolonies gelegen langs de Westerschelde (van west naar oost): Zwin, Paulinaschor, en Verdrongen Land van Saeftinghe. Het onderzoek kaderde in het projekt SAWES en was er op gericht uitkomstsukses, foerageerplaats en prooi keuze in deze verschillende kolonies te bepalen. Dit zou toelaten gehalten aan polluenten (met name PCB's) in eieren in een verder stadium van het onderzoek te interpreteren.

Verschillende deelaspekten werden onderzocht: koloniestructuur (a.h.v. nestdensiteit, vegetatie, voorkomen van kreken,...), legselgrootte, eifmetingen, uitkomstsukses, foerageerwaarnemingen (oa. a.h.v. protokollen op het slik), en analyse van braakballen en uitgebraakt voedsel.

Nestdensiteit en inter-nestafstand zijn verschillend in de drie kolonies. Omgevingsfactoren zoals vegetatie, het voorkomen van kreken, en het voorkomen van veek beïnvloeden de verspreiding van de nesten. In het Zwin bepaalt zowel het voorkomen van kreekjes als de vegetatie de verspreiding van de nesten. In Paulinaschor wordt de verspreiding van de nesten bepaald door het voorkomen van kreken en geulen, waarlangs de meeste nesten gelegen zijn. In Saeftinghe wordt de verspreiding van de nesten bepaald door het voorkomen van veek.

De gemiddelde legselgrootte is niet significant verschillend tussen de drie kolonies.

Zowel eilengte als eibreedte zijn niet significant verschillend tussen de drie kolonies. Het eivolume daarentegen is significant lager in Saeftinghe t.o.v. Paulinaschor. Zowel eilengte als eibreedte zijn relatief laag in vergelijking met andere studies.

Het gemiddeld uitkomstsukses per nest is laag in vergelijking tot andere studies. Zowel in Paulinaschor als in Saeftinghe is het gemiddeld uitkomstsukses lager dan in het Zwin. Dit is echter grotendeels te wijten aan het overstroomen bij springtij van nesten in Paulinaschor en Saeftinghe.

Kleinere legsels (een- en tweelegsels) hebben een significant lager uitkomstsukses dan de grotere drielegsels.

Het uitkomstsukses wordt in belangrijke mate beïnvloed door nestdensiteit en minimale inter-nestafstand.

In Saeftinghe komen de jongen gemiddeld 10 dagen later uit dan in het Zwin en Paulinaschor. Voedselkeuze en -aanbod zouden hierin bepalende factoren kunnen zijn.

Zowel uit foerageerwaarnemingen en braakballen, als uit de protokollen, blijkt dat de kokmeeuw in de drie kolonies verschillende foerageerhabitaten gebruikt.

Algemeen komt het er op neer dat kokmeeuwen in het Zwin hun voedsel zoeken in het binnenland, in Paulinaschor zowel in het binnenland als buitendijs (het intergetijdengebied), en in Saeftinghe enkel buitendijs. Deze voorkeur is echter niet exclusief.

Het voedsel bestaat uit zeer verschillende prooitypen. In het Zwin zijn dat vooral insecten en in mindere mate planten, knaagdieren, vis en menselijk afval. In Paulinaschor is het voedsel gelijkaardig met dat van het Zwin, met die uitzondering dat hier ook veel buitendijs op *Nereis* gevoerageerd wordt. In Saeftinghe wordt voornamelijk gevoerageerd op *Nereis* en op Mysidacea.

Foerageergedrag, feeding rate en intake rate van op het slik foeragerende kokmeeuwen zijn duidelijk verschillend in Paulinaschor en Saeftinghe. De grotere beschikbaarheid van *Nereis* ligt vermoedelijk aan de basis van de hogere feeding en intake rate in Saeftinghe.

INHOUD

Hoofdstuk 1. Inleiding

Algemeen	1
Kader van het onderzoek	4
Vraagstelling	4
Biologie van de kokmeeuw	5

Hoofdstuk 2. Materiaal en methode

Studiegebied	
Zwin	7
Paulinaschor	7
Verdronken Land van Saeftinghe	9
Broedbiologie	
Veldwerk	9
Verwerking	11
Foeragegedrag	
Veldwerk	13
Verwerking	15

Hoofdstuk 3. Resultaten

Kolonieparameters	
Grootte	21
Nestdensiteit	21
Minimale en gemiddelde inter-nestafstand	24
Vegetatie	26
Broedbiologie	
Legselgrootte	27
Lengte en breedte van de eieren, eivolume	30
Begin elleg	31
Uitkomstsukses	31
Nestdistributie en sukses	34
Uitkomstsukses en -datum	39

Foerageergedrag	
Foerageerhabitaten en -gedrag	42
Braakballen	45
Prooi keuze in het intergetijdengebied	47
Voedselaanbod	50
Feeding en intake rate	55
 <i>Hoofdstuk 4. Diskussie</i>	
Kolonieparameters	
Grootte en evolutie	63
Nestdistributie en vegetatie	65
Broedbiologie	
Legselgrootte	67
Eiafmetingen	68
Begin eileg	70
Uitkomstsuccesses	70
Foerageergedrag	
Algemeen	75
Prooi keuze in het intergetijdengebied	76
Verschillen tussen de drie kolonies in foerageergedrag	78
intake rate en dagelijkse energiebehoefte	79
Konklusies	81
 <i>Dankwoord</i>	 83
 <i>Literatuur</i>	 85

HOOFDSTUK 1

Inleiding**ALGEMEEN**

Als gevolg van menselijke activiteit wordt het milieu steeds meer belast met verschillende soorten vervuiling: petroleum, koolwaterstoffen, organochloorverbindingen, zware metalen, enz..

Van de synthetische organochloorverbindingen zijn vooral DDE en PCB's (PolyChloorBifeny) overal in het milieu terug te vinden, zowel in zeeën, estuaria en zoetwater, als op het land (OHLENDORF et al., 1978). De meeste van deze verbindingen zijn zeer resistent tegen biodegradatie, en blijven aldus lang in het milieu aanwezig.

Eens in het water worden organochloorverbindingen snel geadsorbeerd aan gesuspendeerde partikels en vervolgens afgezet in het sediment. Sinds het midden van de zestiger jaren werd het duidelijk, dat bepaalde gehalten aan organochloorverbindingen in het milieu een potentieel risico inhouden voor akwatische soorten en ecosystemen. Door hun hoge vetoplosbaarheid en chemische stabiliteit accumuleren deze stoffen immers in het vetweefsel van dieren, en dit in steeds hogere concentraties, naarmate de positie van het organisme in de voedselketen hoger is. M.a.w. organochloorverbindingen zijn persistent in de voedselketen. Hun toxiciteit in vele diersoorten, en in bepaalde gevallen kankerverwekkende eigenschappen, bij bepaalde concentraties, zijn nu algemeen bekend (OHLENDORF et al., 1978).

Vanuit natuurbehoudsstandpunt, of uit oogpunt van de volksgezondheid (de mens is eveneens een konsument), is continue informatie over de geografische verspreiding en concentratie van deze persistente toxikanten in het milieu van vitaal belang. Hierdoor kan men een inzicht verkrijgen in de graad van verstoring van ecosystemen en organismen, en aldus beheersmaatregelen formuleren (OPPERHUIZEN et al., 1984). Aangezien directe, fysiko-chemische metingen van toxikanten problemen stellen, wordt vaak actieve biologische monitoring gebruikt. Hierbij wordt de concentratie van een toxikant in een bepaald organisme, dat eraan is blootgesteld, gebruikt als maat voor het gemiddeld, biologisch beschikbaar zijn van de toxikant, en de integratie ervan in de tijd, op de plaats van staalname en zijn onmiddellijke omgeving. Biologische indicatoren bevatten daarenboven meestal hogere concentraties dan de omgeving (akkumulatie), zodat de effecten duidelijker meetbaar zijn.

Als konsumenten van een hoger trofisch niveau zijn vogels geschikt om verspreiding en accumulatie, en de biologische effecten, van mikropolluenten op grote schaal te bestuderen. De aanwezigheid van organochloorverbindingen in eieren van

zeevogels werd voor het eerst aangetoond in Groot-Brittannië (MOORE en TATON, 1965). Vooral zee- en kustvogels worden in veel landen reeds geruime tijd gebruikt als indikator voor de belasting van zeeën en estuaria. Deze vogels zijn gemakkelijk herkenbaar en talrijk, vooral tijdens het broedseizoen, wanneer zij in grote kolonies voorkomen. Daarenboven voeden zij zich hoofdzakelijk met zeeorganismen uit de onmiddellijke omgeving. Visetende vogels akkumuleren daarbij meer PCB's en andere organochloorverbindingen dan vogels, die lager in de voedselketen staan (NORHEIM en KJOSS-HANSEN, 1984).

Voor het bepalen van de concentraties aan organochloorverbindingen worden meestal eieren gebruikt. Eieren hebben een vrij konstante vetinhoud, en kunnen gemakkelijk verzameld worden. Hierbij neemt men aan, dat de concentraties in de eieren ongeveer gelijk zijn aan die in het lichaam van het wijfje op het ogenblik van de eileg (HERMAN et al., 1969; VERMEER en REYNOLDS, 1970; ENDERSON en BERGER, 1970; KEITH en GRUCHY, 1972; OHLENDORF et al., 1978; MINEAU et al., 1984; BECKER et al., 1985). Wegnemen van eieren heeft meestal weinig invloed op de populatie, daar vele vogelsoorten nieuwe eieren bijleggen.

Over de effecten van PCB's op de konditie en voortplanting van vogels bestaat er reeds een uitgebreide literatuur. De gevoeligheid van zee- en kustvogels voor vervuiling door organochloorverbindingen is vooral gebleken uit observaties in de buurt van grote industriën. Hoge concentraties aan toxikanten en gelijktijdig lethale effecten werden er gevonden zowel in adulten, als in jongen en eieren. De kusten van New York, gebieden langs de Grote Meren, en Alberta (Canada) behoren tot de meest gekontamineerde ter wereld. Vergelijking van gebieden langs de westkust van Noord-Amerika toont aan, dat de eieren van vogels, die verder van het vasteland nestelen, ook minder organochloorverbindingen bevatten dan deze die dichter bij het vasteland nestelen. De hoeveelheid PCB's is ook meestal hoger dan de hoeveelheid DDE (OHLENDORF et al., 1978).

Accidentele mortaliteit op grote of kleinere schaal van adulte zeevogels is vaak in verband gebracht met lethale dosissen organochloorverbindingen in het lichaam (HOLDGATE, 1971; BOGAN en BOURNE, 1972; PARSLOW et al., 1973; PROUTY et al., 1975). Een kritische dosis blijft echter moeilijk vast te stellen. In sommige gevallen blijken de gevonden waarden in gestorven vogels maar weinig te verschillen van die waargenomen in levende vogels van dezelfde soort uit hetzelfde gebied. Het effect van organochloorverbindingen wordt waarschijnlijk verhoogd door depletie van lichaamsvet als gevolg van voedselschaarste (OHLENDORF et al., 1978). Uitgehongerde vogels zijn inderdaad veel gevoeliger voor intoxicatie met DDT (GISH en CHURA, 1970). Een typisch effect van DDE vergiftiging is daarenboven juist een reductie van het lichaamsgewicht (PORTER en WIEMEYER, 1972).

Experimentele studies hebben aangetoond, dat het lethaal effect van organochloorverbindingen hoofdzakelijk inwerkt op het zenuwstelsel (LUDKE, 1976). PCB's zouden tevens oxidase enzymen stimuleren (PEAKALL, 1975), en bepaalde

teratogene effecten veroorzaken, zoals vervormingen van ogen, poten en snavel (CARLSON en DUBY, 1973; TUMASONIS et al., 1973; CECIL et al., 1974). Een dieet met DDE veroorzaakt effecten op de samenstelling van de eischaal (LONGCORE et al., 1971). Abnormale toename in enzymactiviteit van bepaalde plasma-enzymen, zou te wijten zijn aan hogere kontaminatie met PCB's en DDE (DIETER, 1974; DIETER et al., 1976).

De meest duidelijke gevolgen van DDE en PCB's in eieren, die in het veld werden waargenomen, zijn een afname van het broedsucces bij bepaalde vogelsoorten, met een mogelijk effect op de populatiegrootte. De belangrijkste effecten op de reproductie zijn het dunner worden van de eischaal (waardoor de kans op breuk tijdens het broeden toeneemt (NEWTON, 1979)), hoge sterfte van de embryo's ('edema disease') en slechte overleving van de jongen, alsook uitstel van reproductief gedrag bij oudervogels (KOVAL et al., 1987) en abnormale gedragspatronen bij ouders ('vuile' nesten, verminderde broedzorg) en jongen (hyper-responsief gedrag) (OHLENDORF et al., 1978; MINEAU et al., 1984). Het dunner worden van de eischaal in bepaalde vogelsoorten sinds 1940 is hoofdzakelijk veroorzaakt door DDE of andere componenten van DDT (HICKEY en ANDERSON, 1968; COOKE, 1973; enz.).

Onderzoek naar de gevolgen van waterverontreiniging op de overleving van watervogels is ook in Nederland relevant. Slechts weinig studies hebben tot nu toe op het veld een verband kunnen aantonen tussen een gestoorde voortplanting en het voorkomen van bepaalde contaminanten. Zo kon bij sterns en eidereenden uit de Waddenzee een verband gelegd worden tussen lozingen van pesticiden in het Rijnmondgebied en een daling van de populatiegrootte (KOEMAN en VAN GENDEREN, 1972). Verder werd bij vis- en schelpdieretende vogels een mogelijke relatie aangeduid tussen sterfte en verminderde reproductie, en hogere gehalten aan PCB's en DDE's (KOEMAN et al., 1972; KOEMAN et al., 1973). Een directe relatie tussen gehalten aan contaminanten (metalen en PCB's) in levers van een ganse reeks zoetwatervogels (dood verzameld) kon gelegd worden met het dieet; visetende futen uit het IJsselmeergebied bleken 3-5 x meer gekontamineerd met PCB's en DDE dan schelpdieretende duikeenden (MARQUENIE, 1980; MARQUENIE en DE KOCK, 1981; DE KOCK et al., 1986).

Natuurlijke fluktuaties in vogelpopulaties, in functie van voedselbeschikbaarheid en wisselende externe factoren, maken het meestal echter moeilijk, om een eventueel effect (op konditie, gedrag, legselgrootte, broedsucces, overleving jongen) van mikroverontreinigingen ondubbelzinnig in het veld vast te stellen. Zo zal alleen een intensief ecologisch onderzoek in vergelijkbare populaties regionale verschillen in effecten kunnen duidelijk maken. Vooral koloniebroeders zijn aangewezen voor dergelijk ekotoxikologisch onderzoek. Zowel de broedbiologie als de voedsel生态学 kunnen immers optimaal bestudeerd worden tijdens het broedseizoen in de omgeving van de kolonie. Dergelijke studies kunnen aangevuld worden met

experimenteel onderzoek (vb. MARQUENIE et al., 1986; SCHOLTEN en FOEKEMA, 1988).

KADER VAN HET ONDERZOEK

Het Deltagebied van Zuidwest-Nederland, waartoe ook de Westerschelde behoort, is niet alleen economisch belangrijk. Het gebied heeft ook een belangrijke natuurwaarde, oa. als broedgebied voor een groot aantal vogelsoorten (MEININGER, 1986a). Deze samenhang tussen ekologisch en maatschappelijk functioneren maken het nodig het gebied als een geheel systeem te beschouwen. Voor de uitwerking van een beleids- en beheersplan moet echter voldoende aandacht besteed worden aan de verschillende deelfuncties. Bij de Dienst Getijdewateren (DGW) van Rijkswaterstaat zijn studies gestart die tot doel hebben kennis te verwerven over de gevolgen van mikroverontreinigingen en een reductie ervan voor de natuur-, recreatie-, en visserijfunctie van de Westerschelde. Het projekt SAWES (SysteemAnalyse WESterschelde), gestart in 1987, beoogt te komen tot modellering van de verspreiding van mikroverontreinigingen in het milieu en de bioakkumulatie in organismen. Tevens wordt getracht de mogelijke effecten te interpreteren. De eerste resultaten tonen een duidelijke gradiënt in verontreinigingsgraad aan van oost (meest gepollueerd) naar west (minst gepollueerd) in zowel het sediment en het water als in verschillende organismen. Akkumulatiestudies in vogels van de Westerschelde zijn samengebracht onder de noemer VOTOX (Projektgroep SAWES, 1987). De eerste resultaten van een dergelijk onderzoek bij de visdief (*Sterna hirundo*) toonden aan dat de akkumulatieniveaus in de Westerschelde tot een faktor 2 hoger lagen dan in de Oosterschelde.

VRAAGSTELLING

In de Westerschelde komen onderling vergelijkbare broedkolonies kokmeeuwen voor, op plaatsen waarvan bekend is dat ze verschillen in vervuillingslast (gradiënt van oost naar west). Deze kokmeeuwen zijn voor hun voedselvoorziening waarschijnlijk voor het grootste deel afhankelijk van de Westerschelde. De eventuele akkumulatie van polluenten via het voedsel, en de eventuele biologische gevolgen hiervan, kunnen dan ook bij uitstek bepaald worden tijdens het broedseizoen van deze soort.

De centrale vraag voor deze studie was dan ook: "Is er een verband tussen foerageerplaats en prooiselectie van adulte kokmeeuwen met legselgrootte en broedsukses". Een antwoord op deze vraag zou toelaten gehalten aan polluenten in eieren (verzameld in de drie kolonies in het begin van het broedseizoen) in een verder stadium van het onderzoek te interpreteren.

De volgende deelaspekten werden hierbij onderzocht in drie verschillende broedkolonies, Zwin, Paulinaschor en Saeftinghe:

- koloniestructuur a.h.v. het aantal nesten en de nestdensiteit
- broedbiologie a.h.v. legselgrootte, eivolume, en uitkomstsukses
- foerageergedrag, enerzijds de foerageergebieden van adulte vogels,

anderzijds het dieet van adulten en jongen a.h.v. protokollen van op het slik foeragerende kokmeeuwen en analyse van braakballen en faeces

BIOLOGIE VAN DE KOKMEEUW

De kokmeeuw (*Larus ridibundus* Linnaeus, 1766; fam. Laridae) wordt gerekend bij de kleinere soorten meeuwen. Algemeen komt ze voor in transpalearctische, boreale, subarctische, gematigde, mediterrane en in geringe mate zelfs in woestijnklimaten, van ver landinwaarts tot op kusten en eilanden (VOOUS, 1960; GRANT, 1978; CRAMP en SIMMONS, 1983).

Sinds het begin van deze eeuw is er een opmerkelijke populatietoename waargenomen in het grootste gedeelte van West-Europa, tot een geschatte populatie van ongeveer één miljoen broedparen (ISENMANN, 1976). Factoren, verantwoordelijk voor deze toename, zijn klimatologische veranderingen (stijging temperatuur), verminderde vervolging door beschermende maatregelen, en vooral een toename van beschikbare voedselbronnen, voornamelijk onder invloed van de mens (toenemende afvalproductie, intensivering van visserij en landbouw) (CRAMP en SIMMONS, 1983). Kokmeeuwen bezitten een groot aanpassingsvermogen, waardoor zij meer en meer gebruik kunnen maken van vuilnisbelten, steden, parken, landbouw, enz. In Nederland is de kokmeeuw vanaf het begin van deze eeuw een zeer algemene broedvogel, en net als in de rest van Europa is de soort sterk in aantal toegenomen (Tabel 1).

Tabel 1. Evolutie van het aantal broedparen van de kokmeeuw, Larus ridibundus, in Nederland.

Periode	Aantal broedparen	Referentie
30-er jaren	25000	Bulse, 1984
1961	70000-100000	Higler, 1962
1973-1977	200000	Teixeira, 1979
1978-1984	225000-275000	Sovon, 1987

Na het broedseizoen verspreiden kokmeeuwen zich naar kusten en estuaria, of meer landinwaarts naar weilanden, akkers, parken, steden, vuilnisbelten, rivieren en meren. Wanneer de vorst optreedt, migreren ze hoofdzakelijk met de oost- en noordrand van de vorstgrens mee. Populaties mengen vrij gedurende de trek en in winter (CRAMP en SIMMONS, 1983). Vogels afkomstig uit Nederland en België overwinteren in een gebied dat loopt van de Britse eilanden (vnl. vogels uit Nederland) tot het Iberisch schiereiland; een klein aantal trekt door tot in noord-west Afrika. Eerste-winter vogels uit België trekken gemiddeld verder weg (867 km, n=578) dan oudere vogels (577 km, n=495) (ROGGEMAN, 1970).

Kokmeeuwen komen gemiddeld vanaf het tweede levensjaar tot broeden (PATTERSON, 1965). Net als bij de meeste soorten meeuwen en sterns gebeurt het broeden in kolonies; slechts zelden broeden kokmeeuwen solitair. Ze vertonen een opvallende plaatstrouw en keren doorgaans jaarlijks terug naar dezelfde kolonie (KLOPPER en HAILMAN, 1965). Het broeden gebeurt in zeer uiteenlopende habitaten, zoals moerassen, vennen, zandduinen, stranden, schorren, rietkragen, drijvende vegetatie, heide, rotskusten, opgespoten terreinen, kleiputten, zelden op gebouwen of in bomen, maar steeds in de nabijheid van water (zoet, brak of zout) (PAULUSSEN, 1981; CRAMP en SIMMONS, 1983). Het nest is variabel van structuur, hoogte en diameter. De eieren zijn ovaal tot elliptisch en vertonen een grote variatie in kleur (CRAMP en SIMMONS, 1983). De legselgrootte bedraagt 1-4 eieren; een drielegsel is het meest voorkomend. Er wordt één broedsel gelegd. Bij het verloren gaan van het eerste legsel kunnen 1 tot 2 herlegsels voorkomen. De eieren worden gelegd met een interval van 1.5-2 dagen. De inkubatieperiode duurt 23-26 dagen, gemiddeld 23.9 dagen (GOODBODY, 1955). Het begin van de inkubatie is variabel, en kan beginnen bij het eerste, tweede, of laatste ei. De uitkomst van de jongen is gewoonlijk asynchroon, maar kan synchroon zijn (CRAMP en SIMMONS, 1983). De jongen zijn semi-nestvlinders. Ze verlaten het nest reeds na enkele dagen maar blijven steeds in de buurt ervan. Na circa 35 dagen zijn ze vliegvlug.

De kokmeeuw voedt zich in een zeer wijde range van foerageerhabitaten (graslanden, estuaria, afvalstorten, ...), op verschillende manieren en met verschillende prooi-soorten (insekten, wormen, afval, planten, ...). De algemene habitaatkeuze en voedsel-ecologie is reeds in detail bestudeerd (VERNON, 1970, 1972; HUNT en HUNT, 1973; MUDGE en FERNS, 1982; CRAMP en SIMMONS, 1983; GÖTMARK, 1984; BURGER, 1988). Tijdens het broedseizoen wordt de keuze van een foerageerhabitaat beïnvloed door de relatieve beschikbaarheid van verschillende prooi-soorten in de omgeving van de kolonie, het tijdstip van de dag, en misschien ook door individuele preferentie.

HOOFDSTUK 2

Materiaal en methode

STUDIEGEBIED

Om de vraagstelling te beantwoorden, werden drie kokmeeuwkolonies bestudeerd. Deze drie kolonies liggen in gebieden met een verschillend belastingsniveau van organische mikroverontreinigingen, in een gradiënt van west (minst verontreinigd) naar oost (meest verontreinigd): het Zwin in de monding van het Westerschelde-estuarium, het Paulinaschor in de mariene zone van het Westerschelde-estuarium en het Verdrongen Land van Saeftinghe in de brakke zone van het Westerschelde-estuarium (Fig. 1). De gebieden zijn alle eigendom van het Zeeuws Landschap en niet toegankelijk voor het publiek.

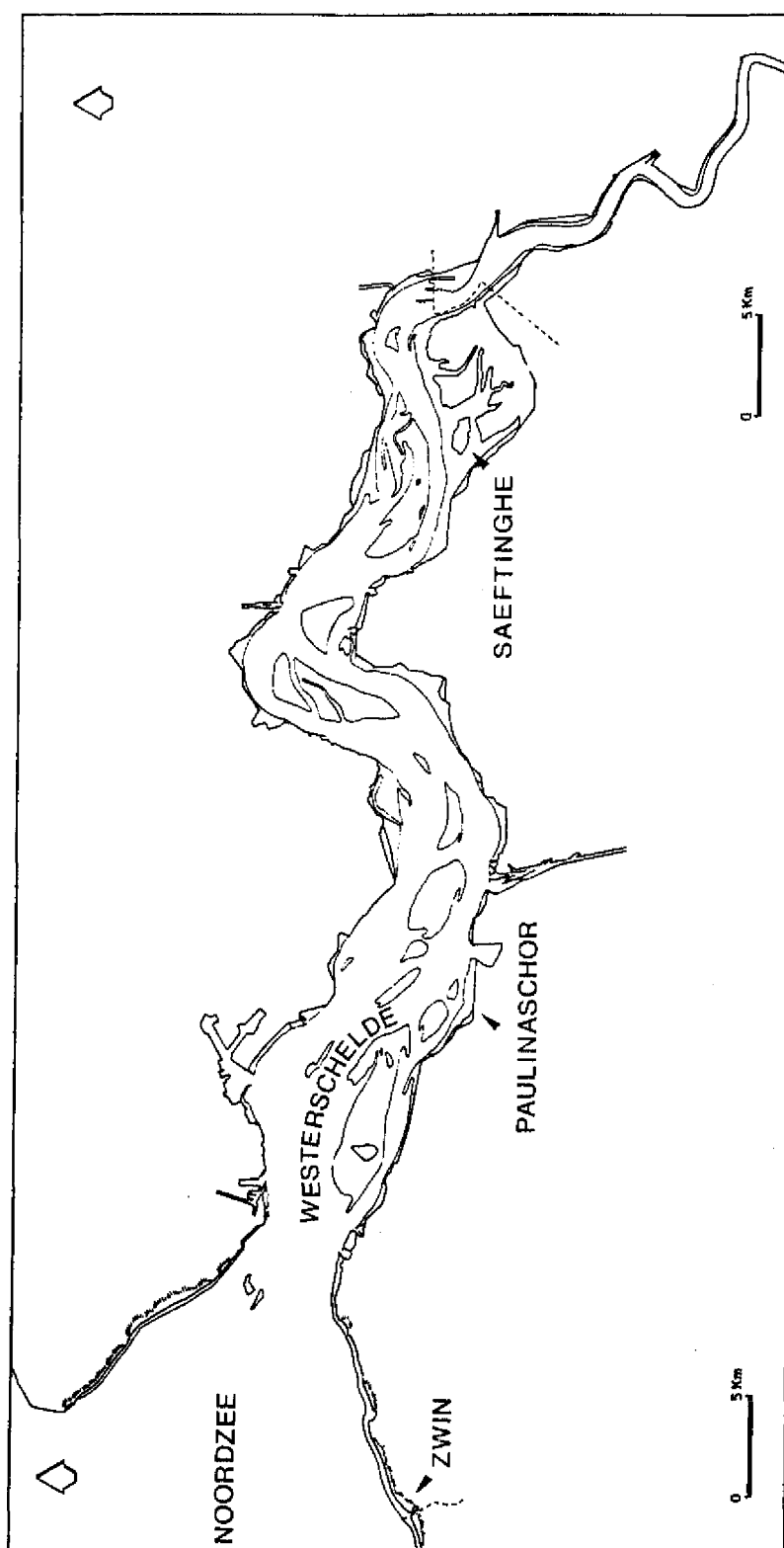
Zwin

Het Zwin is een natuurreservaat met een oppervlakte van ca 150 ha, gelegen op de Belgisch-Nederlandse grens langs de Noordzee. De onderzochte kolonie bevond zich op het Nederlands grondgebied (25 ha). Het Zwin is een typisch zoutwaterschor.

In de laagste zones wordt de vegetatie gekenmerkt door zeekraai (*Salicornia europaea*) en obione (*Halimione portulacoides*). Meer hoger gelegen komen zonaties voor van lamsoor (*Limonium vulgare*), schorrezoutgras (*Triglochin maritima*), en gewoon kweldergras (*Puccinellia maritima*). Op de hoogste delen komen strandkweek (*Elytrigia pungens*) en strandmelde (*Atriplex littoralis*) voor (BURGGRAEVE, 1976).

Paulinaschor

Het Paulinaschor ligt ten westen van Terneuzen en bestaat uit slikken en schorren. Het schor heeft een oppervlakte van 53 ha. Het is een typisch zoutwaterschor, zoals alle schorren in het westelijk deel van de Westerschelde. De vegetatie wordt vooral gekenmerkt door Engels slijkgras (*Spartina anglica*), gewoon kweldergras (*Puccinellia maritima*), rood zwenkgras (*Festuca rubra*), strandkweek (*Elytrigia pungens*), gewone zoutmelde (*Halimione portulacoides*) (DE KOGEL, 1979; VAN SCHAİK en DE JONG, 1988).



Figuur 1. Situering van de drie studiegebieden: Zwin, Paulinaschor, en Verdrongen Land van Saeftinghe.

Verdronken Land van Saeftinghe

Het Verdronken Land van Saeftinghe is met zijn totale oppervlakte van ca 3500 ha het grootste schorren- en slikkengebied in zuidwest-Nederland. 2242 ha van het gebied worden ingenomen door schorren.

Het Verdronken Land van Saeftinghe is een typisch brakwaterschor. Kenmerkend voor het gebied zijn een slibrijke bodem, grootschalige gradiënten, en een tamelijk soortenarme plantengroei. De voornaamste milieugradiënt is de overgang van zoet naar brak (van mesohalynicum naar polyhalynicum), waardoor er een grote variatie aan vegetatietypen voorkomt (MOERLAND, 1986).

Verschillende factoren hebben de vegetatiesamenstelling beïnvloed (VAN SCHAİK en DE JONG, 1988). Door aanslibbing is het gebied aanzienlijk in oppervlakte toegenomen. Tevens werd het opgehoogd door een sterke opslibbing. Soorten als zeebies (*Scirpus maritimus*), strandkweek (*Elytrigia pungens*) en spiesmelde (*Atriplex hastata*) hebben zich dan ook kunnen uitbreiden ten koste van oa. Engels slijkgras (*Spartina anglica*) (VAN SCHAİK en DE JONG, 1988). Een andere faktor van betekenis voor de vegetatie is de beweiding (vooral oostelijk deel) door runderen en schapen. Deze beweiding heeft een verruiging naar soorten als schorrezoutgras (*Triglochin maritima*), zilte rus (*Juncus gerardii*), rood zwenkgras (*Festuca rubra*), en gewoon kweldergras (*Puccinellia maritima*) teweeggebracht. Door minder intensieve beweiding of het geheel uit beweiding te nemen, krijgen soorten als strandkweek, spiesmelde en zeebies weer meer kansen.

BROEDBIOLOGIE

Veldwerk

Zowel in de kolonie van het Zwin, als in de kolonie van Saeftinghe konden drie ruimtelijk gescheiden subkolonies (A-C) onderscheiden worden. In het Zwin lagen de drie subkolonies op ca 100 meter uit elkaar; alleen de subkolonies A en B werden in detail bestudeerd. Van de drie kolonies in Saeftinghe lagen twee subkolonies op het Konijnenschor (A-B) en één (C) op de Graauwse Plaat; alleen de subkolonies van het Konijneschor werden in detail bestudeerd. De kolonie van het Paulinaschor werd niet opgedeeld in subkolonies.

In het voorjaar (begin mei) van 1988 werd met het veldwerk gestart. In elke kolonie werden transekten geplaatst met een breedte van 10 meter. Deze transekten doorkruisten de volledige kolonie, zodat er zich in één bepaald transekt zowel nesten van de rand, als meer centraal gelegen nesten bevonden. Vervolgens werd langs één van de basislijnen van elk transekt om de 10 meter een paaltje gezet, en werden met

behulp van geknoopte touwen hokken afgespannen met een oppervlakte van 10 x 10 m. Het aantal transekten en hokken per kolonie is samengevat in tabel 2.

Tabel 2. Totaal aantal transekten en hokken per studiegebied.

Studiegebied	aantal transekten	aantal hokken
Zwin	4	26
Paulinaschor	6	39
Saeftinghe	6	27

Per hok werden volgende gegevens genoteerd: aantal nesten, dominante vegetatie rond het nest, legselgrootte van elk nest, en aanwezigheid van krekken. Een aantal nesten werd gemarkeerd met genummerde, houten paaltjes : 149 in het Zwin (9/5/88); 137 in het Paulinaschor (6/5/88) + 36 (20/5/88); 229 in Saeftinghe (12/5/88). Voornamelijk drielegsels werden bestudeerd. Broedende vogels reageerden blijkbaar niet op deze houten paaltjes, noch was er enige invloed op het gedrag van predatoren waar te nemen. Van deze gemerkte nesten werden volgende gegevens verzameld : hoogte van het nest, dominante vegetatie rond het nest, afstand tot andere nesten, afstand tot een geul, legselgrootte, lengte en grootste breedte van alle eieren. Eieren werden gemeten met een schuifpasser tot op 0.1 mm nauwkeurig.

De gemerkte nesten werden regelmatig gecontroleerd in de periode van 9 mei tot einde juni (Tabel 3). Om het uitkomstsucces te bepalen, werden de volgende gegevens per nest verzameld : aantal eieren, eisterfte (met indien mogelijk oorzaak van sterfte), datum van uitkomen. Tijdens deze intensieve koloniekontrolle (zie ook PATTERSON (1965) en GREENHALGH (1975)) werd de vegetatie bij elk bezoek goed gecontroleerd op de aanwezigheid van jonge kokmeeuwen. Elk nest werd gevolgd tot het verdwijnen of uitkomen van alle eieren in het nest. Herlegsels werden niet in detail gevolgd en niet in deze studie opgenomen. De koloniekontrolle leek de vogels slechts weinig te verstoren; de vogels keerden zeer snel terug naar het nest (dikwijls reeds op 20 meter afstand van de waarnemer). Elk bezoek duurde daarenboven slechts 1.5 tot 2 uur. Er kan aangenomen worden dat de gebruikte methode een geringe mortaliteit veroorzaakte.

Tabel 3. *Kontroledata van de gemarkeerde nesten.*

Zwin		Paulinaschor		Saetlinghe	
mei	juni	mei	juni	mei	juni
9	2	6	2	12	1
11	5	7	6	16	3
13	6	11	7	23	6
15	8	13	9	25	7
16	14	14	14	26	8
17	15	16	27	27	9
18	22	17		30	10
19	27	18			13
20		20			15
21		21			20
23		24			23
24		26			29
26		27			
27		30			
29		31			
30					
31					

Tot slot werd de grootte van elke kolonie (totaal aantal nesten) bepaald. De kolonie werd systematisch doorlopen en in elk nest werd een rode lucifer geworpen. Achteraf werd het aantal nesten bepaald uit het verschil tussen het oorspronkelijk aantal lucifers en het aantal overgebleven lucifers. Deze methode is zeer nauwkeurig, maar is uiteraard slechts toepasbaar bij relatief kleine en dichte kolonies zoals de hier bestudeerde.

Per kolonie werden ook zes drielegsels verzameld voor verdere analyse naar gehalten aan polluenten in de eieren.

Verwerking

De nestdensiteit werd berekend als het aantal nesten per hok (100 m^2). Er werd geen rekening gehouden met een eventuele oppervlaktevermindering door het voorkomen van kreken en geulen. In het Paulinaschor echter werd één hok, dat

praktisch volledig ingenomen werd door een kreek, niet meer verder meegerekend in de studie. Nullegfels werden niet meegerekend. Om de interpretatie te vergemakkelijken werd de nestdensiteit ingedeeld in klassen, namelijk 0-4, 5-9, 10-14, 15-19, 20-24, 25-29, 30-34, 35-39, 40-44, en 45-49 nesten per hok.

De nestdensiteit geeft alleen een idee van het aantal nesten per hok, zonder enige ruimtelijke schikking. Om een idee te krijgen van de werkelijke klustering van de nesten, werden daarom ook de minimale en gemiddelde inter-nestafstand bepaald. De minimale inter-nestafstand werd bepaald als de afstand van het centrum van een nest tot het centrum van het dichtstbijzijnde nest, de gemiddelde inter-nestafstand, als de gemiddelde afstand van het centrum van een nest tot het centrum van de omringende nesten. De inter-nestafstand werd eveneens ingedeeld in een aantal categorieën, namelijk 0.2 m, 0.3 m, 0.4 m, 0.5 m, 1 m, 1.5 m, 2 m, en 2 m.

Om het effect van het voorkomen van kreken en geulen op de verspreiding van de nesten na te gaan werden de verschillende hokken ingedeeld in kreekhokken en niet-kreekhokken. Kreekhokken zijn zowel hokken waar een kreek of geul doorloopt, als hokken waar een kreek of geul juist naast loopt, maar geen deel uitmaakt van het hok zelf. Niet-kreekhokken zijn hokken die meer dan 10 m van een geul of kreek gelegen zijn. In Saetfinghe liggen slechts weinig kreken of geulen in de omgeving van de nesten, zodat hier geen onderscheid gemaakt wordt tussen kreekhokken en niet-kreekhokken.

De gemiddelde legselgrootte per hok werd berekend uit de verhouding van het totaal aantal eieren per hok tot het aantal getelde nesten. Nullegfels en vierlegfels (slechts eenmaal in Zwin en Paulinaschor) werden niet meegerekend.

Het eivolume V werd berekend d.m.v. directe volumemetingen uit de lengte L en de breedte B , als :

$$V = 4 \cdot x B^2 \cdot L \cdot k / 24$$

met $k = 0.9166$, de specifieke konstante voor een kokmeeuwenei (HOYT, 1979).

Het eivolume werd uitgedrukt in cm^3 .

Uit de veldgegevens van de gemarkeerde nesten kon alleen het uitkomstsucces bepaald worden. Uitvliagsucces en broedsucces konden niet bepaald worden, doordat de jongen niet individueel gemerkt waren en ze daarenboven vaak moeilijk te volgen waren na het verlaten van het nest. Het uitkomstsucces ("hatching-success") werd berekend als :

$$\text{UITKOMSTSUKSES} = \frac{\text{aantal uitgekomen eieren}}{\text{aantal gelegde eieren}} \times 100 \%$$

Eieren werden beschouwd als uitgekomen als het jong volledig uit het ei was gekropen.

De uitkomstdatum van het eerste kuiken in elk nest werd gebruikt om het moment van het broeden na te gaan. Aangezien de datum van eileg niet gekend was, kon er geen rekening gehouden worden met mislukte legsels. De uitkomstdata werden per driedaagse periode berekend en er werd een onderscheid gemaakt tussen vroege of piek- en late of staartbroeders (PATTERSON, 1965; GREENHALGH, 1975; VEEN, 1977).

Statistische verwerking gebeurde op de Siemens mainframe computer van het Centraal Digitaal Rekencentrum (Rijksuniversiteit Gent) met het programmapakket SPSS^X (m.b.t. legselgrootte en uitkomstsukses werd voor vergelijking van absolute aantallen ANOVA en Student's T-test gebruikt, voor procentuele aantallen een Mann-Whitney U-test). De data werden grafisch weergegeven met eigengemaakte programma's.

FOERAGEERGEDRAG

Veldwerk

Habitaatpreferentie en foerageergedrag. Door directe observaties in het veld van foeragerende vogels werd nagegaan waar en op welke manier kokmeeuwen foerageerden en, indien mogelijk, ook welk voedsel ze opnamen. Deze observaties gebeurden op onregelmatige tijdstippen in de omgeving van elk van de drie kolonies. Kokmeeuwen die op marien voedsel foerageerden werden meer in detail bestudeerd (zie protokollen). Regelmatig werd, op verschillende tijdstippen van de dag, gedurende 15 minuten vanop de dijk geteld hoeveel kokmeeuwen van en naar het binnenland vlogen. De groepsgrootte van vertrekkende en aankomende vogels werd genoteerd. De afstand waarover geteld werd bedroeg 400-500 meter.

Braakballen. Van het voedsel dat meeuwen aten of aanvoerden voor de jongen, waren in de kolonie allerhande resten terug te vinden. In de drie studiegebieden werden gedurende het ganse broedselzoen regelmatig braakballen en faeces verzameld. De meeste hiervan werden verzameld op de nestrand. In enkele gevallen werd ook uitgebraakt voedsel verzameld, hetzij van jongen (door zachtjes te schudden braakten pas gevoederde jongen met volle krop soms hun voedsel uit), hetzij van adulten, uitgebraakt op het nest. Voor dit rapport werden alleen enkele braakballen, afkomstig van de kolonie in Saeftinghe, verder onderzocht in het laboratorium. Wel wordt een algemeen beeld gegeven van wat zoal op het eerste zicht werd waargenomen in de verschillende kolonies.

Protokollen. Zowel in het Paulinaschor als in Saeftinghe werden intensiteitsprotokollen gemaakt van op het slik foeragerende adulte kokmeeuwen, en dit gespreid over de volledige getijcyclus. In het Paulinaschor werden de meeste observaties gedaan op het slik ten oosten van het schor, terwijl in Saeftinghe de meeste observaties gedaan werden op het slik voor Paal. Alle observaties werden gemaakt met een Zeiss (x20-x40 x80) verrekijker waarmee zeer nauwkeurige waarnemingen gedaan konden worden.

Foeragerende adulte kokmeeuwen werden at random geselecteerd en gedurende gemiddeld 3-5 min gevolgd. De tijd werd gemeten met een chronometer. De chronometer werd pas gestart nadat de geobserveerde kokmeeuw begon te zoeken naar een prooi en werd steeds beëindigd na het opnemen van een prooi. Wanneer het foerageren onderbroken werd voor een andere handeling (poetsen, agressie, ...), werd de chronometer gestopt, totdat de kokmeeuw opnieuw begon te foerageren. De gemeten tijd komt overeen met de eigenlijke foerageertijd (feeding rate) per individuele kokmeeuw en bevat de gemiddelde zoektijd, vangtijd, en handelingstijd van de opgenomen prooien. Hieruit kan het gemiddeld aantal prooien, opgenomen per tijdseenheid per individu berekend worden (= gemiddelde feeding rate). Deze methode laat niet toe de foerageertijd op individuele prooi-soorten te bepalen.

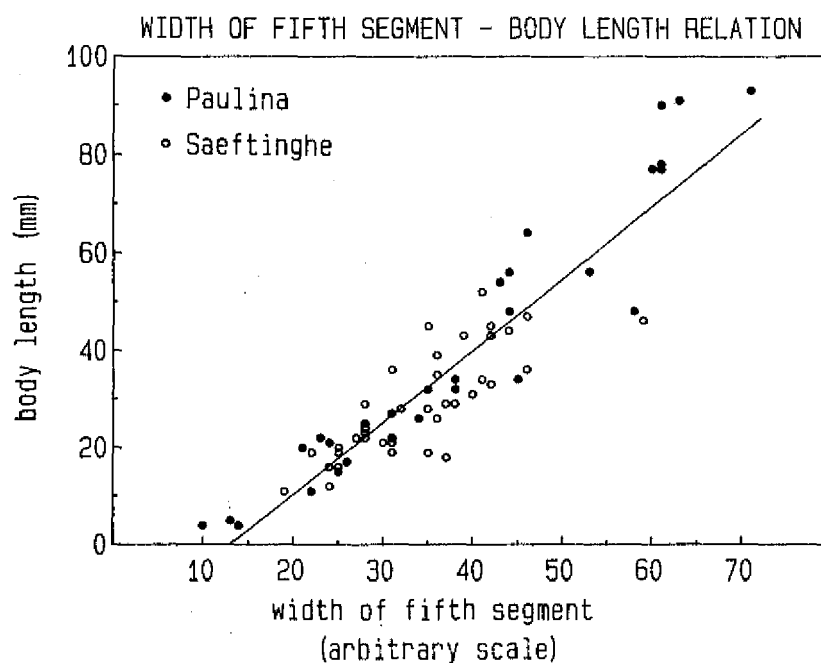
De opgenomen prooi-soorten werden, voor zover mogelijk, geïdentificeerd tot op het soortniveau. Van wormen werd tevens de lengte geschat in de veldeenheid "halve beklengte". Prooien die te klein waren om herkend te worden, maar toch duidelijk ingeslikt werden, werden genoteerd als "klein en onbekend". Na elke observatie werden volgende gegevens genoteerd: plaats, datum, uur, geobserveerde tijd, aantal prooi-soorten, aantal keer dat een prooi gemist werd, positie op het slik, en manier van voedselzoeken.

In Saeftinghe werden op dezelfde manier ook protokollen gemaakt van in leeglopende geulen foeragerende kokmeeuwen. Deze protokollen konden enkel gedaan worden bij zeer goede observatieomstandigheden, daar de prooi meestal niet zichtbaar was en het slechts a.h.v. het al dan niet slikken van de vogel kon uitgemaakt worden of de prooi al dan niet opgenomen werd.

Bemonstering van de wadbodem. Op 17 juni (Paulinaschor) en 19 juni (Saeftinghe) werden, gaande van de gemiddelde hoogwaterlijn tot de gemiddelde laagwaterlijn, monsters genomen van het slik waarop de meeste observaties van foeragerende kokmeeuwen gedaan werden. Per lokatie werden respectievelijk 26 en 19 stalen genomen met een buis met diameter 4.5 cm en oppervlakte 15.9 cm². Elke buis werd tot 30 cm in het sediment geduwd. De stalen werden in een pot gebracht en aangevuld met 0.1 volumedeel formaline (40 %). Deze stalen werden gebruikt om de soortensamenstelling en -densiteit te bepalen.

Verwerking

In het laboratorium werden de bodemstalen gekleurd met een oplossing van Bengaals roze, opgespoeld op een 1 mm zeef en getriëerd onder een loupe. Aangezien uit de gemaakte protocollen bleek dat kokmeeuwen voornamelijk op *Nereis sp.* foerageerden (67 % in Paulinaschor en 84 % in Saeftinghe) en van de resterende prooien slechts 5 % kon gedetermineerd worden in het veld, werd enkel *Nereis sp.* uitgezocht. Van volledige exemplaren werd de totale lichaamslengte, en de breedte van het vijfde segment gemeten m.b.v. een binoculair met meetschaal. Een lineaire regressie (Fig. 2. $Y = (1.47 \times X) + (-19.06)$; $r^2 = 0.84$) werd opgesteld om lichaamslengte en breedte van het vijfde segment te kunnen relateren. Van de onvolledige individuen met kopstructuur kon a.h.v. deze lineaire regressie en de meting van het vijfde segment, eveneens de ware lichaamslengte berekend worden van onvolledige individuen. De bekomen lengte-frekwentiedistributie werd verdeeld in lengteklassen van 5 mm.



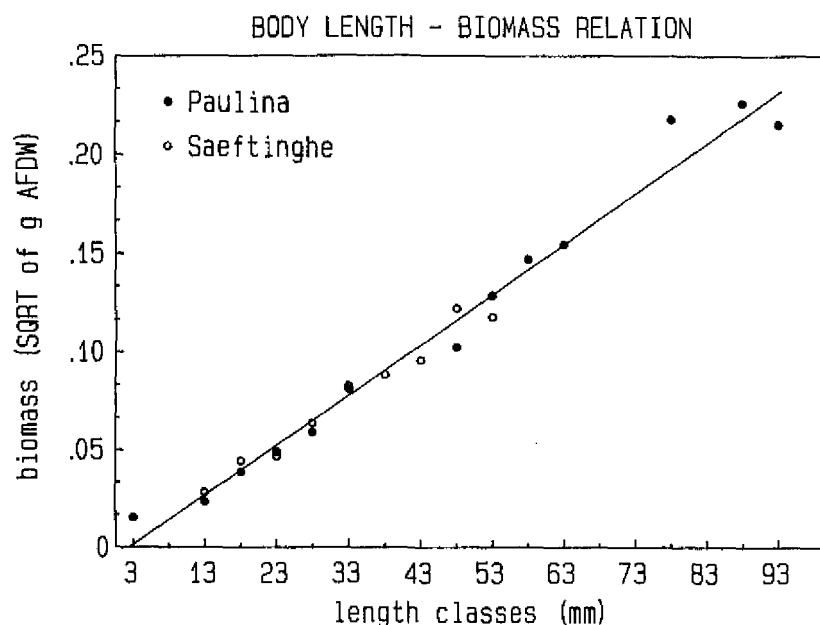
Figuur 2. Verband tussen breedte van het vijfde segment en de totale lichaamslengte bij *Nereis sp.* ($Y = (1.47 \times X) + (-19.06)$; $r^2 = 0.84$).

Om het beschikbaar aantal *Nereis* te kunnen vergelijken met de opgenomen *Nereis* door kokmeeuwen, waargenomen in de protocollen, werden de gebruikte veldeenheden omgezet naar ware lengte. Hierbij werd aangenomen dat de waargenomen veldeenheden van een individuele prooi overeen kwam met de ware lengte van die individuele prooi. Dit leek de meest representatieve manier, aangezien de kokmeeuw steeds een *Nereis* opneemt bij zijn voorste uiteinde (CURTIS en THOMPSON, 1985; eigen observatie), en de lengte steeds geschat werd wanneer de worm volledig uit de bodem was getrokken. Dit leidde tot een opsplitsing in zes lengteklassen (Tabel 4).

Tabel 4. Omzetting van geschatte veldeenheden naar ware lengteklassen.

Veldeenheden	Lengteklassen	
<i>Nereis</i> < beklengte	10-30	mm
<i>Nereis</i> = 1x beklengte	30-45	mm
<i>Nereis</i> = 1.5x beklengte	45-60	mm
<i>Nereis</i> = 2x beklengte	60-75	mm
<i>Nereis</i> = 2.5x beklengte	75-90	mm
<i>Nereis</i> = 3x beklengte	90-105	mm

Voor de bepaling van de biomassa van *Nereis* sp. werden de verzamelde organismen per lengteklasse van 5 mm en per lokatie gestockeerd in porseleinen kroesjes, 12 uur gedroogd bij 110 C, gewogen op een OHAUS weegschaal (absolute fout 0.0001 g) met automatische registratie op een Apple IIe computer, verast gedurende 2 uur bij 550 C en opnieuw gewogen. Het verschil tussen beide gewichten (drooggewicht en asgewicht) levert het asvrij drooggewicht (AFDW of "ash free dry weight") op. Om lichaamslengte en AFDW te relateren werd het AFDW eerst getransformeerd naar de vierkantswortel van AFDW, waarna een regressie werd uitgevoerd (Fig. 3. $Y = (0.000625 \times X^2) + (-0.000185 \times X) + 0.000014$; $r^2 = 0.98$). Tenslotte werd het AFDW van de door de kokmeeuw opgenomen prooien berekend a.h.v. deze lengte-gewicht regressie.



Figuur 3. Verband tussen totale lichaamslengte en biomassa per lengteklasse bij *Nereis* ($Y = (0.000625 \times X^2) + (-0.000185 \times X) + 0.000014$; $r^2 = 0.98$).

Uit de protocollen werd de feeding rate berekend als het aantal *Nereis* (per lengteklasse en totaal) dat een individuele kokmeeuw opnam per 5 min. De intake rate werd berekend als g AFDW (per lengteklasse en totaal) dat een individuele kokmeeuw opnam per 5 min. Tevens werden de protocollen ingedeeld in datumperiodes (Tabel 5).

Tabel 5. Indeling van de protocollen in datumperiodes.

Datumperiode 1:	25-30	april
Datumperiode 2:	1-15	mei
Datumperiode 3:	16-31	mei
Datumperiode 4:	1-15	juni
Datumperiode 5:	16-31	juni

Voor de kokmeeuwen in Saeftinghe werd eveneens de feeding rate (# prooien opgenomen per 5 min) op Mysidacea (aasgarnalen) berekend, aangezien uit de observaties, de braakballen en het uitgebraakt voedsel bleek dat alle prooien,

opgenomen door in geulen foeragerende kokmeeuwen, Mysidacea (aasgarnalen) waren. Daar er echter geen Mysidacea verzameld werden kon geen absolute lengtefrekwentiedistributie en ook geen biomassa bepaald worden. Wel was het duidelijk dat de gepredeerde Mysidacea kleiner waren dan de beklengte, of hoogstens de grootte van een beklengte hadden. D.m.v. uitgebraakt voedsel werd toch een idee gekregen van de lengte. De biomassa werd dan ook bepaald met behulp van literatuurgegevens. Daaruit werd de intake rate (g AFDW per 5 min) berekend.

De intake rate van een bepaalde prooi werd in verband gebracht met de dagelijkse energiebehoefte van een adulte kokmeeuw. Laboratoriumonderzoek heeft aangetoond hoe groot het energieverbruik (-behoefte) is bij vogels die onder standaard condities gehouden worden, d.i. in volledige rusttoestand, met lege maag en in thermoneutrale omgeving. Voor niet-zangvogels werd het verband tussen lichaamsgewicht W (kg) en standaard metabolisme M (kcal/dag) voor een individuele vogel berekend als (LASIEWSKI en DAWSON, 1967)

$$\log M = \log 78.3 + 0.723 \log W$$

Om het gemiddelde energieverbruik van in het wild levende vogels, en bijgevolg de theoretisch konsumptie, te verkrijgen moet het standaardmetabolisme vermenigvuldigd worden met een bepaalde konstante. Het metabolisme van een vrij levende vogel is echter afhankelijk van een groot aantal factoren:

- fysiologische toestand (bij ruiende vogels bijvoorbeeld ligt het standaard metabolisme 5-30 % hoger dan bij niet-ruiende soortgenoten (ORIAN, 1972);
- temperatuur (KENDEIGH, 1969; OWEN, 1970);
- de mate van activiteit (bij vliegende vogels bijvoorbeeld is het energieverbruik 12x het standaard metabolisme (RAVELING en LEFEBRE, 1967; TUCKER, 1969);
- ...

Van vogels die in gevangenschap leven is aangetoond dat het gemiddeld energieverbruik ca 3x hoger is dan het standaardmetabolisme; voor het energieverbruik van vrij levende vogels wordt meestal 3x tot 5x maal het standaard metabolisme genomen (ZWARTS, 1974; WOLFF et al., 1975). Een energieverbruik van 3x het standaardmetabolisme houdt waarschijnlijk een onderschatting in (ZWARTS, 1974). In principe kan per seizoen of per maand een correctie uitgevoerd worden voor oa. temperatuur, rui, voortplanting, gewichtsverandering (WEST, 1960). Deze parameters zijn echter zeer moeilijk te meten in het veld. Aangezien in deze studie de protocollen gemaakt werden van adulte kokmeeuwen in de maanden april-mei-juni, werd aangenomen dat de energiebehoefte op dat ogenblik groot was, daar de vogels tevens moesten instaan voor het grootbrengen van de jongen. Daarom wordt het energieverbruik per adulte kokmeeuw berekend als 5x het standaard metabolisme, de hoogst gevonden faktor in de literatuur. De konsumptie per dag per vogel, uitgedrukt in kcal, werd dan omgezet naar g AFDW (om te kunnen relateren met de intake rate) door

kcal te vermenigvuldigen met 0.2 (CUMMINS en WUYCHECK, 1971). Er dient benadrukt te worden dat dit een louter hypothetische benadering is.

Statistische verwerking gebeurde op de Siemens mainframe computer van het Centraal Digitaal Rekencentrum (Rijksuniversiteit Gent) met het programmapakket SPSS^X. De data werden grafisch weergegeven met eigengemaakte programma's en met het programma GRAPHPATH.

HOOFDSTUK 3

Resultaten

KOLONIEPARAMETERS

Grootte

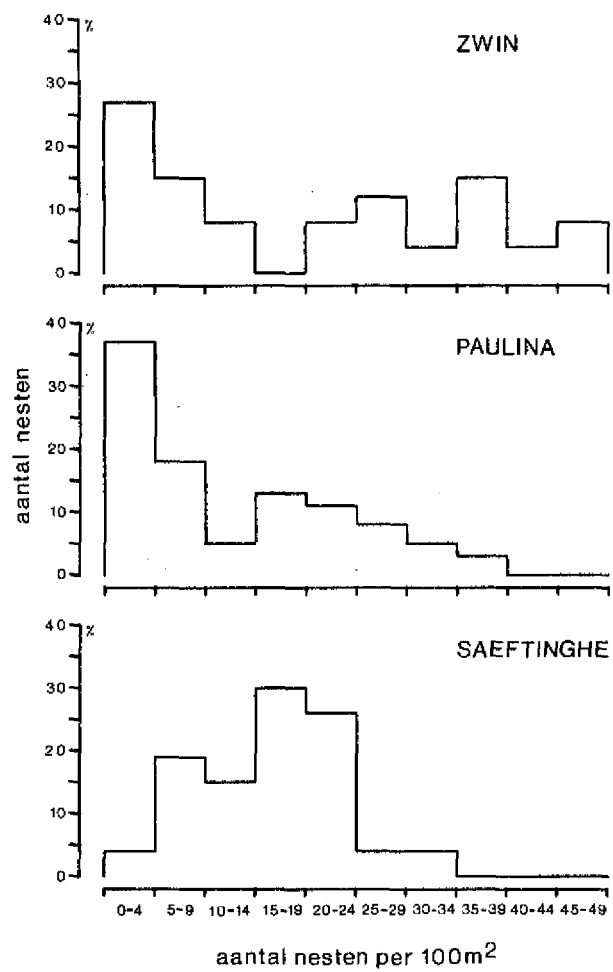
Tabel 6 geeft het totaal aantal getelde nesten voor elke kolonie, respectievelijk subkolonie (Zwin en Saeftinghe).

Tabel 6. Totaal aantal broedparen tijdens het broedseizoen 1988 in de bestudeerde kolonies (voor indeling in subkolonies: zie tekst).

	Zwin	Paulinaschor	Saeftinghe
Subkolonie A	718	-	230
Subkolonie B	1700	-	460
Subkolonie C	1353	-	450
TOTAAL	3771	1240	1140

Nestdensiteit

De relatieve frekwentiedistributie van de nestdensiteit vertoont een verschillend patroon in de drie bestudeerde kolonies (Fig. 4). In het Zwin komen nesten voor zowel in zeer lage (0-4 nesten per 100 m²), als in zeer hoge (40-49 nesten per 100 m²) densiteiten. In Paulinaschor komen veel nesten (38 %) voor in de zeer lage densiteitsklasse (0-4 nesten per 100 m²); de maximale nestdensiteit (30-34 nesten per 100 m²) is er duidelijk lager dan in het Zwin. In Saeftinghe liggen de meeste nesten in de densiteitsklassen van 15-24 nesten per 100 m²; ook hier is de maximale nestdensiteit (30-34 nesten per 100 m²) duidelijk lager dan in het Zwin. Zowel tussen Zwin-Paulinaschor (Kolmogorov-Smirnov, Z-waarde = 1.37; p = 0.05), Zwin- Saeftinghe (Z-waarde = 1.41; 0.01 < p < 0.05), als tussen Paulinaschor-Saeftinghe (Z-waarde = 1.735; p = 0.005), zijn de frekwentiedistributies significant verschillend.



Figuur 4. Frekwentiedistributie van de nestdensiteit in de drie bestudeerde kolonies.

De gemiddelde nestdensiteit (per hok van 100 m²) is het hoogst in het Zwin en het laagst in Paulinaschor (Tabel 7). De gemiddelde nestdensiteiten zijn echter niet significant verschillend.

*Tabel 7. Gemiddelde nestdensiteit per 100 m² ($\pm$ SE, min, max) per kolonie.
(Kruskal-Wallis 1-way ANOVA: Chi-square = 4.9428; p = 0.0845).*

Zwin	Paulinaschor	Saetthinghe
D = 19.3 $\pm$ 3.2 n = 26 (min: 0; max: 47)	D = 11.6 $\pm$ 1.7 n = 38 (min: 0; max: 35)	D = 16.3 $\pm$ 1.3 n = 27 (min: 1; max: 32)

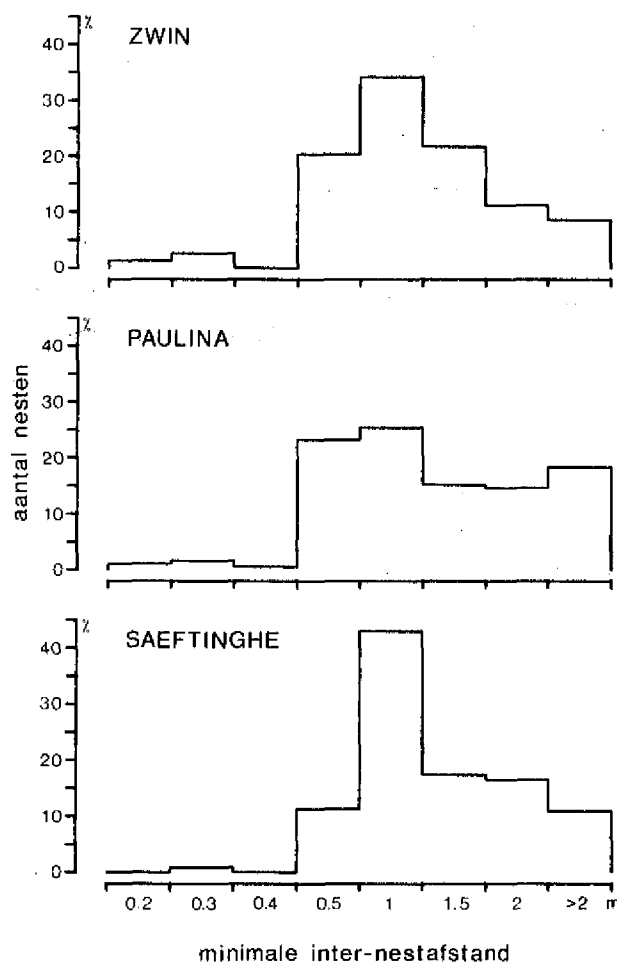
Zowel in het Zwin als in Paulinaschor kon de gemiddelde nestdensiteit ook berekend worden voor kreekhokken en niet-kreekhokken afzonderlijk. In beide kolonies is de gemiddelde nestdensiteit hoger in de kreekhokken (Tabel 8). De verschillen zijn enkel significant in Paulinaschor.

*Tabel 8. Gemiddelde nestdensiteit ($\pm$ SE) van kreekhokken en niet-kreekhokken in het Zwin en in Paulinaschor.
(* Student's T-test met t-waarde + p-waarde (S= significant; NS= niet significant)).*

Zwin		Paulinaschor	
Kreekhok	Niet-kreekhok	Kreekhok	Niet-kreekhok
24.8 $\pm$ 4.4 (n = 11)	15.1 $\pm$ 4.3 (n = 15)	17.4 $\pm$ 2.4 (n = 18)	7.0 $\pm$ 1.9 (n = 18)
*t-waarde = 1.56 p = 0.132 NS		*t-waarde = 3.38 p = 0.002 S	

Minimale en gemiddelde inter-nestafstand

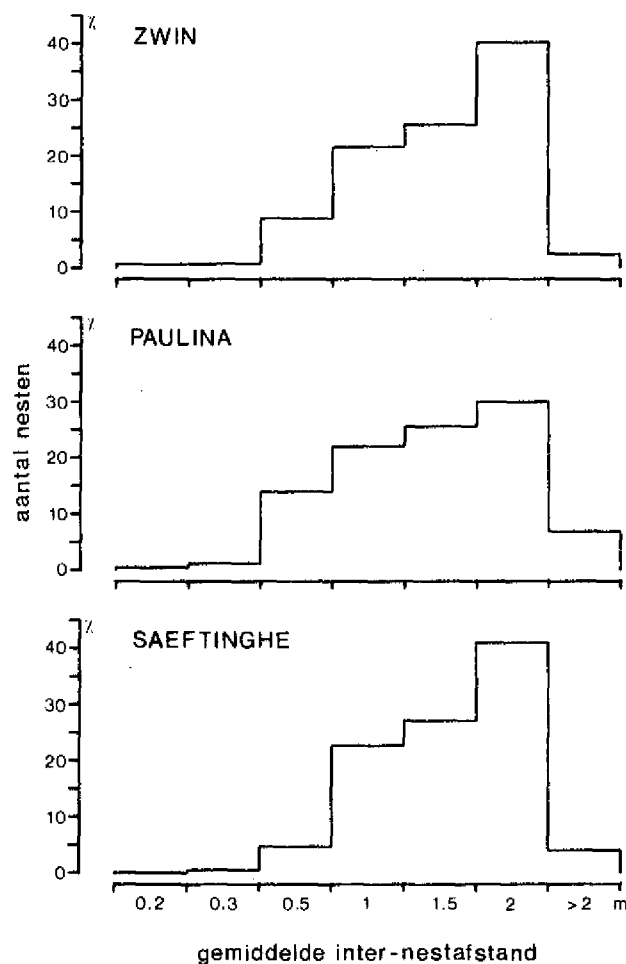
De frekwentiedistributie van de minimale inter-nestafstand vertoont een verschillend patroon in de verschillende kolonies (Fig. 5). In het Zwin liggen de nesten vooral 0.5 m, 1 m, of 1.5 m van mekaar (resp. 20 %, 34 %, en 22 %). In Saeftinghe komen de meeste nesten voor op een onderlinge afstand van 1 m van (43 %). Grotere afstanden komen relatief weinig voor. In Paulinaschor komen zowel relatief veel nesten voor op 0.5 m (23 %) en 1 m (25 %) van elkaar, als nesten op meer dan 2 m van elkaar (18 %). In alle drie de kolonies liggen de nesten zelden dichters dan 0.5 m bij elkaar.



Figuur 5. Frekwentiedistributie van de minimale inter-nestafstand in de drie bestudeerde kolonies.

De frekwentiedistributie van de gemiddelde inter-nestafstand daarentegen vertoont een zeer gelijkaardige verdeling in de verschillende kolonies (Fig. 6). De meeste nesten liggen op een gemiddelde inter-nestafstand van 1-2 meter; in het Zwin en Saeftinghe is de gemiddelde inter-nestafstand 2 m. In Paulinaschor komen er iets meer nesten voor op een gemiddelde inter-nestafstand van 0.5 m, en > 2 m, in vergelijking tot de twee andere kolonies.

De minimale inter-nestafstand is eveneens, zowel in het Zwin als in Paulinaschor, lager in kreekhokken (gemiddeld 0.5-1 m) dan in niet-kreekhokken (gemiddeld 1.5-2 m).



Figuur 6. Frekwentiedistributie van de gemiddelde inter-nestafstand in de drie bestudeerde kolonies.

Vegetatie

De procentuele verdelingen van het voorkomen van nesten in functie van de dominante vegetatie rond de nesten is weergegeven in tabel 9. In het Zwin en Paulinaschor liggen de meeste nesten in melde (resp. 43.6 % en 43.3 %), kweek (resp. 26.6 % en 24.3 %), en een combinatie van melde/zulte (resp. 10.8 % en 10.4 %). Typisch voor het Zwin is tevens het voorkomen van nesten in Engels slijkgras (8.4 %), terwijl in Paulinaschor een aantal nesten in zeealsem (6.4 %) liggen.

De kolonie te Saeftinghe vertoont een totaal verschillend patroon. De meeste nesten zijn gelegen op meer open plaatsen in de vegetatie, waar vooral veek voorkomt (47.5 %). Veek is een door springvloed afgezet pakket van droog, dood plantaardig materiaal. Het wordt door de kokmeeuwen gebruikt voor de bouw van nesten. Soms zijn de plekken met veek volledig kaal, maar meestal treft men hier en daar sporadisch plantengroei aan tussen de veek (zulte, zeebies, kweek, ganzevoet, schorrezoutgras). De nesten komen dan voornamelijk voor op de twee dominante soorten, zulte (27.2 %) en zeebies (16.7 %).

Tabel 9. Procentuele verdeling van het voorkomen van nesten in functie van de dominante vegetatie rond de nesten.

	Zwin	Paulinaschor	Saeftinghe
Melde	43.6	43.3	0
Melde/Zulte	10.8	10.4	0
Zulte	4.8	10.7	27.2
Kweek	26.6	24.3	1.4
Kweldergras	5.0	2.0	3.0
Zeealsem	0	6.4	0
Ganzevoet	0.4	1.4	2.7
Schorrezoutgras	0	0	1.1
Engels slijkgras	8.4	0	0
Lamsoor	0.4	0	0
Zeebies	0	0	16.7
Veek	0	0	47.5
Kaal	0	1.6	0.5

Vergelijking van de vegetatie waarin de nesten voorkomen, met de nestdensiteit, toont aan dat in het Zwin de nestdensiteit hoger is in een vegetatie van kweek, en in mindere mate melde. Lage nestdensiteiten zijn kenmerkend voor een vegetatie van melde/Engels slijkgras en melde/zulte. In Paulinaschor is de nestdensiteit hoog in een vegetatie van kweek, melde/kweek, en ten dele in melde/zulte. In de vegetatie van melde/zulte, en soms ook melde, komen echter ook lage nestdensiteiten voor. In Saeftinghe is de nestdensiteit het hoogst op veek. In een vegetatie van zulte en zeebies komen zowel hoge als lage nestdensiteiten voor.

De minimale inter-nestafstand is in het Zwin het kleinst in een vegetatie van kweek, en ten dele ook in een vegetatie van melde, en het grootst in een vegetatie van melde/Engels slijkgras. In Paulinaschor is de minimale inter-nestafstand het kleinst in een vegetatie van kweek en zeealsem. In een vegetatie van melde en melde/zulte varieert de minimale inter-nestafstand. In Saeftinghe varieert de minimale inter-nestafstand niet duidelijk met de vegetatie. Enkel op veek is de minimale inter-nestafstand in de meeste gevallen duidelijk klein.

BROEDBIOLOGIE

Legselgrootte

De waargenomen legselgrootte in elk nest van elke kolonie (binnen de transekten) kan enkel als exakt beschouwd worden als de nesten op het ogenblik van de observatie reeds volledig waren. Frekwente controle van de gemerkte nesten in elke kolonie toonde aan dat slechts enkele nesten (2 tot 3) initiëel nog onvolledig waren, zodat kan aangenomen worden dat de gevonden legselgrootte in de niet-gemarkeerde nesten overeenkomt met de werkelijke legselgrootte. Vermits de kolonies niet vanaf het begin van de eileg werden gevolgd, maar slechts vanaf 10-20 dagen na het leggen van het eerste ei, is het wel mogelijk dat de legselgrootte onderschat is; door predatie kunnen immers tijdens deze periode reeds eieren verdwenen zijn vóór de telling.

Het aantal een-, twee-, en drielegsels, evenals de gemiddelde legselgrootte ($\pm$ standaarddeviatie) zijn samengevat in tabel 10. De gemiddelde legselgrootte verschilt niet significant tussen de drie kolonies.

Tabel 10. Legselgrootte (+ gemiddelde) van de nesten in de kolonies.

Zwin-Paulinaschor	Chi-square= 4.14	DF= 2	p= 0.13	NS
Zwin-Saeftinghe	Chi-square= 0.02	DF= 2	p= 0.99	NS
Paulinaschor-Saeftinghe	Chi-square= 3.56	DF= 2	p= 0.17	NS

	Legselgrootte			Gem.	SD
	1	2	3		
Zwin	89	152	259	2.34	0.76
Paulinaschor	74	112	258	2.41	0.76
Saeftinghe	77	133	229	2.35	0.76

Legselgrootte en nestdensiteit. Het effect van de nestdensiteit op de legselgrootte is samengevat in tabel 11. Binnen elke kolonie is de gemiddelde legselgrootte niet significant verschillend in hokken met nestdensiteiten boven het gemiddelde en hokken met nestdensiteiten onder het gemiddelde. In Paulinaschor is er een trend naar een grotere legselgrootte in nesten uit de hoge nestdensiteiten.

Tabel 11. Legselgrootte ($\pm$ SD) in functie van nestdensiteit.

(* Student's T-test met t-waarde + p-waarde (S= significant; NS= niet significant)).

Kolonie	hokken met hoge densiteit		hokken met lage densiteit	
	N	legselgrootte	N	legselgrootte
Zwin	13	2.33 $\pm$ 0.15	10	2.26 $\pm$ 0.52
		*T-test: t-waarde = 0.38; p = 0.709 NS		
Paulinaschor	16	2.44 $\pm$ 0.22	21	2.21 $\pm$ 0.51
		*T-test: t-waarde = 1.89; p = 0.069 NS		
Saeftinghe	14	2.37 $\pm$ 0.12	13	2.36 $\pm$ 0.33
		*T-test: t-waarde = 0.08; p = 0.939 NS		

Legselgrootte en centraal-rand. Een onderscheid tussen de legselgrootte van nesten uit randhokken en nesten uit meer centrale delen van de kolonie toont aan dat in Saeftinghe er een trend (niet significant) is naar grotere gemiddelde legsel-

groottes in centrum- tegenover randgebieden (Tabel 12). In het Zwin en Paulinaschor verschillen de legselgroottes niet tussen randhokken en centraal gelegen hokken.

*Tabel 12. Legselgrootte ($\pm$ SD) in functie van de positie van de nesten.
(* Kruskal-Wallis 1-way ANOVA: Chi-square waarde, aantal vrijheidsgraden en significantieniveau, NS= niet significant).*

Kolonie	randhokken		centraal gelegen hokken	
	N	legselgrootte	N	legselgrootte
Zwin	12	2.30 $\pm$ 0.78 * χ^2 = 0.73; DF = 2; p = 0.70 NS	11	2.36 $\pm$ 0.75
Paulinaschor	10	2.42 $\pm$ 0.77 * χ^2 = 0.01; DF = 2; p = 0.99 NS	21	2.42 $\pm$ 0.76
Saeftinghe	9	2.24 $\pm$ 0.80 * χ^2 = 3.62; DF = 2; p = 0.16 NS	17	2.39 $\pm$ 0.74

Legselgrootte en het voorkomen van krekken. In het Zwin en Paulinaschor vertoont de gemiddelde legselgrootte tevens een trend naar grotere gemiddelde legselgroottes in kreekhokken tegenover niet-kreekhokken (Tabel 13).

*Tabel 13. Legselgrootte ($\pm$ SD) in functie van de aanwezigheid van krekken in de buurt van het nest.
(* Student's T-test met t-waarde + p-waarde (S= significant; NS= niet significant)).*

Kolonie	kreekhokken		niet-kreekhokken	
	N	legselgrootte	N	legselgrootte
Zwin	11	2.22 $\pm$ 0.42 *T-test: t-waarde = 0.53; p = 0.599 NS	15	2.10 $\pm$ 0.62
Paulinaschor	18	2.43 $\pm$ 0.06 *T-test: t-waarde = 1.81; p = 0.079 NS	18	2.15 $\pm$ 0.15

Lengte en breedte van de eieren, eivolume

Tabel 14 geeft de gemiddelde lengte en breedte, en het gemiddeld eivolume van de eieren in de drie kolonies. Er werd, binnen eenzelfde kolonie, geen onderscheid gemaakt tussen legsels met verschillende legselgroottes, aangezien geen significant verschil kon aangetoond worden in de eiafmetingen tussen verschillende legselgroottes. De gemiddelde eiafmetingen zijn niet dezelfde in de drie kolonies. In Saeftinghe zijn zowel eilengte, eibreedte, als eivolume het kleinst; in Paulinaschor worden de hoogste waarden aangetroffen. Afwijkingen op het gemiddelde zijn het hoogst in Paulinaschor en in het Zwin, terwijl in Saeftinghe minimale en maximale waarden minder van elkaar afwijken.

Tabel 14. Lengte, breedte en volume (gemiddelde $\pm$ SD) van de eieren in de verschillende kolonies.

Lengte: Oneway ANOVA $F = 1.6848$ $p = 0.1859$ $DF = 2$

Breedte: Oneway ANOVA $F = 2.9383$ $p = 0.0533$ $DF = 2$

Eivolume: Oneway ANOVA $F = 3.1441$ $p = 0.0435$ $DF = 2$

Kolonie	# gemeten eieren	Lengte (mm)	Breedte (mm)	Eivolume (cm ³)
Zwin	375	50.94 $\pm$ 2.45 min: 41.42 max: 58.20	36.45 $\pm$ 1.20 min: 32.72 max: 39.96	32.57 $\pm$ 3.18 min: 23.23 max: 42.79
Paulinaschor	427	51.06 $\pm$ 2.05 min: 43.12 max: 58.00	36.61 $\pm$ 1.27 min: 31.22 max: 40.10	32.92 $\pm$ 3.09 min: 20.93 max: 41.24
Saeftinghe	439	50.78 $\pm$ 2.32 min: 44.46 max: 56.76	36.41 $\pm$ 1.28 min: 31.70 max: 39.90	32.39 $\pm$ 3.19 min: 24.38 max: 40.42
TOTAAL	1241	50.93 $\pm$ 2.27	36.49 $\pm$ 1.26	32.63 $\pm$ 3.16

De gemiddelde lengte en breedte verschillen niet significant tussen de drie kolonies (Tabel 14). Het gemiddeld eivolume daarentegen is significant verschillend tussen de drie kolonies (op basis van ANOVA), maar enkel het verschil Paulinaschor-Saeftinghe bereikt een significantieniveau van 0.05 (op basis van een a posteriori-test Least Significant Difference).

Begin eileg

Daar het veldwerk pas startte nadat de meeste eieren reeds gelegd waren, werd het begin van de eileg berekend uit het verschil van de datum van het eerst uitgekomen ei met de gemiddelde incubatieperiode (24 dagen). Zo werd voor elk van de drie kolonies de volgende begindatum van eileg berekend: Zwin, 17 april; Paulinaschor, 23 april; Saeftinghe, 29 april. Het verschil in het begin van de eileg tussen de drie kolonies bedraagt ongeveer een week. In het Zwin begint de eileg het vroegst, en in Saeftinghe het laatst.

Uitkomstsukses

Zoals reeds eerder vermeld, werd in deze studie enkel het uitkomstsukses bepaald. Het uitkomstsukses (evenals het uitvlieg- en broedsukses) wordt mogelijk beïnvloed door de legselgrootte. Aangezien deze verschilt van nest tot nest, wordt eerst de relatie tussen legselgrootte en sukses bestudeerd, alvorens het verband tussen dit sukses en verschillende andere aspecten van het koloniebroeden, zoals uitkomstdatum en nestdistributie, te beschouwen. Aangezien slechts eenmaal in het Zwin en eenmaal in Paulinaschor een vierlegsel werd waargenomen, wordt enkel het uitkomstsukses van een-, twee- en drielegsels onderling vergeleken.

De broedgegevens, inclusief het uitkomstsukses, per legselgrootte en gemiddeld, van de gemarkeerde nesten uit elk van de kolonies zijn weergegeven in Tabel 15. Het uitkomstsukses is het hoogst in het Zwin en het laagst in Paulinaschor. In elk van de drie kolonies is het uitkomstsukses het laagst in eenlegsels en het hoogst in drielegsels.

Tabel 15. Broedgegevens van de gemerkte nesten

	Legsel- grootte	# nesten	# eieren	# uitkomende eieren	% # uitkomende eieren	# uitgekomen eieren	Uitkomst- sukses (%)
Zwin	1	21	21	7	33.33	6	28.57
	2	37	74	33	44.59	31	41.89
	3	91	273	161	58.97	149	54.89
	Gemiddeld				51.79		47.78
Paulinaschor	1	22	22	5	22.73	4	18.18
	2	30	60	14	23.33	12	20.00
	3	85	255	118	46.27	111	43.53
	Gemiddeld				37.47		34.31
Saeftinghe	1	40	40	12	30.00	10	25.00
	2	64	128	49	38.28	41	32.03
	3	125	375	214	57.07	201	53.60
	Gemiddeld				47.09		42.58

Enkel het uitkomstsukses voor de gemiddelde legselgrootte (totaal) is significant verschillend tussen de drie kolonies (op basis van ANOVA), maar enkel het verschil Zwin-Paulinaschor bereikt een significantieniveau van 0.05 (op basis van een a posteriori-test Least Significant Difference). Voor de verschillende legselgroottes afzonderlijk is het uitkomstsukses niet significant verschillend tussen de drie bestudeerde kolonies.

*Tabel 16. Vergelijking van het uitkomstsukses (absoluut aantal jongen per nest) tussen de drie kolonies voor verschillende legselgroottes. (Z= Zwin; P= Paulinaschor; S= Saeftinghe). (Oneway ANOVA, met a posteriori-test Least Significant Difference: * = $p < 0.05$)*

EENLEGSEL	TWEELEGSEL	DRIELEGSEL	TOTAAL
F= 0.3248 p= 0.7236 DF= 2	F= 2.4501 p= 0.0903 DF= 2	F= 2.1019 p= 0.1240 DF= 2	F= 3.7426 p= 0.0243 DF= 2
Z P S	Z P S	Z P S	Z P S
Z	Z	Z	Z *
P	P	P	P
S	S	S	S

Binnen elke kolonie is het uitkomstsukses (op basis van een ANOVA) significant verschillend voor de verschillende legselgroottes (Tabel 17). In het Zwin is enkel het uitkomstsukses van eenlegsels significant lager ($p < 0.05$, op basis van een a posteriori-test Least Significant Difference) dan dat van drielegsels, terwijl in Paulinaschor en Saeftinghe zowel het uitkomstsukses van eenlegsels, als dat van tweelegsels, significant lager is ($p < 0.05$, op basis van een a posteriori-test Least Significant Difference) dan het uitkomstsukses van drielegsels.

Er werd geen significant verband gevonden tussen het gemiddeld eivolume van een nest en het uitkomstsukses van dat nest.

Tabel 17. Vergelijking van het uitkomstsukses (absoluut aantal jongen per nest) van de verschillende legselgroottes voor elke kolonie.
(1= éénlegsel; 2= tweelegsel; 3= drielegsel).
(Oneway ANOVA, met a posteriori-test Least Significant Difference: * = $p < 0.05$).

ZWIN	PAULINASCHOR	SAEFTINGHE
F= 4.3612 p= 0.0145 DF= 2	F= 5.8228 p= 0.0038 DF= 2	F= 9.9042 p= 0.0001 DF= 2
1 2 3	1 2 3	1 2 3
1	1	1
2	2	2
3 *	3 **	3 **

Nestdistributie en sukses

De nestdistributie kan alleen invloed hebben op het uitkomstsukses gedurende de inkubatieperiode van de eieren en de periode waartussen de jongen uitkomen en het nest verlaten. De jongen verlaten immers het nest enkele dagen na het uitkomen, en vermengen zich met andere vogels van de populatie. De nestdistributie heeft dan nog weinig belang. Daarom wordt de nestdistributie (densiteit en minimale internestafstand) enkel gerelateerd met de gemiddelde legselgrootte en het uitkomstsukses.

Parameters die vergeleken worden zijn nestdensiteit, minimale internestafstand, centraal gelegen nesten t.o.v. nesten uit randgebieden, en het voorkomen van kreekhokken. Voor elk van deze parameters wordt eerst nagegaan of er geen significante verschillen zijn tussen de gemiddelde legselgroottes, waardoor rekening kan gehouden worden met het effect van de legselgrootte op het uitkomstsukses. Is er geen verschil, dan kunnen de resultaten zonder meer met elkaar vergeleken worden.

Uitkomstsukses en nestdensiteit. Voor elke kolonie werd de legselgrootte en het uitkomstsukses van de gemarkeerde nesten berekend voor hokken met nestdensiteiten boven het gemiddelde en hokken met nestdensiteiten onder het gemiddelde. Zowel in het Zwin als in Saeftinghe is de gemiddelde legselgrootte van de gemerkte nesten groter in de hokken met een hoge nestdensiteit dan in hokken met lagere densiteit, maar de verschillen zijn niet significant (Tabel 18). In Paulinaschor vinden we geen verschil in gemiddelde legselgrootte. Deze legselgrootte geeft echter geen informatie over het ware verschil in legselgrootte tussen de bestudeerde parameter, aangezien voornamelijk drielegsels bestudeerd werden.

Tabel 18. Legselgrootte ($\pm$ SD) van de gemarkeerde nesten in relatie tot de nestdensiteit.
(* Student's T-test met t-waarde + p-waarde (S= significant; NS= niet significant)).

Kolonie	hokken met hoge densiteit legselgrootte	hokken met lage densiteit legselgrootte
Zwin	2.51 $\pm$ 0.72 (N=125) *T-test: t-waarde = 1.11; p = 0.275 NS	2.32 $\pm$ 0.80 (N=25)
Paulinaschor	2.46 $\pm$ 0.81 (N=128) *T-test: t-waarde = 0.17; p = 0.863 NS	2.44 $\pm$ 0.88 (N=45)
Saeftinghe	2.44 $\pm$ 0.72 (N=156) *T-test: t-waarde = 1.96; p = 0.052 NS	2.22 $\pm$ 0.84 (N=73)

Wat het uitkomstsukses betreft, is dit zowel in het Zwin als in Saeftinghe significant hoger bij hogere nestdensiteiten (Tabel 19). In Paulinaschor is er geen significant verschil tussen hoge en lage nestdensiteiten.

Tabel 19. Uitkomstsukses ($\pm$ SD) van de gemarkeerde nesten in relatie tot de nestdensiteit.
(* Mann-Whitney U-test: U- en Z-waarde, significantieniveau, S= significant; NS= niet significant).

Kolonie	hokken met hoge densiteit uitkomstsukses	hokken met lage densiteit uitkomstsukses
Zwin	0.51 $\pm$ 0.40 (N=125) *U-test: U-waarde = 1126; Z-waarde = 2.2798; p = 0.0230 S	0.31 $\pm$ 0.37 (N=25)
Paulinaschor	0.42 $\pm$ 0.43 (N=128) *U-test: U-waarde = 2714; Z-waarde = 0.6184; p = 0.5363 NS	0.36 $\pm$ 0.43 (N=45)
Saeftinghe	0.49 $\pm$ 0.43 (N=156) *U-test: U-waarde = 4208; Z-waarde = 3.3983; p = 0.0007 S	0.28 $\pm$ 0.40 (N=73)

Uitkomstsukses en minimale inter-nestafstand. Het effect van de minimale inter-nestafstand op het uitkomstsukses in elke kolonie werd bestudeerd a.h.v. het onderscheid tussen nesten met een minimale inter-nestafstand van 0.2-1.5 m en nesten met een minimale inter-nestafstand van 2 m of meer. In geen van de drie de kolonies is de gemiddelde legselgrootte significant verschillend tussen gemerkte nesten met een kleine en met een grote minimale inter-nestafstand (Tabel 20).

Tabel 20. Legselgrootte ($\pm$ SD) van de gemarkeerde nesten in relatie tot de inter-nestafstand. (Student's T-test met t-waarde + p-waarde (S= significant; NS= niet significant)).*

Kolonie	inter-nestafstand 0.2-1.5 m legselgrootte	inter-nestafstand > 2 m legselgrootte
Zwin	2.53 $\pm$ 0.72 (N=124) *T-test: t-waarde = 1.46; p = 0.151 NS	2.30 $\pm$ 0.79 (N=30)
Paulinaschor	2.46 $\pm$ 0.79 (N=102) *T-test: t-waarde = 0.04; p = 0.967 NS	2.46 $\pm$ 0.86 (N=71)
Saeftinghe	2.43 $\pm$ 0.77 (N=166) *T-test: t-waarde = 1.67; p = 0.098 NS	2.23 $\pm$ 0.76 (N=63)

Tabel 21. Uitkomstsukses ($\pm$ SD) van de gemarkeerde nesten in relatie tot de inter-nestafstand. (Mann-Whitney U-test: U- en Z-waarde, significantieniveau, S= significant; NS= niet significant).*

Kolonie	inter-nestafstand 0.2-1.5 m uitkomstsukses	inter-nestafstand > 2 m uitkomstsukses
Zwin	0.57 $\pm$ 0.39 (N=124) *U-test: U-waarde = 1212; Z-waarde = 3.0641; p = 0.0022 S	0.29 $\pm$ 0.36 (N=30)
Paulinaschor	0.48 $\pm$ 0.44 (N=102) *U-test: U-waarde = 2644; Z-waarde = 1.3046; p = 0.1920 NS	0.33 $\pm$ 0.41 (N=71)
Saeftinghe	0.58 $\pm$ 0.42 (N=166) *U-test: U-waarde = 2795; Z-waarde = 3.7833; p = 0.0002 S	0.27 $\pm$ 0.40 (N=63)

In het Zwin en Saeftinghe is het uitkomstsukses significant groter voor nesten met een kleine minimale inter-nestafstand in vergelijking met nesten met een grotere minimale inter-nestafstand (Tabel 21). In Paulinaschor is dezelfde trend aanwezig, maar het verschil is niet significant.

Uitkomstsukses en centraal-rand. De gemiddelde legselgrootte van gemerkte nesten is niet significant verschillend tussen centraal gelegen nesten en nesten uit randgebieden (Tabel 22). Het uitkomstsukses daarentegen is enkel in Paulinaschor significant hoger in de centraal gelegen nesten in vergelijking met nesten uit de randgebieden. In het Zwin is dezelfde trend aanwezig, maar het verschil is niet significant; in Saeftinghe is er geen significant verschil in uitkomstsukses tussen centrum- en randgebieden (Tabel 23).

Tabel 22. Legselgrootte ($\pm$ SD) van de gemarkeerde nesten in relatie tot de positie van het nest in de kolonie.

(Student's T-test met t-waarde + p-waarde (S= significant; NS= niet significant)).*

Kolonie	randhokken legselgrootte	centraal gelegen hokken legselgrootte
Zwin	2.37 $\pm$ 0.79 (N=51) *T-test: t-waarde = -1.21; p = 0.23 NS	2.53 $\pm$ 0.78 (N=94)
Paulinaschor	2.51 $\pm$ 0.73 (N=66) *T-test: t-waarde = 0.71; p = 0.08 NS	2.43 $\pm$ 0.83 (N=107)
Saeftinghe	2.25 $\pm$ 0.81 (N=81) *T-test: t-waarde = -1.90; p = 0.06 NS	2.45 $\pm$ 0.73 (N=155)

Tabel 23. Uitkomstsukses ($\pm$ SD) van de gemarkeerde nesten in relatie tot de positie van het nest in de kolonie.

(* Mann-Whitney U-test: U- en Z-waarde, significantieniveau, S= significant; NS= niet significant).

Kolonie	randhokken uitkomstsukses	centraal gelegen hokken uitkomstsukses
Zwin	0.45 $\pm$ 0.41 (N=51) *U-test: U-waarde = 2105; Z-waarde = -1.2516; p = 0.2107 NS	0.58 $\pm$ 0.51 (N=94)
Paulinaschor	0.36 $\pm$ 0.43 (N=66) *U-test: U-waarde = 2908; Z-waarde = -2.0936; p = 0.0364 S	0.49 $\pm$ 1.11 (N=107)
Saeftinghe	0.40 $\pm$ 0.44 (N=81) *U-test: U-waarde = 2850; Z-waarde = -0.6865; p = 0.456 NS	0.44 $\pm$ 0.43 (N=155)

Uitkomstsukses en het voorkomen van krekten. De gemiddelde legselgrootte van gemerkte nesten is niet significant verschillend tussen kreekhokken en niet-kreekhokken (Tabel 24).

Tabel 24. Legselgrootte ($\pm$ SD) van de gemarkeerde nesten in relatie tot het voorkomen van kreekhokken.

(* Student's T-test met t-waarde + p-waarde (S= significant; NS= niet significant)).

Kolonie	kreekhokken legselgrootte	niet-kreekhokken legselgrootte
Zwin	2.47 $\pm$ 0.78 (N=87) *T-test: t-waarde = -0.17; p = 0.863 NS	2.49 $\pm$ 0.69 (N=63)
Paulinaschor	2.44 $\pm$ 0.81 (N=111) *T-test: t-waarde = -0.47; p = 0.642 NS	2.50 $\pm$ 0.78 (N=62)

Nesten die in kreekhokken voorkomen hebben geen significant hoger uitkomstsukses dan nesten die in niet-kreekhokken voorkomen (Tabel 25).

Tabel 25. Uitkomstsukses ($\pm$ SD) van de gemarkeerde nesten in relatie tot het voorkomen van krekken in de kolonie.
(* Mann-Whitney U-test: U- en Z-waarde, significantieniveau, S= significant; NS= niet significant).

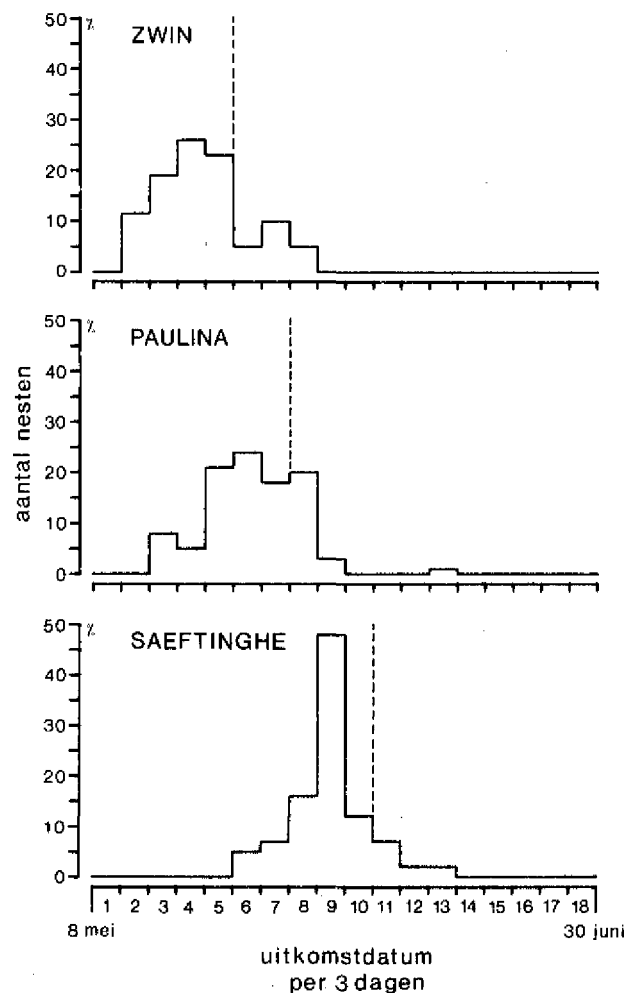
Kolonie	kreekhokken uitkomstsukses	niet-kreekhokken uitkomstsukses
Zwin	0.53 $\pm$ 0.39 (N=77)	0.48 $\pm$ 0.40 (N=63)
	*U-test: U-waarde = 2577; Z-waarde = 0.6448; p = 0.5190 NS	
Paulinaschor	0.44 $\pm$ 0.43 (N=111)	0.45 $\pm$ 0.45 (N=62)
	*U-test: U-waarde = 3362; Z-waarde = 0.2675; p = 0.7890 NS	

Uitkomstsukses en -datum

De periode van het vroeg en laat broeden kan het uitkomstsukses beïnvloeden, als gevolg van zowel veranderingen in omgevingsfactoren gedurende het seizoen, als van verschillen in gedrag tussen vroege (plek) en late (staart) broeders.

De frekwentiedistributie van de uitkomstdatum van het eerste ei in elk nest in elk van de drie kolonies is weergegeven in Figuur 7. Piekbreeders zijn gescheiden van staartbroeders door de stippellijn. Opvallend is de duidelijk andere distributie in Saeftinghe in vergelijking met het Zwin en Paulinaschor. In het Zwin en Paulinaschor is het moment van uitkomen van de meeste eieren gespreid over meerdere dagen, in Saeftinghe is dit beperkt tot slechts enkele dagen. Ook het moment waarop de meeste eieren uitkomen is verschillend in de drie kolonies. De jongen komen het vroegst uit in het Zwin (half mei), een week later in Paulinaschor, en het laatst in Saeftinghe (begin juni).

In Tabel 26 wordt een aantal broedparameters, waaronder het broedsukses, van vroege en late broeders vergeleken. De weergegeven legselgrootte, die het uitkomstsukses mee bepaalt, in vroege en late nesten geeft in feite geen indicatie van het ware verschil in legselgrootte tussen vroege en late broeders, enerzijds omdat vooral drielegsels werden bestudeerd, en anderzijds omdat de eilegdatum van mislukte legsels niet gekend is.



Figuur 7. Frekwentiedistributie van de uitkomstdatum van het eerste ei in de drie bestudeerde kolonies.

In het Zwin is de legselgrootte groter bij vroege broeders, maar niet significant (t -waarde = 0.43; p = 0.667). In beide andere kolonies is de legselgrootte groter bij late broeders, respectievelijk significant in Paulinaschor (t -waarde = -2.16; p = 0.036), en niet significant in Saeftinghe (t -waarde = -0.77; p = 0.453). Het uitkomstsukses zelf is in het Zwin even groot voor vroege en late broeders (Mann-Whitney U-test: U = 913.5; Z = -0.054; p = 0.9569); in Paulinaschor en in Saeftinghe is het uitkomstsukses hoger bij vroege broeders dan bij late broeders, significant in Saeftinghe (Mann-Whitney U-test: U = 517; Z = -2.119; p = 0.0347), niet significant in Paulinaschor (Mann-Whitney U-test: U = 690; Z = -0.7991; p = 0.4242).

Tabel 26. Uitkomstsukses van vroege en late broeders in elke kolonie.

	Zwin		Paulinaschor		Saeftinghe	
	Vroeg	Laat	Vroeg	Laat	Vroeg	Laat
Aantal nesten	80	23	70	22	119	13
Aantal eieren	214	60	187	65	307	35
Legselgrootte	2.68	2.61	2.67	2.95	2.58	2.69
Aantal uitgekomen	148	42	145	45	231	20
Uitkomstsukses (%)	69 %	70 %	78 %	69 %	75 %	57 %

FOERAGEERGEDRAG

Foerageerhabitaten en -gedrag

Er dient opgemerkt te worden, dat de afkomst van de waargenomen foeragerende vogels niet met zekerheid kon vastgesteld worden. De vogels waren immers niet individueel herkenbaar en in de omgeving komen verschillende andere kokmeeuwenkolonies voor (oa. kolonies in Het Braakmangebied, Dow Chemical (Terneuzen), opgespoten terreinen Antwerpse haven, ...). Daarenboven vlogen kokmeeuwen van Paulinaschor, en vooral van het Zwin, dikwijls zeer ver om te foerageren, zodat dikwijls niet kon vastgesteld worden waar de eigenlijke foerageerplaatsen gelegen waren. Zo werden kokmeeuwen van het Zwin gevolgd tot op meer dan 25 km van de broedkolonie. Vaak foerageerden de kokmeeuwen ook al vliegend. Ofwel vlogen ze hierbij laag over weilanden en akkers, terwijl prooien van de grond opgepikt werden, ofwel werden al vliegend insecten gevangen in de lucht (slechts enkele malen waargenomen).

Tabel 27 geeft voor de drie kolonies de waargenomen foerageergebieden weer. Hieruit blijkt dat de kokmeeuw in elk van de drie kolonies verschillende foerageerhabitaten verkiest. In het Zwin zoeken kokmeeuwen hun voedsel hoofdzakelijk binnendijs, in Paulinaschor zowel binnendijs (zelfde habitaten als voor het Zwin) als buitendijs (vooral in het intergetijdengebied), en in Saeftinghe buitendijs (vooral in het intergetijdengebied, maar ook op water). Deze voorkeur is echter niet exclusief. Zo werden in het Zwin adulte kokmeeuwen buitendijs waargenomen (oa. Zwingeul en golfbrekers), hoewel vanuit de kolonie slechts weinig vliegende kokmeeuwen richting zee werden waargenomen. In Saeftinghe deed zich het omgekeerde voor. Slechts weinig vogels vlogen vanuit de kolonie binnendijs.

Binnendijs werden foeragerende kokmeeuwen waargenomen op grasland, in de omgeving van elke kolonie (voornamelijk Zwin en Paulinaschor). Er was een duidelijke voorkeur voor weilanden met een korte grashoogte. Welke prooien opgenomen werden, was meestal echter niet te achterhalen. Vermoedelijk waren het hoofdzakelijk insecten (vliegen, rupsen, en kevers), daar er bij het missen van een prooi regelmatig een insect opvloog, dat dan door de kokmeeuw achtervolgd werd. Slechts 4x werden kokmeeuwen waargenomen die op regenwormen foerageerden (duidelijk te onderscheiden door opvallend foerageergedrag (boren)). Deze waarnemingen werden steeds gedaan bij regenachtig weer (vochtige bodem).

Sporadisch werden foeragerende kokmeeuwen op akkerland waargenomen. Waarschijnlijk werd ook hier op insecten gefoerageerd. Op pas geploegde akkers werden wel grote aantallen waargenomen, foeragerend op insecten en wormen. In mei-juni werd echter niet veel meer geploegd.

In het Zwin en Paulinaschor werden frekwent dijken gebruikt als foerageerplaats. Hier werden verschillende foerageermethoden waargenomen:

- Schapen werden dikwijls gevolgd waarbij achter opvliegende insecten gejaagd werd (voornamelijk de drekvlieg *Scatofaga stercoraria*)
- Wanneer de grashoogte laag was werd dikwijls al lopend gefoerageerd, vermoedelijk op vliegen, rupsen, en kevers
- Wanneer de grashoogte hoog was, werd juist boven de vegetatie al vliegend gefoerageerd, voornamelijk op vliegen en rupsen en dit voornamelijk als er voldoende wind was.

Een aantal keer werden kokmeeuwen foeragerend waargenomen op zoet water, maar welke prooien opgenomen werden is niet gekend.

Buitendijks werd, zowel in Saeftinghe als in Paulinaschor zeer veel op het slik gefoerageerd, vnl. op *Nereis sp.* (zie protokollen). Vier verschillende foerageermethoden konden onderscheiden worden:

- voornamelijk op Paulinaschor: Langs de vloedlijn (in ondiep water) met de kop half rechtop
- voornamelijk op Paulinaschor: Op drooggevalen slik werd, met de kop half rechtop (15-20 cm van de grond) rondgekeken en met een plotse neerwaartse beweging van de kop naar de prooi gepikt. De stapfrekwentie was laag en de zoektijd lang. Deze methode werd voornamelijk in Paulinaschor waargenomen
- voornamelijk in Saeftinghe: Op drooggevalen slik, waarbij de kop veel lager gehouden wordt (5-10 cm van de grond) en duidelijk minder rondgekeken werd om een prooi te dedecteren. De stapfrekwentie was hoog en de zoektijd kort.
- zelden: Al vliegend waarbij in snelle duikvluchten prooien werden opgenomen van het slik.

De manier waarop de kokmeeuwen zich verspreidden over het droogvallende slik was ook verschillend in de twee kolonies. Tot 3-4 uur na hoogtij werd in Paulinaschor steeds in grote aantallen langs de waterlijn gefoerageerd waarna ze zich geleidelijk over het slik verspreidden. Bij opkomende tij werd dan terug meer langs de waterlijn gefoerageerd. In Saeftinghe daarentegen verspreidden de kokmeeuwen zich meestal onmiddellijk over het drooggevalen slik, nadat gedurende een paar uur rond hoogtij massaal op Mysidacea werd gefoerageerd (zie verder).

In Saeftinghe, en in mindere mate in Paulinaschor, werd ook gefoerageerd op Mysidacea (zie protokollen). Drie verschillende methoden werden gebruikt:

- enkel in Saeftinghe: Al stappend of zwemmend, in leeglopende geulen, en dit in zeer grote densiteiten ('nek aan nek') vanaf 2 uur na hoogtij tot 3-4 uur na laagtij. Deze leeglopende geulen bleken immers zeer veel wegspoelende Mysidacea te bevatten. Opvallend hierbij was dat de kokmeeuwen zich voortdurend verplaatsten van geul naar geul, vermoedelijk afhankelijk van de stroomsnelheid van het water
- in Saeftinghe en in mindere mate in Paulinaschor: Al duikend, in grote groepen samen met visdiefjes (*Sterna hirundo*), waarbij ofwel prooien van het

wateroppervlakte werden opgepikt ofwel volledig met de kop onder water werd gedoken. Deze foerageermethode kon de hele dag waargenomen worden, maar vertoonde een duidelijke piek juist voor en na hoge tij (einde vloed - begin eb)

- enkel in Saeftinghe: Al zwemmend, tussen duikende kokmeeuwen en visdieffjes

Tenslotte werden zowel in Paulinaschor als in Saeftinghe foeragerende kokmeeuwen waargenomen achter vissersboten en baggerboten, en enkele malen op golfbrekers. De opgenomen prooien zijn onbekend.

Tabel 27. Habitatkeuze van de kokmeeuw in de drie studiegebieden.

*(- = niet waargenomen; + = frekwent waargenomen; * = sporadisch waargenomen).*

	Zwin	Paulinaschor	Saeftinghe
A. Binnendijks			
Grasland	+	+	*
Akkerland (kaal)	*	*	?
Geploegde akker	*	*	*
Dijken	+	+	*
Kanalen	*	*	-
Vijvers	*	*	-
Waterbekkens	-	*	-
Parken	*	-	-
Dorpen en steden	*	*	?
Opgespoten terreinen	-	-	*
Afvalstorten	*	-	*
Wegen	*	*	*
B. Bultendijks			
Slik (drooggevallen)	*	+	+
Slik (vloedrand)	-	+	*
Geulen	-	-	+
Op water (zwemmend)	*	*	+
Op water (duikend)	-	+	+
Achter vissersboot	?	+	+
Schor	*	*	*
Golfbrekers	*	*	-
Strand	*	-	-

Braakballen

De kwalitatieve soortensamenstelling van de prooien in braakballen en uitgebraakt voedsel in elk van de drie kolonies (Tabel 28) bevestigt reeds het gebruik van de waargenomen foerageergebieden. Er moet echter benadrukt worden dat het hier om een zeer algemeen beeld gaat en dat ongetwijfeld verschillende prooi-soorten zullen ontbreken of onderschat zijn. Het is immers zo dat bepaalde prooi-soorten meer verteerd worden dan andere (oa. oligochaeten, polychaeten, rupsen, bepaalde insecten, Mysidacea, enz.). Om deze prooi-soorten aan te tonen moeten zowel de braakballen als het faeces onderzocht worden onder een binoculair. Sommige prooi-soorten, zoals bepaalde invertebraten en -larven, kunnen zelfs helemaal niet aangetroffen worden. In het Zwin was er een duidelijke voorkeur voor prooi-soorten afkomstig van in het binnenland gelegen foerageerplaatsen. In Paulinaschor waren de prooi-soorten zowel uit het intergetijdengebied als uit het binnenland afkomstig. In Saeftinghe was er een duidelijke voorkeur voor prooi-soorten uit het intergetijdengebied. De soortensamenstelling doet echter ook vermoeden dat deze voorkeur niet exclusief is.

De aard van de prooi-soorten was zeer uitlopend. In het Zwin en Paulinaschor werd een groot aandeel gevormd door insecten. In Saeftinghe werd het grootste aandeel gevormd door *Nereis* sp. en Mysidacea. In de drie kolonies is een beperkte hoeveelheid menselijk afval in de braakballen te vinden. Voornamelijk in het Zwin kwamen braakballen met muizeresten voor. Het is niet duidelijk of deze opgenomen muizen afkomstig zijn van het schor of van het binnenland.

Uit de braakballenanalyse bleek dat kokmeeuwen in staat zijn zich aan te passen aan een veranderend voedselaanbod. Zo werden in Paulinaschor en in het Zwin massaal rupsen gevonden als uitgebraakt voedsel, op dagen waarop ook in de omgeving massaal rupsen voorkwamen (nagegaan met sleepstalen). Het voorkomen van Mysidacea in nesten op Saeftinghe nam plotseling toe na half mei, vermoedelijk met het massaal binnentrekken van deze dieren in het Verdrongen Land van Saeftinghe, wat bevestigd werd door foerageerwaarnemingen. Dat kokmeeuwen ware opportunisten zijn bewijst een waarneming uit Paulinaschor. Half mei werden in verschillende nesten resten (beenderen) gevonden van geroosterd vlees. Deze beenderen bleken afkomstig te zijn van de boerderij, gelegen tegenover de kolonie, waar de bewoners daags tevoren een barbecue had gehouden.

Tabel 28. Kwalitatieve samenstelling van braakballen en uitgebraakt voedsel in de kolonie. (+ = frekvent waargenomen; * = sporadisch waargenomen; - = niet waargenomen).

	Zwin	Paulinaschor	Saeftinghe
Proolsoorten:			
<i>Nereis</i> sp.	-	*	+
<i>Corophium</i> sp.	-	-	*
Mysidacea	-	*	+
Gastropoda: <i>Hydrobia</i> of <i>Assimineia</i>	-	-	*
Crustacea	-	*	*
Blivalvia: <i>Cerastoderme edule</i>	-	*	-
Andere	*	*	*
Vissen: Visresten	*	*	*
Insekten: Diptera	*	*	-
Carabidae	+	+	*
Keverresten	+	+	*
Rupsen	*	*	-
Regenwormen	*	-	-
Zoogdieren: Muizeresten	+	+	*
Mol	*	-	-
Vogels: Vogelresten	*	*	-
Waterhoen	*	-	-
Kwikstaart	*	-	-
Grasbraakballen	+	+	*
Maïskorrels	*	*	-
Granen	+	*	-
Zaden	*	*	*
Broodresten	*	*	-
Menselijk afval	*	*	*
Eischalen	*	*	*
Zandbraakballen	-	*	+

In het Zwin konden verschillende kuikens tot braken gebracht worden. Dit braaksel bevatte: 2x vis (marien), 1x brood met zilverpapier, 2x brood, 1x regenwormen, 2x rupsen, 1x kevers. In Paulinaschor konden enkele kuikens tot braken gebracht worden: De inhoud van het braaksel was vrij gelijkaardig met die van het Zwin: 3x brood (met kaas), 2x rupsen, 1x kevers, 1x *Nereis*. In Saeftinghe konden slechts 2 kuikens tot braken gebracht worden. De inhoud was tweemaal Mysidacea.

Een kwantitatieve analyse van braakballen, afkomstig van de kolonie van Saeftinghe, bevestigt het grote aandeel (niet exclusief) van marien voedsel (Tabel 29).

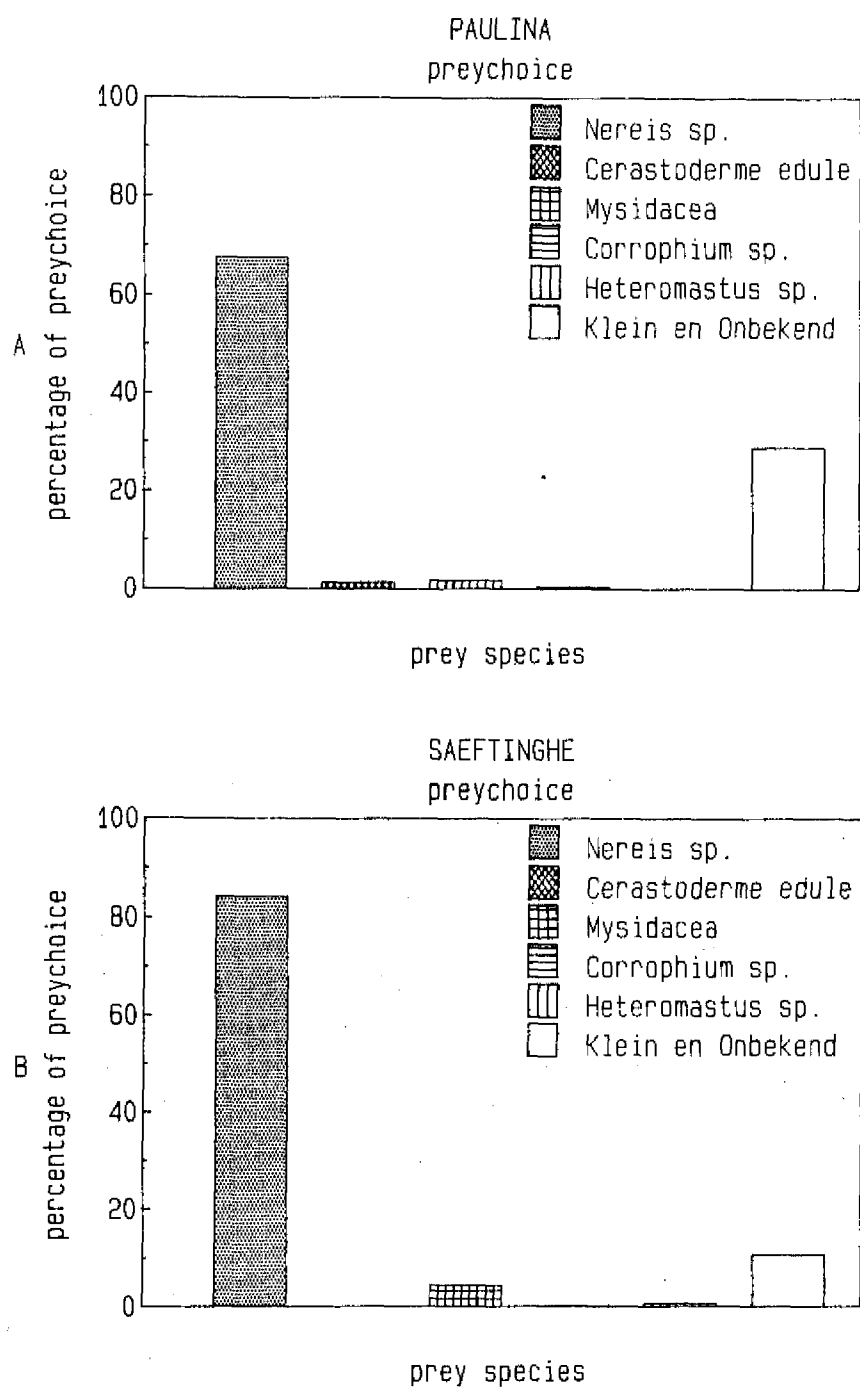
Nereis-kaken en Gastropoda-fragmenten werden gevonden in zogenaamde zandbraakballen. *Nereis* sp., *Corophium* sp., en Mysidacea werden tevens teruggevonden als uitgebraakt voedsel (braakballen 16, 17, 18). De isopood, *Eurydice affinis*, werd slechts eenmaal waargenomen en werd vermoedelijk opgenomen door een op Mysidacea foeragerende kokmeeuw. Alle gevonden kevers en keverresten behoren tot de loopkevers (Carabidae). Geen enkele soort is een typische schorrenbewoner. *Pterostichus melanarius*, de meest gevonden loopkeversoort, is een grote loopkever (13-17 mm) die hoofdzakelijk actief is bij valavond en voorkomt op weilanden (10 tot 20 per m²) en in mindere mate op akkers (vooral juni-augustus) (mond. med. DESENDER). De andere loopkeversoorten werden slechts sporadisch gevonden. Een braakbal (2) bevatte veel menselijk afval (touw, zilverpapier, grijze plastic) en was vermoedelijk afkomstig van een op een stort of in een stad foeragerende vogel. Plantaardig materiaal komt in deze braakballen slechts sporadisch voor. De eischalen die in sommige braakballen gevonden werden kan er op duiden dat ofwel eieren van soortgenoten werden gepredeerd, ofwel eieren van de in de nabijheid broedende visdiefjes (*Sterna hirundo*) werden gepredeerd. In slechts enkele braakballen werd zowel voedsel afkomstig van het intergetijdengebied, als voedsel vanuit het binnenland gevonden.

Prooi keuze in het intergetijdengebied

Prooi keuze van op het slik foeragerende kokmeeuwen. Het aantal gemaakte protocollen, de gemiddelde duur van elk protocol, het totaal aantal geobserveerde prooien en de gemiddelde prooi keuze van op het slik foeragerende kokmeeuwen zijn samengevat in tabel 30 en Figuur 8. In totaal werden zes prooi soorten onderscheiden: *Nereis* sp., *Cerastoderme edule*, Mysidacea, *Corophium* sp., *Heteromastus* sp., en "klein en onbekend". Zowel in Paulinaschor (Figuur 8a), als in Saeftinghe (Figuur 8b) is de voornaamste prooi soort *Nereis* sp. (resp. 67 % en 84 %). Van de resterende opgenomen prooien kon slechts 5 % gedetermineerd worden in het veld. De overige waarnemingen betreffen "kleine en onbekende" soorten (resp. 29 % in Paulinaschor en 11 % in Saeftinghe). Opvallend is dat in Paulinaschor in 41 % van de pogingen om een prooi te vangen die prooi gemist werden, terwijl dat in Saeftinghe slechts 11 % bedroeg.

Tabel 29. Kwantitatieve samenstelling van 18 braakballen en uitgebraakt voedsel (*) in Saeftinghe.
(+ = overgrote deel van braakbal; * = sporadisch voorkomend in braakbal)

Braakbal	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Prooi-soorten:																		
<i>Nereis</i> sp. (# kaken)								386					40	80				360
<i>Corophium</i> sp.									15							766		
Mysidacea		13												4			460	
Crustaceafragmenten													*					
Amphipoda		9																
Gastropoda (<i>Hydrobia</i> of <i>Assimineae</i>)								4					100	4				
Isopoda: <i>Eurydice affinis</i>		1																
Visresten									*	+								
Diptera					1													
Diptera-larven																32		
Carabidae: <i>Pterostichus melanarius</i>	+						1					1						
<i>Pterostichus cupreus</i>						2												
<i>Harpalus rufipes</i>												2						
<i>Stomis puniceus</i>												2						
<i>Bembidion properans/lampros</i>												1						
<i>Carabus granulatus</i>						1												
Keverresten								*					+	+				
Rodentia: <i>Microtus agrostis</i>			1	2							1							
Lagomorpha: <i>Oryctolagus cuniculus</i>											1							
Muizerresten			+	+	*	*	+				+							
Vogelresten							*											
Zaden		11						1										
Graszaden				5	4													
Plantenresten		*			*											+		
Plastic		*																
Papier en touw		*																
Zilverpapier		*																
Wierresten				*														
Eischalen					*													



Figuur 8. Prooi keuze van op het slik foeragerende kokmeeuwen in Paulinaschor (A) en Saeftinghe (B).

Tabel 30. Aantal gemaakte protocollen, de gemiddelde duur van elk protokol ($\pm$ SE), en het totaal aantal geobserveerde prooien van op het slik foeragerende kokmeeuwen in Paulinaschor en Saeftinghe.

	Paulinaschor	Saeftinghe
Aantal protocollen	225	179
Gemiddelde duur (sec)	244.8 ± 6.9	224.2 ± 8.5
Aantal waargenomen prooien		
<i>Nereis</i> sp.	1978	10515
<i>Cerastoderme edule</i>	41	0
Mysidacea	54	550
<i>Corophium</i> sp.	9	17
<i>Heteromastus</i> sp.	0	76
Klein en onbekend	846	1333

Proolkeuze van in leeglopende geulen foeragerende kokmeeuwen. Voor de kokmeeuwen die in leeglopende geulen of al duikend en zwemmend foerageerden kan met zekerheid gesteld worden dat op Mysidacea (aasgarnalen) werd gevoerageerd. Dit kon afgeleid worden uit directe observaties en uit de gevonden Mysidacea in uitgebraakt voedsel, in braakballen, en in de krop van kuikens. Deze Mysidacea, vermoedelijk *Neomysis integer* (een euryhaline (-brak) soort) of *Praunus flexuosus* (een euryhaline (-marien) soort), kwamen massaal voor. Vermoedelijk kwamen ook nog andere soorten crustaceeën, waaronder de garnaal *Crangon crangon*, en een aantal vissoorten voor in de geulen maar deze werden niet teruggevonden in het voedsel.

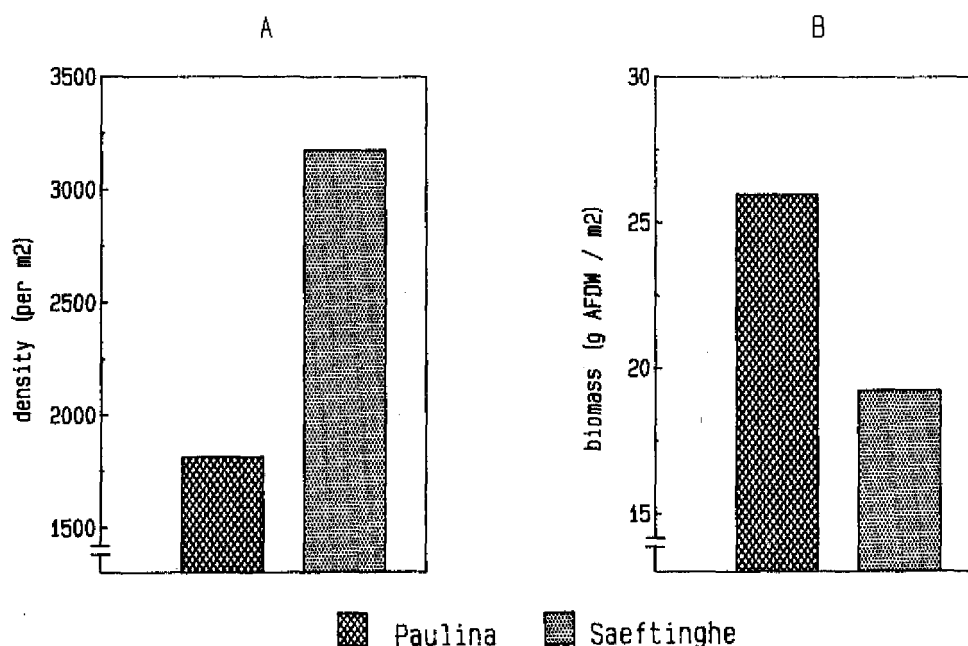
In totaal werden 44 protocollen gemaakt met een gemiddelde duur (sec) van 174.25 ± 13.84 .

Voedselaanbod

Wadbodem. Alleen van *Nereis* sp., de voornaamste prooi-soort op het slik in Paulinaschor en Saeftinghe, wordt het voedselaanbod in detail bekeken. Er werd geen onderscheid gemaakt tussen verschillende soorten *Nereis* (oa. *N. diversicolor* en *N. succinea*), die overigens zowel morfologisch als de ecologisch sterk gelijkend zijn. Voor de overige soorten wordt een ruw beeld geschetst van het aanbod a.h.v.

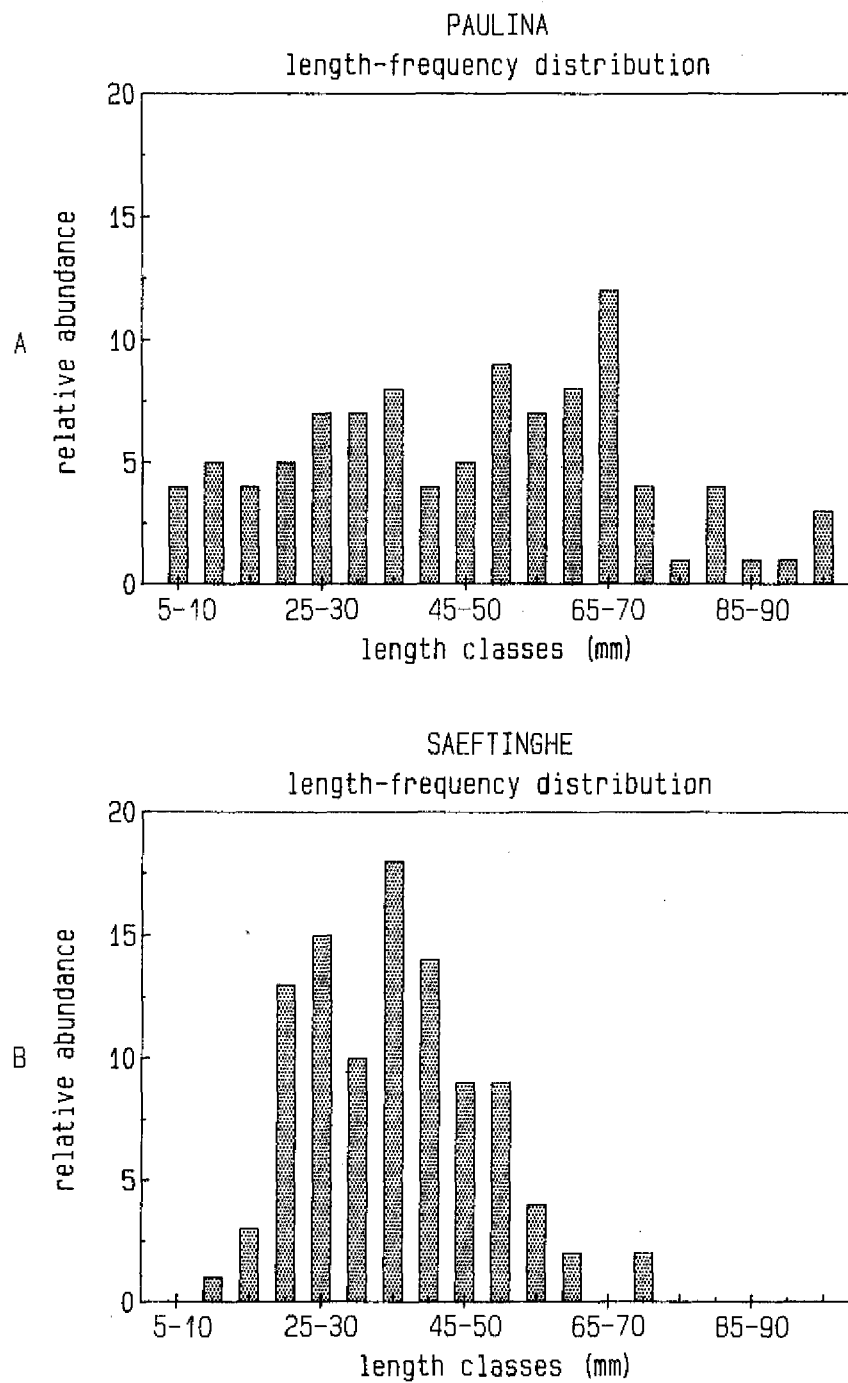
gegevens van een najaarsstaalname in 1987 van een aantal slikken en platen van de Westerschelde (MEIRE en DEVELTER, 1988).

De densiteit per m^2 van *Nereis* sp. (Figuur 9a) is in Paulinaschor 1.75x lager (1814 individuen per m^2) dan in Saeftinghe (3177 individuen per m^2). De biomassa per m^2 van *Nereis* sp. (Figuur 9b) daarentegen is in Paulinaschor 1.35 x hoger dan in Saeftinghe.



Figuur 9. De densiteit (A) en de biomassa (B) van *Nereis* in Paulinaschor en Saeftinghe.

Het aantal gemeten prooidieren, en hun gemiddelde, minimale, en maximale lengte wordt gegeven in Tabel 31. De gemiddelde lengte is significant groter in Paulinaschor dan in Saeftinghe ($t = 3.82$, $p < 0.001$, $df = 88.92$; t-test). De lengtefrekwentiedistributies van *Nereis* sp. in Paulinaschor en Saeftinghe vertonen een duidelijk verschillend patroon (Figuur 10). In Paulinaschor is de range zeer groot met een relatief groot aandeel (50 %) grotere individuen (> 45 mm) terwijl in Saeftinghe de meeste individuen (79 %) voorkomen tussen de lengteklassen 15-20 en 40-45 mm. Het voorkomen van grotere individuen in Paulinaschor verklaart de eerder beschreven grotere biomassa per m^2 in Paulinaschor.



Figuur 10. Lengtefrekwentiedistributie van *Nereis* in Paulinaschor (A) en Saeftinghe (B) per lengteklasse van 5 mm.

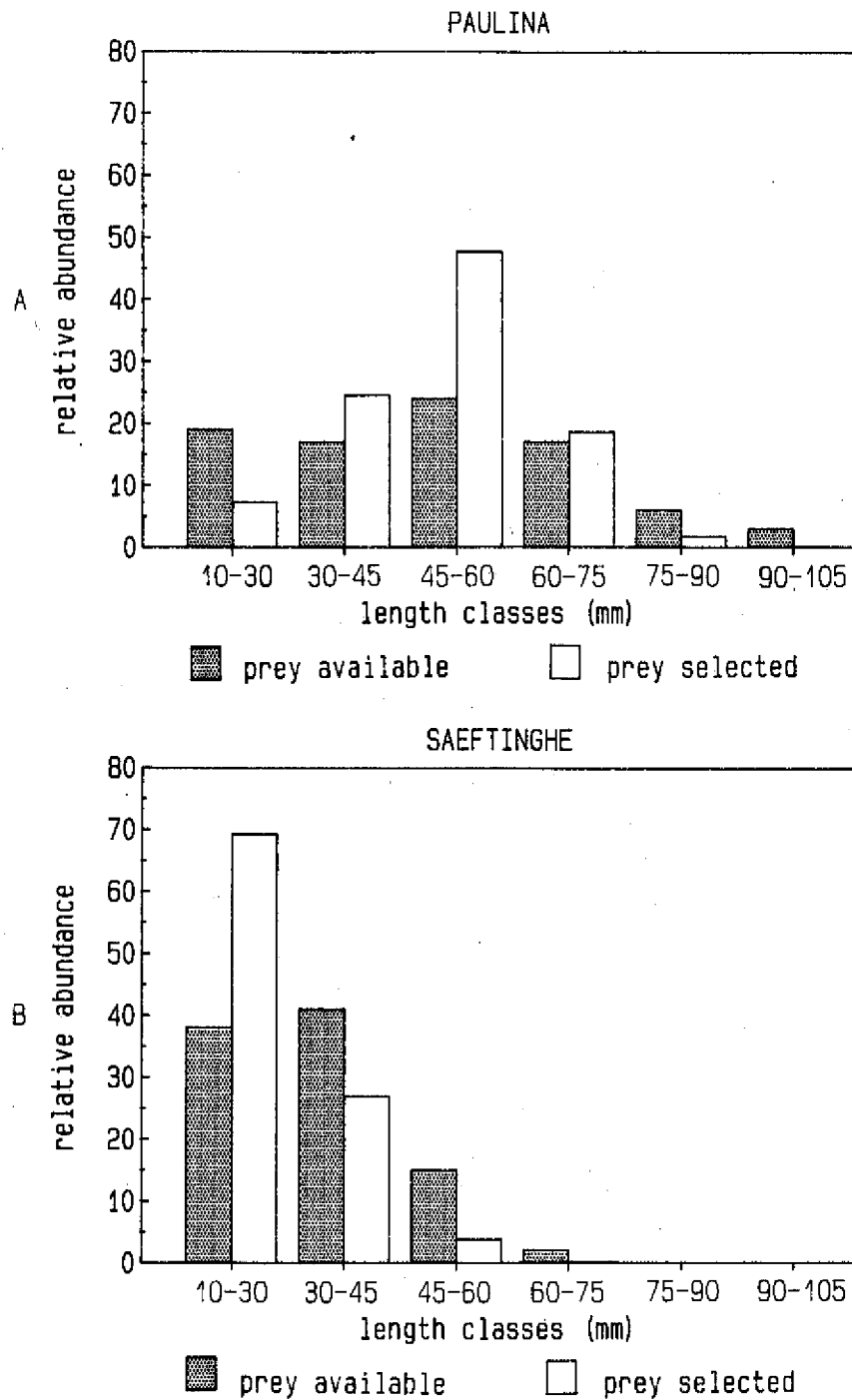
Tabel 31. Aantal gemeten *Nereis*, en hun gemiddelde, minimale, en maximale lengte in Paulinaschor en Saeftinghe.

	Paulinaschor	Saeftinghe
Aantal gemeten individuen	n= 63	n= 96
Gemiddelde lengte (mm) $\pm$ SE	44.95 $\pm$ 2.76	33.35 $\pm$ 1.28
Minimale lengte (mm)	4.0	7.5
Maximale lengte (mm)	93.0	67.9

Het voorkomen van de overige prooi-soorten is gebonden aan een bepaald studiegebied. De kokkel (*Cerastoderma edule*), een typische mariene soort, komt enkel in Paulinaschor voor en dit in hoge densiteiten; het gaat hier meestal om kleine (eerstejaars) kokkels (MEIRE en DEVELTER, 1988). Enkel in Paulinaschor werd de kokkel inderdaad ook als prooi-soort onderscheiden. *Corophium sp.*, een typische brakwater soort, komt enkel veelvuldig voor in Saeftinghe, terwijl het in Paulinaschor een eerder sporadisch voorkomende soort is (MEIRE en DEVELTER, 1988). *Heteromastus sp.* komt in Saeftinghe, maar vooral in Paulinaschor voor (tot >14000 per m²) (MEIRE en DEVELTER, 1988). Mysidacea behoren niet tot de eigenlijke benthosfauna maar bij afgaande tij blijven ze dikwijls achter op het drooggevalen slik.

De lengtefrekwentiedistributie van *Nereis*, aanwezig in het sediment, en van de opgenomen *Nereis*prooien, is zowel in Paulinaschor (Chi-square= 22.61, p<0.001) als in Saeftinghe (Chi-square= 18.19, p<0.001) significant verschillend (Figuur 11). In Paulinaschor (Figuur 11a) is er een voorkeur voor middelgrote individuen, terwijl in Saeftinghe (Figuur 11b) de kokmeeuwen eerder een voorkeur hebben voor kleinere individuen.

Geulen. Over het aanbod (en densiteit) in de waterkolom van Mysidacea en eventueel andere crustaceeën (garnaal) kan echter weinig gezegd worden. De Mysidacea kwamen wel massaal voor, getuige hiervan zijn de grote "scholen" die werden waargenomen (zie discussie).



Figuur 11. Aantal *Nereis* opgenomen per lengteklasse in vergelijking tot de beschikbare *Nereis* in de bodem in Paulinaschor (A) en Saeftinghe (B).

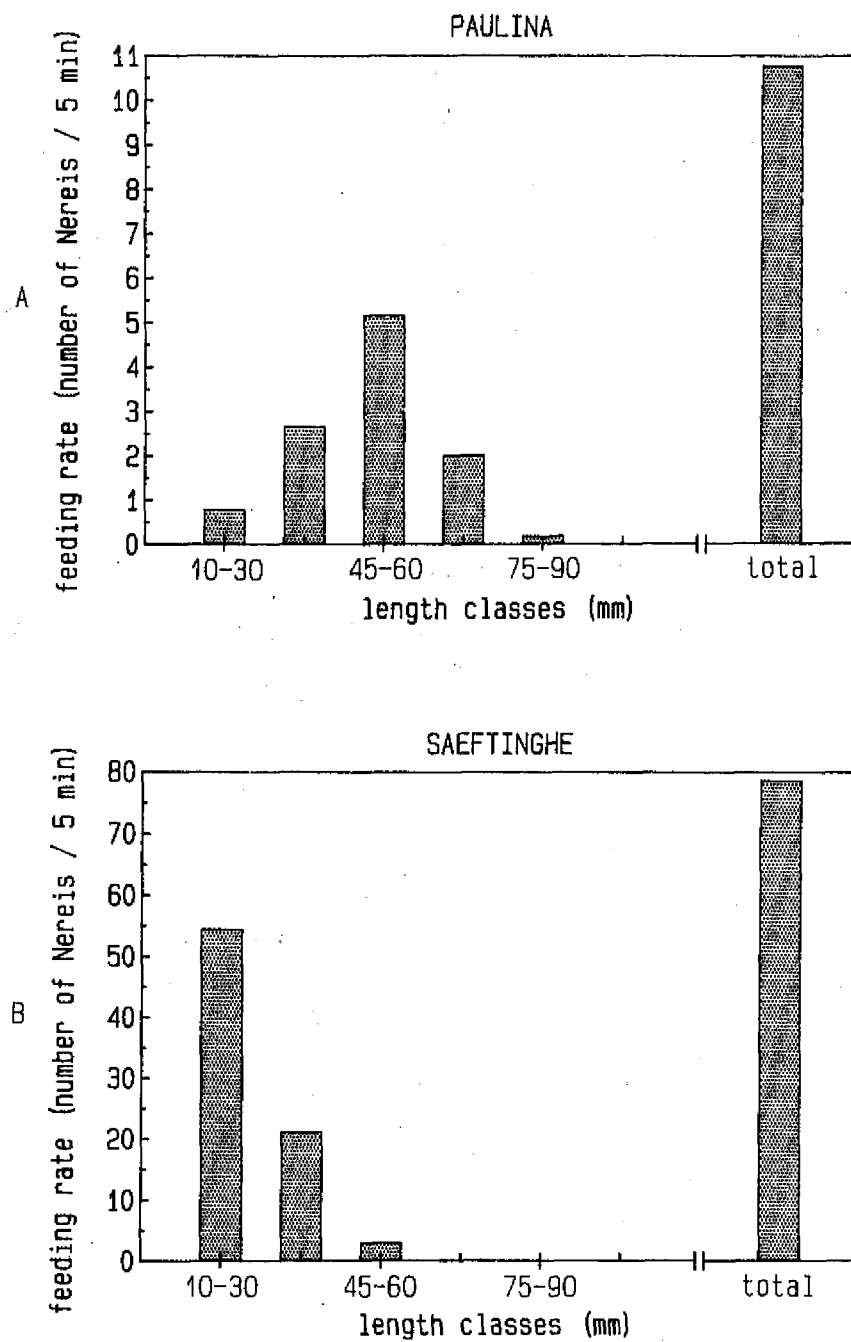
Feeding en intake rate

Nereis. Zowel de totale feeding rate (# *Nereis* opgenomen per 5 min), als de totale intake rate (g AFDW opgenomen per 5 min) is significant hoger in Saeftinghe dan in Paulinaschor (Tabel 32). Figuren 12 en 13 geven resp. voor Paulinaschor (a) en Saeftinghe (b) de feeding rate en intake rate per lengteklasse. In Paulinaschor is zowel voor de feeding rate als voor de intake rate, de lengteklasse 45-60 mm het belangrijkste (50 %). Voor de totale intake rate is echter ook de lengteklasse 60-75 mm van belang (32 %). In Saeftinghe daarentegen is de zeer hoge feeding rate het gevolg van het feit dat vooral individuen van de lengteklasse 10-30 mm (70 %) opgenomen worden, en in mindere mate individuen van de lengteklasse 30-45 mm (27 %). De bijdrage tot de totale intake rate is echter voor beide klassen gelijkaardig (resp. 40 % en 46 %).

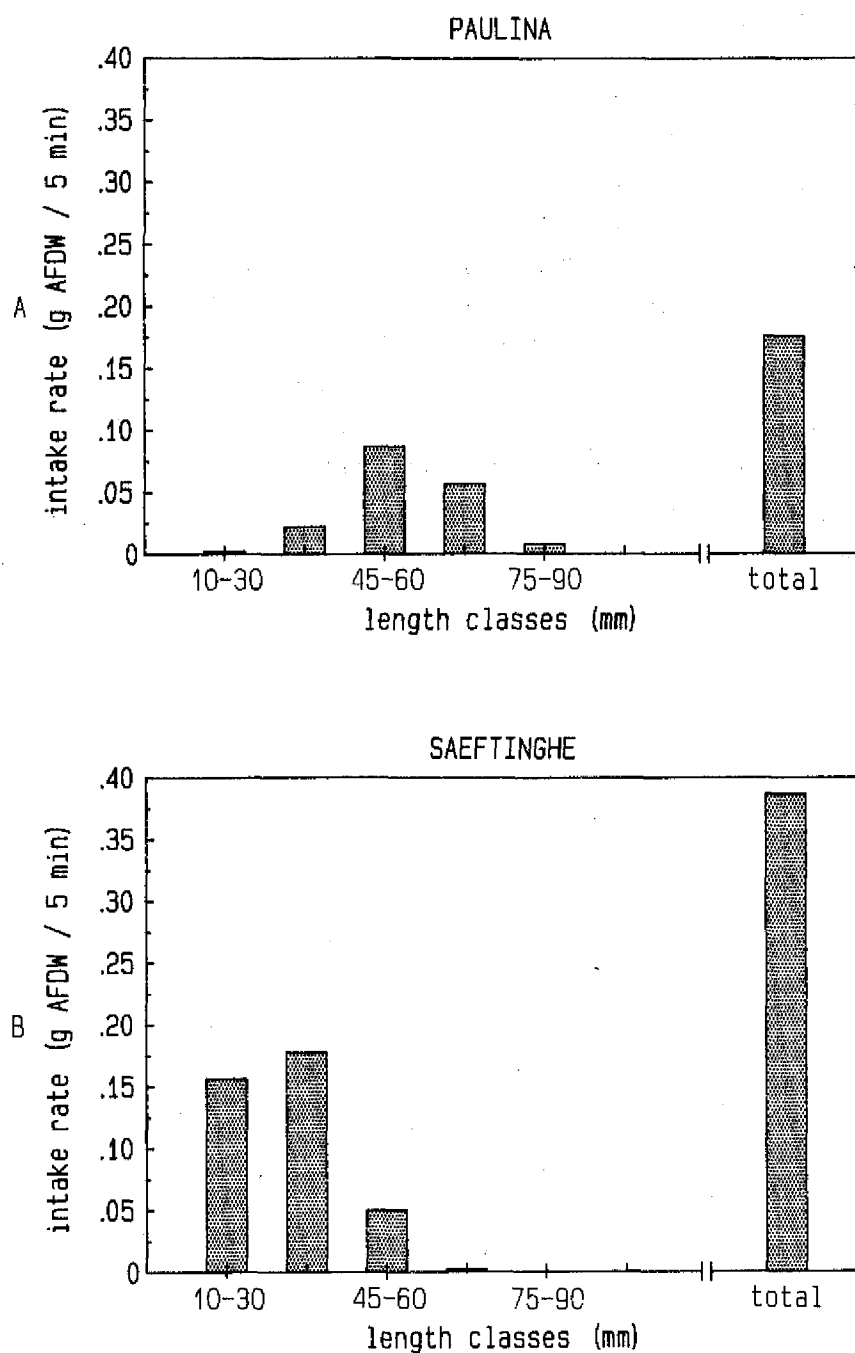
Tabel 32. Gemiddelde feeding en intake rate ($\pm$ SE) van op *Nereis* foeragerende kokmeeuwen in Paulinaschor en Saeftinghe.

(* Student's T-test met T-waarde (+ aantal vrijheidsgraden) en p-waarde (S= significant; NS= niet significant)).

	Paulinaschor	Saeftinghe
Gemiddelde feeding rate (# <i>Nereis</i> / 5 min)	10.51 $\pm$ 0.40	79.48 $\pm$ 3.59
	*T-test: t-waarde= -19.11, DF= 183, p.001 S	
Gemiddelde intake rate (g AFDW / 5 min)	0.171 $\pm$ 0.007	0.377 $\pm$ 0.013
	*T-test: t-waarde= -13.93, DF= 285, p.001 S	

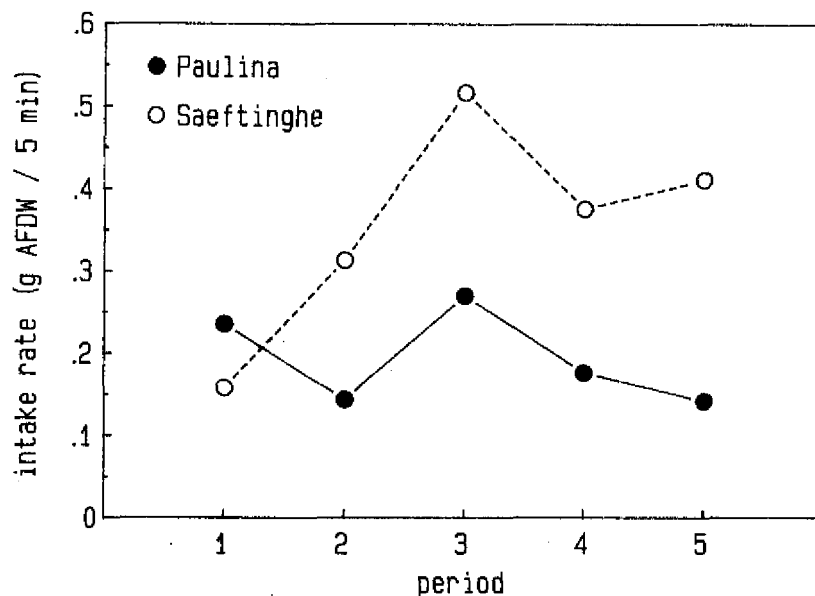


Figuur 12. Feeding rate per lengteklasse van op Nereis foeragerende kokmeeuwen in Paulinaschor (A) en Saeftinghe (B).

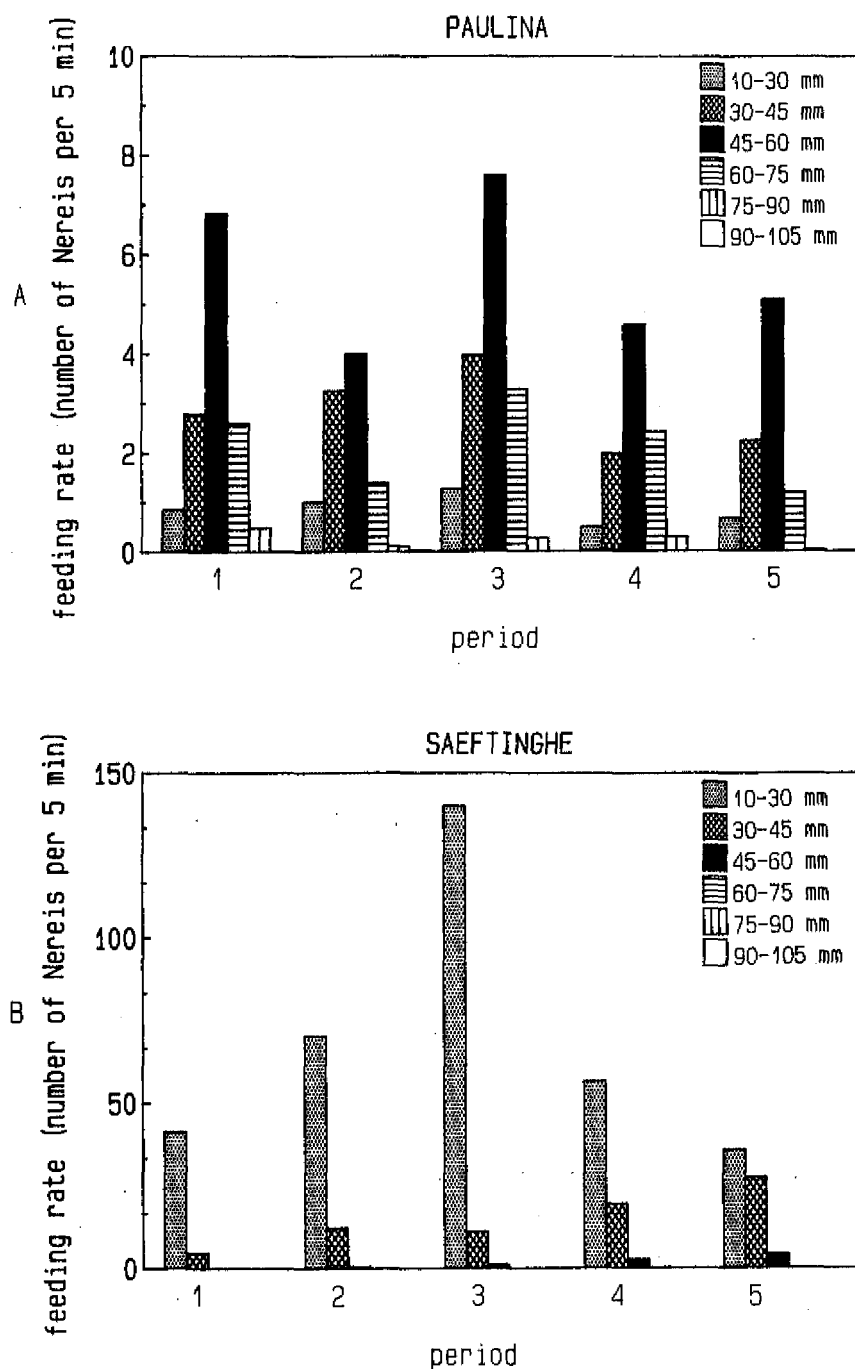


Figuur 13. Intake rate per lengteklasse van op Nereis foeragerende kokmeeuwen in Paulinaschor (A) en Saeftinghe (B).

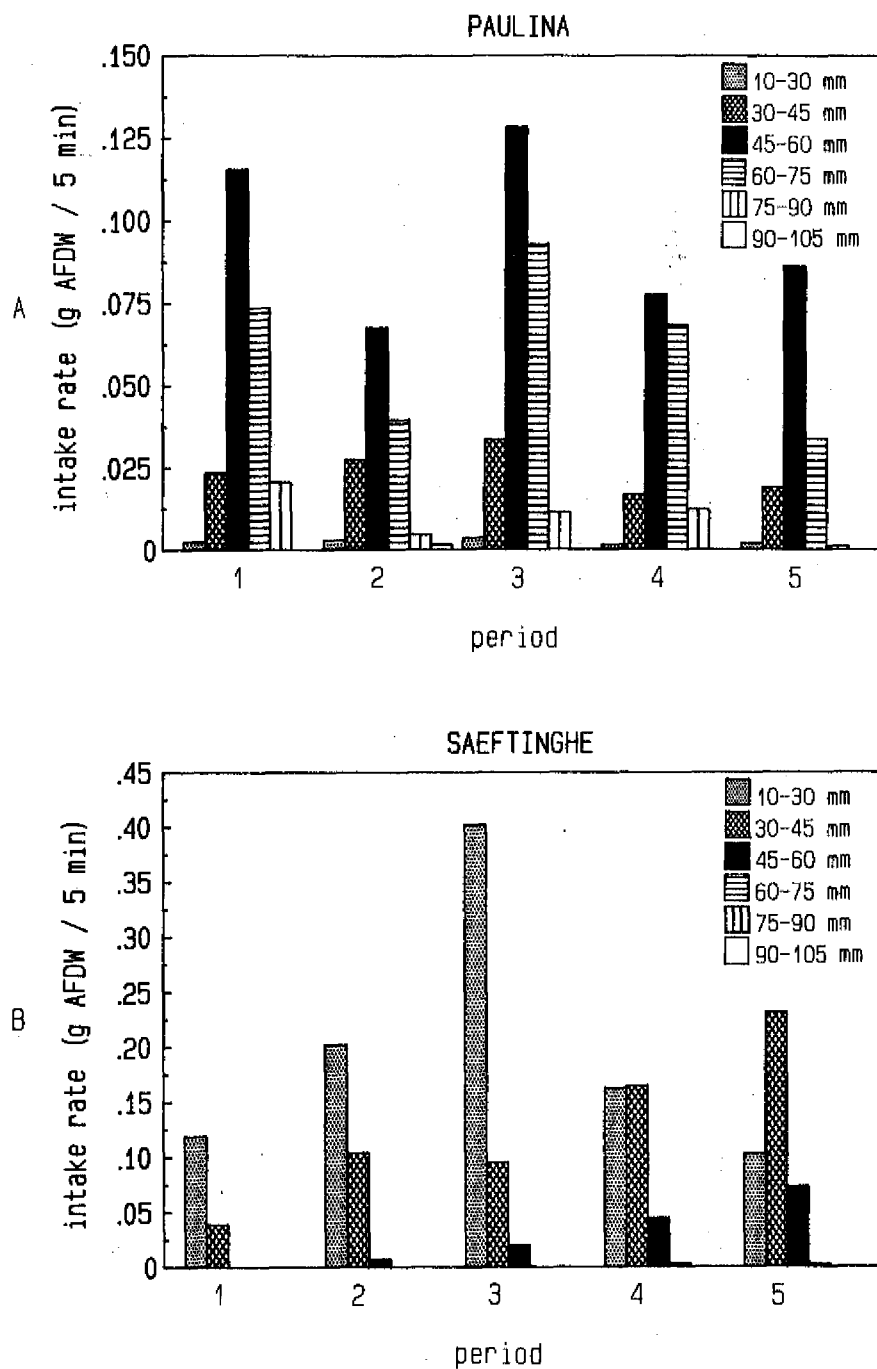
De opsplitsing per datumperiode van de feeding rate en intake rate geeft voor beide kolonies een verschillend patroon (Fig. 14, 15, en 16). In Paulinaschor (A) is er geen duidelijke trend waar te nemen, noch in het aandeel van de verschillende lengteklassen per periode, noch in de totale feeding en intake rate per periode. In Saeftinghe daarentegen is er een duidelijke verschuiving waar te nemen in de lengteklassen die per periode genomen worden. Naarmate het seizoen vordert komen de lengteklassen 30-45 mm, en later ook 45-60 mm, meer en meer in het dieet voor, hoewel de lengteklasse 10-30 mm de belangrijkste opgenomen lengteklasse blijft. De intake rate wordt in de eerste drie perioden hoofdzakelijk bepaald door de lengteklasse 10-30 mm, in periode 4 door de lengteklassen 10-30 en 30-45 mm, en in periode 5 door de lengteklasse 30-45 mm. De totale intake rate per periode kent een stijgend verloop tot een maximum in periode 3, waarna het in periode 4 en 5 lichtjes afneemt. De hoge intake rate in periode 3 wordt niet veroorzaakt door een groter aandeel van grotere individuen, maar door een groter aantal opgenomen prooien per tijdseenheid. In periode 4 en 5 wordt de hoge totale intake rate echter wel bepaald door het opnemen van grotere individuen.



Figuur 14. Totale intake rate per datumperiode van op Nereis foeragerende kokmeeuwen.



Figuur 15. Feeding rate per datumperiode en per lengteklasse van op *Nereis* foeragerende kokmeeuwen in Paulinaschor (A) en Saeftinghe (B).



Figuur 16. Intake rate per datumperiode en per lengteklasse van op *Nereis* foeragerende kokmeeuwen in Paulinaschor (A) en Saeftinghe (B).

Mysidacea. De feeding en intake rate (+ aantal gemaakte protokollen en gemiddelde duur van een protokol) voor op Mysidacea foeragerende kokmeeuwen (Saeftinghe) is weergegeven in tabel 33. In 17 % van de pogingen om een prooi te vangen werd de prooi gemist. Voor het bepalen van de intake rate werd uitgegaan van een gemiddeld gewicht (g AFDW) van 0.002 - 0.004.

Tabel 33. Gemiddelde feeding ($\pm$ SE) en intake rate (range) van op Mysidacea foeragerende kokmeeuwen.

Gemiddelde feeding rate (# Mysidacea / 5 min)	189.46 $\pm$ 17.84
Gemiddelde intake rate (g AFDW / 5 min)	0.379 - 0.758

Energiebehoefte en intake rate bij de kokmeeuw

Het standaard metabolisme van een adulte kokmeeuw, met een gemiddeld gewicht W van 0.250 kg (WOLFF et al., 1975; CRAMP en SIMMONS, 1983; BAUER en GLUTZ VON BLOTZHEIM, 1969) bedraagt 28.739 kcal/dag of 5.748 g AFDW/dag.

Dit geeft een individuele energiebehoefte van

29 g AFDW / dag

Als verondersteld wordt dat een individuele kokmeeuw uitsluitend ofwel op *Nereis*, ofwel op Mysidacea zou foerageren, kan via de intake rate berekend worden hoe lang moet gevoerd worden wil de kokmeeuw zijn dagelijkse energiebehoefte van 29 g AFDW/dag behalen (Tabel 34). Deze foerageertijd kan dan gerelateerd worden aan de beschikbare dagelijkse foerageertijd. De totale beschikbare dagelijkse foerageertijd wordt berekend als het totaal aantal uren daglicht, zijnde $\pm$ 16 uur. Kokmeeuwen foerageerden ongeveer van 2 uur na hoge tij tot 2 uur voor hoge tij, m.a.w. de beschikbare foerageertijd op het slik, per getijcyclus, is 8 uur, en de dagelijkse beschikbare foerageertijd op het slik (enkel daglicht) $\pm$ 10-11 uur. Bij nachtelijke waarnemingen kon niet vastgesteld worden dat kokmeeuwen 's nachts foerageerden. De gemiddelde intake rate van op *Nereis* foeragerende kokmeeuwen is onvoldoende in Paulinaschor om te voorzien in de dagelijkse energiebehoefte, omdat de tijd dat het slik vrijligt om te foerageren te kort is. In Saeftinghe is een op *Nereis* foeragerende kokmeeuw wel in staat om te voorzien in zijn dagelijkse energiebehoefte door alleen *Nereis* te eten. Hetzelfde geldt voor een op Mysidacea foeragerende kokmeeuw in Saeftinghe.

Tabel 34. Relatie tussen intake rate, energiebehoefte en dagelijkse foerageertijd.

	Paulinaschor <i>Nereis</i>	Saeftinghe <i>Nereis</i>	Mysidacea
Intake rate/5min	0.17 g	0.38 g	0.38-0.76 g
Intake rate/uur	2.04 g	4.56 g	4.56-9.12 g
Foerageertijd nodig om vereiste 29 gram AFDW/dag te halen	14 uur	6 uur	6-3 uur
Totale beschikbare dagelijkse foerageertijd (mei-juni)	16 uur	16 uur	16 uur
Beschikbare dagelijkse foerageertijd op slik (mei-juni)	10-11 uur	10-11 uur	-

HOOFDSTUK 4

Diskussie

KOLONIEPARAMETERS

Grootte en evolutie

In het gehele Deltagebied is de evolutie van het totaal aantal broedparen vrij stabiel (Tabel 35). Met uitzondering van een lichte daling in 1984 en 1985 (van 44000-47000 broedparen naar $\pm$ 36000 broedparen), zijn de aantallen sinds 1986 terug aan het stijgen. Verschillende kolonies zijn met de tijd volledig verdwenen, terwijl op andere plaatsen nieuwe kolonies bijkwamen.

Tabel 35. Totaal aantal broedparen van de kokmeeuw in het gehele Deltagebied tussen 1979-1987. (Ontleend aan MEININGER, 1983, 1984, 1985, 1986a, 1987, 1988 en 1989).

1979	48000
1980	44000
1981	47000
1982	48000
1983	44000
1984	36000
1985	36500
1986	38300
1987	40000
1988	41700

De grootte van de bestudeerde kolonies bedroeg respectievelijk 3771 broedparen in het Zwin, 1240 in Paulinaschor, en 1140 in het Verdrongen land van Saeftinghe. In elk van de kolonies kende de evolutie van het aantal broedparen gedurende het laatste decennium een verschillend verloop. Terwijl de populatie in het Zwin en Paulinaschor na een aanvankelijke toename vrij stabiel bleef, kende de populatie in het Verdrongen Land van Saeftinghe een drastische reductie, van 23000 broedparen in 1979, naar slechts een 600-tal broedparen in 1987 (Tabel 36).

Verschillende factoren hebben mogelijk bijgedragen tot deze daling. Vooraf moet wel benadrukt worden dat de methoden om de populatiegrootte te schatten van jaar tot jaar verschillen, en dat verschillende waarnemers dan ook twijfels hebben over de juistheid van het geschatte aantal broedparen. Desondanks kan niet ontkend worden dat de populatie een drastische inzinking heeft gekend.

*Tabel 36. Evolutie van het totaal aantal broedparen in de bestudeerde kolonies voor de laatste tien jaren.
(Gegevens ontleend aan MEININGER, 1983, 1984, 1985, 1986a, 1987, en 1988, behalve * ontleend aan BUISE, 1984, en * eigen resultaten).*

	Zwin	Paulinaschor	Saeftinghe
1979	-	-	23000*
1980	-	-	22000*
1981	1450	-	21500*
1982	-	450-550	20000*
1983	800	100	14000
1984	1000	200-300	7500
1985	3126	1342	3500
1986	4046	1454	3000
1987	3115	1515	600
1988	3771*	1240*	1140*

De sluiting van het 11 km verder gelegen vuilnisstort Stellestraat bij Hulst in december 1981 valt samen met het begin van de daling (BUISE en TOMBEUR, 1988). Op dit stort werden steeds foeragerende kokmeeuwen waargenomen. De grootte van een kokmeeuwenkolonie zou immers gereguleerd kunnen worden door de beschikbaarheid van voedsel in een bepaalde radius rond de kolonie (GORKE en BRANDL, 1986, 1988). Waarschijnlijk echter is het wegvallen van dit stort niet alleen verantwoordelijk voor de achteruitgang. De vuilnisbelten in de buurt van Antwerpen ($\pm$ 25 km van Saeftinghe) liggen min of meer binnen de range waarin kokmeeuwen foerageervluchten maken (12-30 km, CRAMP en SIMMONS, 1983; 30-40 km, ISENMANN, 1976), en hebben dus mogelijk een alternatief foerageergebied geboden. Gedetailleerde gegevens hierover zijn echter niet beschikbaar. Tevens blijkt uit deze studie dat de kokmeeuwen in Saeftinghe tijdens het broedseizoen bijna uitsluitend foerageren in de Westerschelde zelf.

Verruiging van de vegetatie is mogelijk mee verantwoordelijk voor de achteruitgang. Met de aanleg van de Gasdam werd aanvankelijk een geschikt biotoop, namelijk moerassen, voor het nestelen geschapen. Begrazing door runderen en schapen (vooral in het oostelijk deel) resulteerde echter in een verruiging van de vegetatie naar soorten als schorrezoutgras, zilte rus en rood zwenkgras. Deze soorten zijn minder geschikt voor de bouw van nesten.

De achteruitgang van de kokmeeuwenkolonie in Saeftinghe ging gepaard met een toename van het aantal zilvermeeuwen. Tussen beide soorten bestond mogelijk een interspecifieke competitie, waardoor de kokmeeuw in die broedgebieden, die voor beide soorten interessant waren, moest wijken. Het verhuizen van de kokmeeuw naar de moerassen langs de Gasdam liep inderdaad ongeveer parallel met de uitwaaiëring van de zilvermeeuw over het schor (BUISE, 1984). Na het verdwijnen van de kokmeeuw aan de Gasdam werd dit gebied echter niet ingepalmd door de zilvermeeuwen. De aanwezigheid van zilvermeeuwen kan tevens geresulteerd hebben in een verhoogde predatie op adulte kokmeeuwen, eieren en jongen.

Toenemende recreatie rond het gebied lijkt minder invloed gehad te hebben op de achteruitgang van de kolonie in Saeftinghe (BUISE en TOMBEUR, 1988). Door de enorme uitgestrektheid van het gebied en de relatief grote bufferzone rond de nesten, in tegenstelling tot bv. in het Zwin en Paulinaschor, gebeurt de recreatie immers op een relatief grote afstand van de kolonie.

Ter hoogte van het Verdrongen Land van Saeftinghe is de Westerschelde sterk gekontamineerd met zware metalen en organochloorverbindingen, terwijl de kokmeeuwen tegenwoordig juist zeer veel in de Westerschelde foerageren (zie verder). Deze contaminatie kan tot een sterke reductie van het reproductief succes van de broedvogels in dat gebied geleid hebben. Gegevens uit het gebied i.v.m. mogelijke effecten van pollutie op de kokmeeuwenpopulatie zijn echter niet bestaande.

Nestdistributie en vegetatie

In broedkolonies van de kokmeeuw liggen de nesten gegroepeerd in een relatief klein gedeelte van het totale gebied waarvan de kokmeeuw gebruikt maakt tijdens het broedseizoen. De ruimtelijke clustering is echter niet maximaal; de nesten zijn niet zij aan zij gelegen, maar zijn tot op zekere hoogte uit mekaar gelegen. Daarenboven zijn de nesten niet random verspreid in een kolonie. In bepaalde delen van de kolonie komen zeer veel nesten voor op een kleine oppervlakte, terwijl in andere delen de nesten meer verspreid zijn.

Eén van de belangrijkste problemen waarmee de kokmeeuwen in de bestudeerde kolonies frekwent gekonfronteerd worden is het risico op overstroming van de nesten bij springtij (R. BEIJERSBERGEN, pers. med.; J. NEVE, pers. med.). Het is dan ook belangrijk voor een kokmeeuw om zo hoog mogelijk in het schorregebied te

broeden. De verdere bespreking moet dan ook in functie van dit risico op overstroming van de nesten gezien worden.

Aangezien deze studie gebaseerd is op gegevens van slechts één broedseizoen, is het onmogelijk om het effect van variërende koloniegrootte, en de hiermee mogelijk gepaard gaande interferentie, op de verspreiding van de nesten na te gaan. De nestdistributie zal vermoedelijk anders zijn in grotere of kleinere kolonies.

In de drie kolonies is de verspreiding van de nesten verschillend. In het Zwin is de verspreiding slechts ten dele bepaald door het voorkomen van krekten; ook de vegetatie heeft een belangrijke invloed. Rond krekten, vooral op kreekruggen, komen de meeste nesten voor. Deze kreekruggen vormen meestal juist de hoogste delen van het schor, zodat het voordelig is voor een kokmeeuw om op deze kreekruggen te nestelen. In het Zwin echter zijn niet alle kreekruggen uitgesproken hoger gelegen. Daarenboven liggen bepaalde delen van het schor, waar geen krekten doorlopen, ook relatief hoger dan andere delen. In het Zwin nestelen de kokmeeuwen zich dan ook vaak verder weg van een kreek. De vegetatie, die eigenlijk de hoogte weerspiegelt, bepaalt hoever de nesten zich kunnen uitbreiden. Zo wordt in Engels slijkgras haast niet gebroed, omdat deze vegetatie in de meer lagere delen van het schor voorkomt en dus ook gemakkelijker kan overstromen. De weinige nesten die toch in Engels slijkgras voorkomen, zijn dan ook steeds aan de rand van de kolonie gesitueerd. Het veelvuldig voorkomen van nesten in kweek is te wijten aan het frequent voorkomen van deze soort op de hoge kreekranden, terwijl nesten in melde zowel voorkomen op de lage kreekranden, als meer verwijderd van de krekten.

In Paulinaschor wordt de verspreiding van de nesten duidelijk bepaald door het voorkomen van krekten. In tegenstelling tot de situatie in het Zwin, zijn de kreekruggen hier uitgesproken hoger dan andere delen van het schor. De meeste nesten zijn gesitueerd rond de kreekranden, terwijl verder van de kreekranden de nesten meer verspreid voorkomen. Dit verklaart enerzijds het voorkomen van nesten in hoge densiteitsklassen, en anderzijds het hoge percentage nesten in de lage densiteitsklassen. Het voorkomen in Paulinaschor van nesten op zeeaisem, kweek en zulte is gekorreleerd met het frequent voorkomen van deze soorten aan de kreekranden.

In Saeftinghe wordt de verspreiding van de nesten bepaald door het voorkomen van veek. Veek komt meestal voor op de hoogste delen van het schor. Daarenboven biedt het de kokmeeuw een goede nestplaats, aangezien enerzijds nestmateriaal reeds aanwezig is, en anderzijds omdat veek de eigenschap heeft te gaan drijven bij hoge en springtij. Hierdoor worden de meeste nesten gespaard van overstromen. Met het doorgroeien van vegetatie door de veek vermindert deze drijfeigenschap geleidelijk.

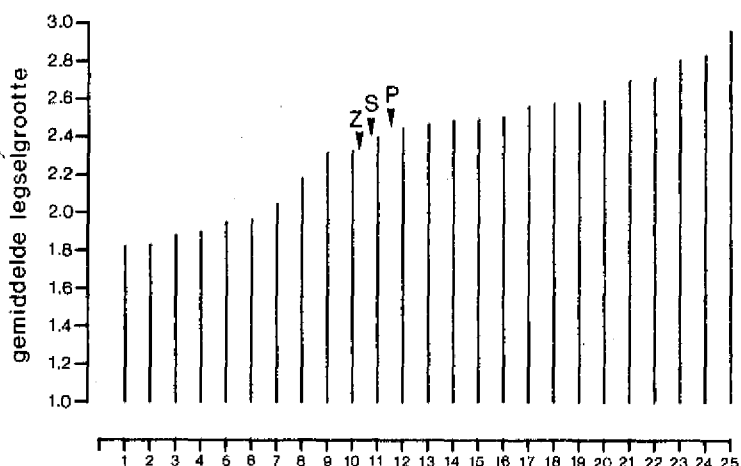
In het Zwin en in Paulinaschor is de vegetatie over het algemeen laag. In Saeftinghe, waar de vegetatie veel hoger is (zulte, zeebies), zijn de nesten gesitueerd op de meer open plekken met een lagere vegetatie (veek). Een meer open

broedplaats zou voordeliger zijn voor sociale vogels, omdat ze elkaar beter kunnen zien tijdens het broeden (PALMER, 1941). Er blijkt inderdaad een verband te bestaan tussen de minimale inter-nestafstand en de zichtbaarheid voor de vogel rond zijn nest; kokmeeuwen broeden in een hogere vegetatie dichter bij elkaar (BURGER, 1974). Mogelijk bevordert het broeden op open plekken ook de afschrikking van eventuele terrestrische predatoren. De nadelen van een open broedplaats zijn de goede zichtbaarheid van de nesten vanuit de lucht, en voor het veek het gebrek aan voldoende dekking voor de jongen. Hier kan de opschietende vegetatie, indien aanwezig, echter dienst doen als dekking.

BROEDBIOLOGIE

Legselgrootte

De gemiddelde legselgrootte is ongeveer dezelfde in de drie kolonies en komt overeen met die in de literatuur (Fig. 17).



Figuur 17. Gemiddelde legselgrootte van de kokmeeuw uit verschillende studies met situering van de gevonden legselgroottes in deze studie (Z= Zwin; P= Paulinaschor; S= Saeftinghe). Gegevens afkomstig uit Paulusssen, 1981.

Mogelijke verschillen in legselgrootte tussen studies kunnen te wijten zijn aan verschillen in geografische ligging, weersomstandigheden, ouderdom en interne konditie van de vogel, voedselaanbod, enz., zodat echte vergelijkingen moeilijk te maken zijn. Daarenboven blijkt uit meerdere studies dat de legselgrootte daalt naargelang het seizoen vordert (GREENHALGH, 1975; VIKSNE en JANAUS, 1980; PAULUSSEN, 1981). Ook in oudere kolonies blijkt de legselgrootte significant kleiner te zijn dan in recentere vestigingen (PAULUSSEN, 1981).

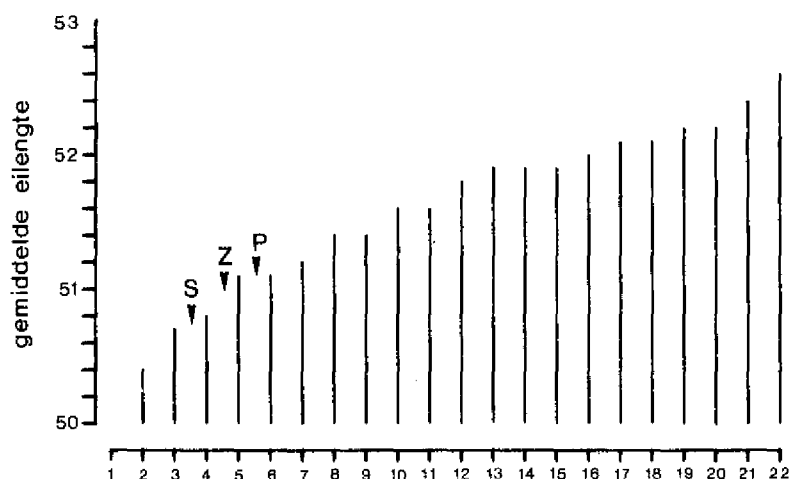
Binnen elk van de bestudeerde kolonies zijn er geen duidelijke verschillen in de legselgrootte in verschillende deelgebieden. Dit is in tegenstelling tot PAULUSSEN (1981), die een significant grotere legselgrootte vindt in nesten gelegen in het centrum van een kolonie tegenover nesten uit de randgebieden.

Eiafmetingen

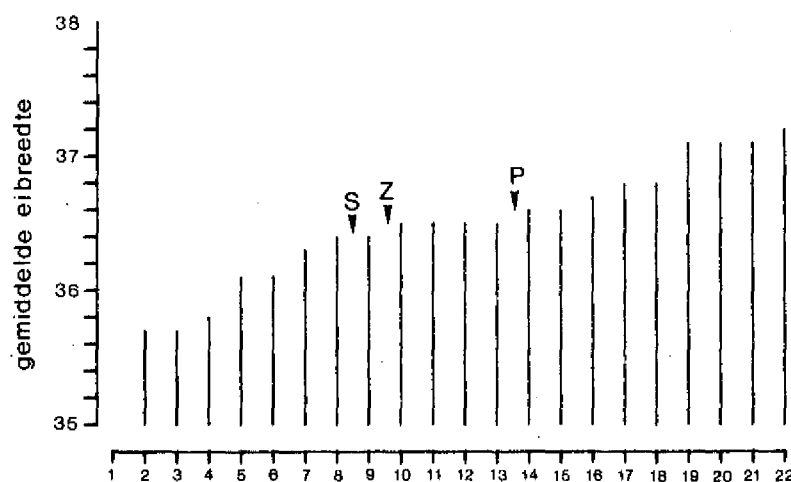
Zowel eilengte als eibreedte verschillen niet significant tussen de drie kolonies. Het eivolume is significant kleiner in Saefthinghe. De eilengte van elk van de drie kolonies is klein in vergelijking met andere studies (Fig. 18), en ook de gevonden waarden voor de eibreedte zijn relatief laag in vergelijking tot andere studies (Fig. 19). In deze studie werd geen onderscheid gemaakt tussen het eerst gelegde ei (A-ei), het tweede gelegde ei (B-ei), en het derde gelegde ei (C-ei). Verschillende studies tonen echter aan dat de C-eieren van kokmeeuwen significant korter en smaller zijn dan A- en B-eieren (YTREBERG, 1956; PAULUSSEN, 1981). Het korter en smaller zijn van C-eieren schijnt zelfs een algemeen verschijnsel te zijn bij meeuwen (VERMEER, 1969).

Eiafmetingen zijn belangrijk daar bij veel soorten de eiafmetingen, en met name het eivolume, positief gerelateerd zijn met het kuikengewicht bij het uitkomen (PARSONS, 1970; LLOYD, 1979; PAULUSSEN, 1981). Het kuikengewicht kan dan weer gerelateerd zijn aan de overlevingskansen van het jong (NISBET, 1978; LUNDBERG en VAISANEN, 1979; ANKNEY, 1980; SHAW, 1985).

Het eivolume op zich wordt in hoofdzaak bepaald door de konditie van het wijfje op het moment van de eileg (PARSONS, 1972; NISBET, 1973, 1978; MILLS, 1979; MURPHY, 1986).



Figuur 18. Gemiddelde eilengte van een kokmeeuwenei uit verschillende studies met situering van de gevonden eilengtes in deze studie (Z= Zwin; P= Paulinaschor; S= Saeftinghe). Gegevens afkomstig uit Paulussen, 1981.



Figuur 19. Gemiddelde eibreedte van een kokmeeuwenei uit verschillende studies met situering van de gevonden eibreedtes in deze studie (Z= Zwin; P= Paulinaschor; S= Saeftinghe). Gegevens afkomstig uit Paulussen, 1981.

Begin eileg

Literatuurgegevens van de datum van eerste eileg tonen aan dat kokmeeuwen, net als in de drie studiegebieden, voornamelijk leggen in de periode april-mei (Tabel 37). Verschillen kunnen te wijten zijn aan meteorologische omstandigheden, voedselaanbod, enz. Nieuw gevestigde kolonies beginnen over het algemeen ook later met eileggen.

Tabel 37. Datum van eerste eileg bij de kokmeeuw in verschillende gebieden van Europa.

Datum eileg	Lokaliteit	Referentie
16, 25, 28 april	Schotland	Goodbody, 1955
18 april	Noord-Engeland	Patterson, 1965
10, 28 april en 5 mei	Nederland	Spaans, 1967
15 april	Zeeland (Nederland)	Beijersbergen en Beijersbergen, 1976
3, 4, 7 april	Belgische Kempen	Paulussen, 1981
einde april	Golf van Riga (Rusland)	Viksne en Janaus, 1980

Uitkomstsukses

Algemeen. Het uitkomstsukses in de drie gebieden is in vergelijking met de literatuur eerder laag (Tabel 38). Het is echter moeilijk de literatuurgegevens te vergelijken met de resultaten daar het uitkomstsukses bepaald wordt door een groot aantal factoren zoals predatie, interferentie met andere soortgenoten, voedselbeschikbaarheid, klimatologische omstandigheden, verstoring, enz.

Het uitkomstsukses is gemiddeld hoger in het Zwin dan in de andere twee kolonies. Eén van de belangrijkste factoren die aan de basis liggen van dit verschil is de overstroming van een groot aantal nesten in Paulinaschor en Saeftinghe. In totaal spoelden er in Paulinaschor 52 gemerkte nesten weg en in Saeftinghe 39 (vooral in subkolonie A waar veel nesten niet op veek gelegen waren). In het Zwin spoelden volgens ons geen enkel nest weg. Er kan worden vastgesteld dat, als de overspoelde nesten worden weggelaten bij het bepalen van het uitkomstsukses, dit uitkomstsukses hoger is in Paulinaschor (58 %) en Saeftinghe (56 %) dan in het Zwin (48 %), maar de verschillen zijn hier niet significant.

Het al dan niet uitkomen van eieren wordt door verschillende factoren bepaald. Enerzijds zijn er de externe factoren zoals broedgerag van de oudervogels (tesamen met hun konditie), sterfte van de oudervogels, weersomstandigheden, springtij, predatie,... en anderzijds factoren die ei-gebonden zijn zoals ei-lafmetingen, eischaaldikte, legselgrootte, aanwezigheid van contaminanten,... Ei-gebonden factoren worden hoofdzakelijk beïnvloed door de konditie van de oudervogel.

Tabel 38. Uitkomstsuccesses bij de kokmeeuw in verschillende studies.

Jaar	Aantal nesten	Uitkomstsuccesses	Auteur
1951	29	66.2 %	Goodbody, 1955
1951	21	78.3 %	
1951	10	68.2 %	
1968	337	27.1 %	Greenhalgh, 1975
1969	708	34.2 %	
1970	466	76.6 %	
1971	743	39.9 %	
1972	673	63.7 %	
1973	598	33.7 %	
1974	297	89.9 %	Lundberg en Vaisanen, 1979
1975	288	81.7 %	
1974	261	86.0 %	Viksne en Jaanus, 1980
1975	377	82.6 %	
1976	328	84.2 %	
1977	415	70.7 %	
1978	296	79.7 %	
1978	85	44.4 %	Paulussen, 1981
1979	191	44.9 %	
1988	149	47.78 %	Eigen resultaten
1988	137	34.31 %	
1988	229	42.58 %	

Uitkomstsukses en legselgrootte. Een belangrijke invloed op het uitkomstsukses bij kokmeeuwen is de legselgrootte. Onze resultaten tonen aan dat kleinere legfels (een- en tweelegfels) een lager uitkomstsukses hebben dan de grotere drielegfels. Gelijkaardige resultaten bij kokmeeuwen worden gevonden door GREENHALGH (1975), en in de meeste gevallen ook door PAULUSSEN (1981). Een mogelijke verklaring hiervoor is een verschillend gedrag tussen broedende kokmeeuwen met een klein legsel tegenover broedende kokmeeuwen met grotere legfels (GREENHALGH, 1975). Kokmeeuwen met eenlegfels broeden minder vast waardoor ze ook vaker op het nest landen dan kokmeeuwen met grotere legfels (BEER, 1961). Dit kan een grotere embryonale sterfte veroorzaken, tesamen met een hoger risico op eisterfte door breken en predatie.

Zoals reeds eerder vermeld werd in deze studie bij drielegfels geen onderscheid gemaakt tussen A-, B-, en C-eieren. Nochtans blijkt er een duidelijk verschil in overleving tussen C-kuikens en A- en B-kuikens. C-eieren hebben een significant lager uitkomst- en broedsukses tegenover A- en B-eieren (PAULUSSEN, 1981). LUNDBERG en VAISANEN (1979) vinden dat C-kuikens minder suksesrijk zijn dan A- en B-kuikens; hun overleving tot zeven dagen wordt vooral bepaald door het gewicht bij de geboorte. Bij de grote stern (*Sterna sandvicensis*) wordt een verschil in wegvlegsukses vastgesteld tussen A-kuikens en B-kuikens uit een tweelegsel (VEEN, 1977).

Uitkomstsukses en ei afmetingen. Ook het eivolume zou een invloed hebben op het uitkomstsukses en de overlevingskansen van een kuiken (zie Eiafmetingen). In afnemende belangrijkheid hebben ook eibreedte, eilengte en eivorm een invloed op het overlevingssukses.

Uitkomstsukses en nestdistributie. Deze studie toont aan dat nestdensiteit en minimale inter-nestafstand in belangrijke mate het uitkomstsukses bepalen. Een nest uit de hoge densiteitsklassen, en met een kleine minimale inter-nestafstand, kent gemiddeld een hoger uitkomstsukses dan een nest uit minder dense en meer verspreide delen van de kolonie. Dit is in tegenstelling tot PATTERSON (1965) en PAULUSSEN (1981), die geen effekt vinden van nestdensiteit op het uitkomstsukses; nesten, die buiten de kolonie gelegen zijn brachten wel geen enkel jong groot (PATTERSON, 1965).

Bij nesten uit rand- en centrumgebieden is er wel een trend aanwezig naar een hoger uitkomstsukses in de centrumgebieden. Een aantal andere studies vinden eveneens dat het broedsukses in randgebieden van de kolonie lager is dan in het centrum van de kolonie (niet significant, PATTERSON, 1965; significant, PAULUSSEN, 1981). LEBRETON en LANDRY (1979) vinden daarentegen geen verschillen in produktie tussen rand- en centrumgebieden.

Hoewel de kreekhokken gemiddeld een hogere nestdensiteit hebben dan niet-kreekhokken, is het uitkomstsukses hetzelfde in kreekhokken en niet-kreekhokken. GREENHALGH (1975) daarentegen vindt dat het uitkomstsukses hoger is voor nesten

van hooggelegen randen naast de kreken in vergelijking met de lager gelegen gedeelten van de broedkolonie. In het Zwin echter zijn de kreekkruggen uitgesproken hoger gelegen en komen ook nog andere hoger gelegen plaatsen voor, wat het effect van het broeden langs kreken minimaliseert. Getuige hiervan is het niet overstromen van de nesten. In Paulinaschor werden zowel nesten van lager gelegen gedeelten als nesten gelegen op de kreekkruggen weggespoeld door springtij. Hier was de hoogte van het nest zelf belangrijker dan het nestelen op de kreekkruggen. Dit verklaart mogelijk waarom er geen verschillen gevonden werden tussen kreekhokken en niet-kreekhokken.

Uitkomstsukses en uitkomstdatum. Van verschillende meeuwesoorten is het aangetoond dat late of staartbroeders, in vergelijking tot vroege of piekbroeders, een relatief lager broedsukses hebben (kokmeeuw: PATTERSON, 1965; GREENHALGH, 1975; LUNDBERG en VAISANEN, 1979; VIKSNE en JANAUS, 1980; grote stern: VEEN, 1977; drieteenmeeuw: COULSON en WHITE, 1958, 1960). In elk van de onderzochte kolonies is het effect verschillend. In het Zwin is er geen verschil tussen late en vroege broeders, terwijl in Paulinaschor en vooral in Saeftinghe de vroege broeders het relatief beter doen dan de late broeders. Doordat de legselgrootte van de gemerkte nesten in Paulinaschor en Saeftinghe groter is bij de late broeders, wordt dit verschil nog versterkt, aangezien het uitkomstsukses groter is bij een grotere legselgrootte.

Eén van de belangrijkste oorzaken van een lager broedsukses bij late legsels is volgens VIKSNE en JANAUS (1980) de daling in legselgrootte in de loop van het seizoen. Deze daling zou gedeeltelijk te wijten zijn aan het feit dat jongere vogels later nestelen (GREENHALGH, 1975) en minder eieren leggen dan oudere vogels. Tevens zou bij vogels van eenzelfde leeftijd de legselgrootte dalen bij vorderend broedseizoen. Deze daling in legselgrootte gedurende het seizoen zou mogelijk een adaptieve waarde hebben en verbonden zijn met de mogelijkheid om de jongen te voeden (VIKSNE en JANAUS, 1980). Het is immers algemeen aanvaard dat bij vogels het moment van broeden nauw gekorreleerd is met de periode met het hoogste voedselaanbod voor de jongen (LACK, 1968; PERRINS, 1970). In onze studie beschikken we echter niet over voldoende gegevens om een idee te krijgen over het verloop van de legselgrootte in de tijd.

Andere belangrijke factoren voor het lager broedsukses van late legsels moeten gezocht worden in het voordeel om koloniaal te broeden. Volgens LACK (1968) is koloniaal broeden voornamelijk ontstaan als een anti-predator adaptatie ("anti-predator" hypothese); voordelen i.v.m. voedselzoeken zijn sekundair. WARD en ZAHAVI (1973) daarentegen veronderstellen dat koloniaal broeden het vinden van voedsel begunstigt ("food-finding" hypothese); predatie bepaalt enkel de vorm van de kolonie. Een belangrijk onderdeel van koloniaal broeden is de synchronisatie van broeden. Synchronisatie van broeden zou het risico op predatie reduceren (KRUUK, 1964; VEEN, 1977), en een toenemende graad van synchronisatie zou de probabiliteit

om geschikte foerageerplaatsen te vinden verhogen (EMLEN, 1975). In deze studie komen vroege of piekbroeders op een relatief korte periode met velen tegelijk uit, terwijl late broeders meer verspreid in tijd en ruimte uitkomen. Late broeders hebben dan ook minder voordeel van het koloniaal broeden. Desalniettemin is het distributiepatroon van de uitkomstdata van de jongen verschillend in de drie kolonies. In Saeftinghe komen de eieren opvallend synchroon uit, terwijl in het Zwin en Paulinaschor de eieren meer verspreid in de tijd uitkomen. Ook het uitkomstsukses tussen vroege en late broeders is verschillend in de drie kolonies. De predatiedruk is in de drie kolonies waarschijnlijk te klein om deze verschillen in synchronisatie te verklaren. Enkel in Saeftinghe zou een mogelijke predatiedruk door zilvermeeuwen kunnen bestaan, hoewel dit nooit werd waargenomen en er geen gedetailleerde gegevens over verzameld werden. De verschillen in synchronisatie worden waarschijnlijk eerder veroorzaakt door een verschil in dieet en foerageergedrag. In het Zwin wordt bijna geen marien voedsel aan de jongen gegeven. Het grootste deel van het voedsel is afkomstig uit het binnenland en bestaat voornamelijk uit insecten, plantaardig materiaal (oa. granen, maïs,...), muizen, en antropogeen voedsel (zie foerageergedrag), voedsel dat het hele broedseizoen overvloedig aanwezig is, maar dit meestal slechts in kleine hoeveelheden. Dit verklaart mogelijk de relatief grotere spreiding van uitkomen in het Zwin en een gelijkaardig uitkomstsukses tussen vroege en late broeders. In Paulinaschor wordt zowel in het binnenland, als buitendijks op de slikken en soms achter vissersboten gefoerageerd. Het voedsel uit het binnenland is gelijkaardig aan het voedsel dat kokmeeuwen in het Zwin eten. Op het slik wordt relatief veel en uitsluitend op *Nereis sp.* gefoerageerd (zie foerageergedrag). De relatief grotere spreiding van uitkomen kan ook hier verklaard worden door het overvloedig beschikbaar zijn van voedsel gedurende het ganse broedseizoen. In Saeftinghe foerageert de kokmeeuw tijdens het broedseizoen praktisch uitsluitend buitendijks, op Mysidacea en *Nereis sp.* (zie foerageergedrag). Mysidacea komen in Saeftinghe in enorme aantallen voor, en dit in een welbepaalde tijd van het jaar en op bepaalde tijdstippen van de dag (zie foerageergedrag). Wanneer de kokmeeuwjongen uitkomen zijn Mysidacea overvloedig in het gebied aanwezig, getuige hiervan de vele op Mysidacea foeragerende kokmeeuwen die waargenomen werden. Dit is in tegenstelling tot april en begin mei waar slechts weinig op Mysidacea foeragerende kokmeeuwen werden waargenomen (zie foerageergedrag). Dit verklaart het later uitkomen van de jongen in Saeftinghe in vergelijking met Paulinaschor en Saeftinghe. Door verticale migratie komen deze Mysidacea echter slechts in bepaalde delen van de getijcyclus voor. Voornamelijk bij afgaande tij verzamelen de kokmeeuwen zich in leegstromende geulen waar ze al zwemmend of al stappend in zeer dense groepen foerageren. Ook bij hoogtij (2 uur voor en 2 uur na) foerageren de kokmeeuwen op de Mysidacea, maar dan meestal duikend of zwemmend in de grote geulen of op de Westerschelde zelf (zie foerageergedrag). Dit gebeurt in zeer grote groepen, tesamen met visdiefjes. Dus niet alleen de korte beschikbaarheid van dit voedsel (slechts een

paar weken) noodzaakt de kokmeeuw om zeer synchroon te broeden, maar ook het geclusterd voorkomen van het voedsel (zowel *Nereis* als Mysidacea) is een mogelijke faktor die synchroon broeden bevordert. Door meer synchroon te broeden kunnen de vogels immers meer informatie over de beschikbare voedselbronnen (de Mysidacea) overbrengen. Dit is dan ook een mogelijke verklaring voor enerzijds het zeer synchroon broeden in Saeftinghe van de kokmeeuw, en anderzijds voor het lager uitkomstsukses bij de late broeders t.o.v. de vroege broeders. Late broeders hebben immers reeds te kampen met een geringer voedselaanbod, en beschikken waarschijnlijk ook over mindere informatie over dit voedselaanbod.

FOERAGEERGEDRAG

Algemeen

Zowel uit de foerageerwaarnemingen en braakballen, als uit de protocollen blijkt dat de kokmeeuw in het algemeen een zeer ruime range aan foerageerhabitaten exploiteert, en dit zowel binnendijs (vnl. op graslanden en dijken), als in het intergetijdengebied (vnl. slikken en geulen). Deze observaties komen globaal overeen met wat in de literatuur over habitaatpreferentie bij de kokmeeuw beschreven staat (VERNON, 1970, 1972; HUNT en HUNT, 1973; MUDGE en FERNS, 1982; CRAMP en SIMMONS, 1983; GOTMARK, 1984; BURGER, 1988). De door kokmeeuwen gebruikte foerageerhabitaten zijn in deze studies meestal gelijkaardig, enkel het relatief aandeel van een bepaald habitat is soms verschillend. Dit kan te wijten zijn aan het tijdstip van het jaar waarin de observaties gedaan werden. Tijdens het broedseizoen zijn kokmeeuwen immers afhankelijk van foerageerhabitaten in de omgeving van de broedkolonie, terwijl ze zich na het broedseizoen verspreiden en meerdere habitaten kunnen exploiteren. Zo worden kokmeeuwen in de winter meer op afvalstorten (MUDGE en FERNS, 1982; GREIG et al., 1986), in steden, en meer algemeen in menselijke omgeving (VERNON, 1970, 1972; MUDGE en FERNS, 1982) gezien dan tijdens het broedseizoen. Een andere faktor die verschillen in habitaatgebruik beïnvloedt is de ligging van de broedkolonie. Kokmeeuwen broeden immers zowel ver in het binnenland als langs kusten en estuaria (GRIBBLE, 1962; PAULUSSEN, 1981; CRAMP en SIMMONS, 1983). waardoor het aandeel van habitaten uit het mariene gebied sterk kan verschillen. Algemeen kan gesteld worden dat kokmeeuwen voornamelijk volgende habitaten preferen: graslanden (en meer in het algemeen landbouwgebieden) het gehele jaar door, estuaria en kusten (vnl. het intergetijdengebied) vooral in zomer en najaar, en afvalstorten en steden vooral in de winter. Kokmeeuwen kunnen dan ook bestempeld worden als generalisten (BURGER, 1988).

De exploitatie van zeer uiteenlopende habitats heeft tot gevolg dat ook zeer uiteenlopende prooitypen uitgekozen worden. In deze studie bestond het voedsel, afkomstig uit het binnenland, voornamelijk uit insecten, en in mindere mate uit plantaardig materiaal, vis en knaagdieren. In het intergetijdengebied werd voornamelijk op *Nereis* op het slik en op Mysidacea in geulen en ondiepten gepredeerd. Slechts weinig gegevens over het voedsel tijdens het broedseizoen zijn beschikbaar in de literatuur. CREUTZ (1963) onderzocht het voedsel in een in het binnenland gelegen broedkolonie en vond in maaginhouden van adulte kokmeeuwen 80 % insecten, 15 % regenwormen (*Lumbricus sp.*), en voor het overige hoofdzakelijk vis en knaagdieren. In West-Duitsland constateerden HARTWIG en MULLER-JENSEN (1980), in een kolonie gelegen aan de Baltische Zee, dat 80 % van de braakballen afkomstig was van landbouwgronden en waarin planten (47 %), insecten (40 %, voornamelijk kevers), en knaagdieren (17 %) gevonden werden. Tevens werd menselijk afval en voedsel van de zee (vis, *Balanus* en *Cardium*) gevonden. Op een eiland in de Duitse Bocht vonden LORCH et al. (1982) in de magen van kuikens planten (64 %), insecten (42 %), vis (31 %), mosselen *Mytilus edule* (28 %), en garnalen *Crangon sp.* (8 %). In zuid-oost Noorwegen vond HANSSEN (1982) in uitgebraakt voedsel als belangrijkste voedseltypen insecten (in 44 % van de onderzochte samples), larven en poppen van insecten (25 %), chironomiden (32 %), planten (31 %), regenwormen (22 %), afval (brood) (18 %), en vis (10 %). Uit deze studies blijkt dat kokmeeuwen relatief veel voedsel afkomstig van het land consumeren, ook al bevindt de broedkolonie zich langs de kust of een estuarie.

Prooi keuze in het intergetijdengebied.

De protocollen en braakballen tonen aan dat kokmeeuwen in het intergetijdengebied vooral foerageren op *Nereis sp.* en Mysidacea.

Nereis sp. (zeeduizendpoot) is een zeer belangrijke voedselbron voor vele steltlopers, maar ook voor meeuwen (MADON, 1935; SPAANS, 1971; MUDGE en FERNS, 1982; CURTIS et al., 1985; CURTIS en THOMPSON, 1985; THOMPSON et al., 1986; AMBROSE, 1986). *Nereis sp.* is een typische estuariumbewoner die ingegraven zit in verticale gangen in het wad die 5-50 cm diep zijn. Volgende parameters hebben een invloed op de diepte waarop een *Nereis* voorkomt in het sediment:

- ouderdom van de *Nereis*: Kleinere en jongere exemplaren zitten dichter onder het oppervlakte dan oudere, grotere individuen (MUUS, 1967).
- getijcyclus: Om uitdrogen te voorkomen trekt *Nereis* zich met laagwater terug in het sediment (VADER, 1964; JOHNSON, 1967).
- sediment: Deze verticale migratie zoals hierboven beschreven treedt het sterkst op in zandig wad. In een slibrijke bodem is dit getijritme veel minder

uitgesproken of ontbrekend omdat het wad met laag water niet uitdroogt (VADER, 1964; JOHNSON, 1967).

- temperatuur: Bij lagere temperaturen kruipt *Nereis* dieper in het wad (MUUS, 1967).

- betreding: *Nereis* vertoont een vluchtreactie bij verstoring (trilling van de bodem als gevolg van betreding).

- saliniteit: *Nereis* verdraagt grote schommelingen in saliniteit. Als het water (tijdelijk) zoet is, kruipt hij weg in de bodem (McCLUSKY, 1971).

Crustacea (waaronder Mysidacea) zijn een belangrijke schakel in de voedselketen, als voedsel voor allerlei bodemvissoorten (VAAS, 1978; GLAZENBURG, 1982) en verschillende wadvogels zoals kluut, zwarte ruiter, groenpootruiter, lepelaar en kokmeeuw (SWENNEN, 1971; VERNON, 1972; ZWARTS, 1974; eigen observatie). Van verschillende crustaceasoorten is bekend dat ze een seizoenmigratie vertonen (BODDEKE, 1976). Wanneer in het voorjaar de temperatuur in de ondiepten toeneemt, trekken de crustaceeën vanuit dieper water naar de bovenste littorale zone (MUUS, 1967). Op ondiep water komen ook de jongen uit de broedbuidel. In de periode mei-juli wordt bij de Mysidacea geleidelijk de overwinterende "generatie" vervangen door een voorjaarsgeneratie. Het moment waarop de voorjaarsgeneratie verschijnt verschilt van plaats tot plaats en van jaar tot jaar (MAUCHLINE, 1971a en b; PLATENKAMP, 1983). Mysidacea vertonen dikwijls verticale migratie. Zo houdt *Neomysis integer* zich op in dieper water, maar als het wad bij opkomend water onderstroomt, kan de soort zich in zeer dichte groepen bij de waterlijn verzamelen (GREEN, 1968). De combinatie van deze verticale en horizontale migratie maakt dat Mysidacea gedurende een korte tijd van het jaar (april-juni) zeer talrijk kunnen voorkomen op plaatsen waar ze relatief gemakkelijk beschikbaar zijn voor wadvogels.

De observatie van *Corophium* in de nesten doet vermoeden dat deze prooi belangrijker is dan blijkt uit de gemaakte foerageerprotokollen. Vermoedelijk moet een groot deel van de klasse "klein en onbekend" dan ook tot *Corophium* gerekend worden. Een ander deel van de kleine en onbekende soorten is zeker kleine individuen van *Nereis*. Dit kan opgemaakt worden uit het feit dat naarmate het seizoen vorderde, minder en minder kleine en onbekende soorten voorkwamen in de protokollen, terwijl tegelijkertijd meer en meer grotere individuen van *Nereis* gezien werden.

Ook *Hydrobia* en/of *Assimineae* worden als prooi genomen door de kokmeeuw. Deze soorten komen echter niet in de gemaakte protokollen voor, aangezien het typische schorrandbewoners zijn (massaal voorkomend in een brakwatergebied als het Verdrongen Land van Saeftinghe). Bij opkomende tij bleken kokmeeuwen wel vaak tot aan de schorrand en tussen het schor te foerageren. Waarschijnlijk werd op die manier tevens *Hydrobia* en/of *Assimineae* opgenomen.

Verschillen tussen de drie kolonies in foerageergedrag.

De foerageerplaatsen van een meeuwenkolonie worden beïnvloed door de relatieve beschikbaarheid van verschillende voedseltypes in de omgeving van de kolonie, maar ook door het tijdstip van de dag, en misschien ook door individuele specialisatie. Zo wordt ook in deze studie vastgesteld dat, ondanks het feit dat de drie bestudeerde broedkolonies in een buitendijks schorregebied gelegen zijn, en dit op relatief korte afstand van elkaar (Tabel 39 en Figuur 1), de kokmeeuw in de drie kolonies verschillende foerageerhabitaten exploiteert. Algemeen komt het er op neer dat de kokmeeuwen in het Zwin hun voedsel zoeken binnendijs, in Paulinaschor zowel binnendijs als in het intergetijdengebied, en in Saeftinghe in het intergetijdengebied. Deze preferentie is echter niet exclusief, wat blijkt uit foerageerwaarnemingen en uit de braakballen.

Tabel 39. Afstanden tussen de drie bestudeerde kolonies.

Zwin - Paulinaschor	25 km
Paulinaschor - Saeftinghe	30 km
Zwin - Saeftinghe	55 km

Twee factoren zijn waarschijnlijk verantwoordelijk voor deze verschillen in habitatpreferentie en prooi keuze: beschikbaarheid aan geschikte foerageerhabitaten en beschikbaarheid van voedsel. Zo komen in de omgeving van het Zwin enkel zeer zandige slikken en stranden voor, terwijl kokmeeuwen juist slibrijke slikken prefereren (VERNON, 1970), zoals in Paulinaschor en in Saeftinghe. Wegens dit gebrek aan geschikte mariene foerageerplaatsen worden er in de kolonie van het Zwin dan ook praktisch geen voedselresten uit het mariene milieu teruggevonden.

Zowel in Paulinaschor als in Saeftinghe foerageren de kokmeeuwen hoofdzakelijk op *Nereis* sp. Het aanbod aan *Nereis* is in Saeftinghe 1.75x hoger dan in Paulinaschor. De biomassa per m² daarentegen is 1.35x hoger in Paulinaschor dan in Saeftinghe. Het aanbod van een prooi, berekend aan de hand van staalnames, weerspiegelt echter niet de eigenlijke beschikbaarheid van een prooi voor een vogel. De kokmeeuw heeft immers een relatief korte snavel (3-3.5 cm) die niet geschikt is om zeer diep in het slik te boren of te prikken. *Nereis* die dieper dan 4-5 cm in het wad zit zijn dan ook niet meer beschikbaar als prooi voor kokmeeuwen.

Welke factoren bepalen nu in de twee studiegebieden de diepte waarop *Nereis* voorkomt? De parameters getijcyclus, sediment en temperatuur zijn vrij

gelijkaardig in de twee studiegebieden. De grootte van de individuele *Nereis* is echter veel groter in Paulinaschor dan in Saeftinghe. Zoals boven reeds vermeld zal *Nereis* in Paulinaschor dan ook gemiddeld dieper in het sediment voorkomen dan in Saeftinghe. M.a.w. is niet alleen de densiteit van *Nereis* lager in Paulinaschor, maar ook de beschikbaarheid van *Nereis* zal behoorlijk lager zijn in Paulinaschor dan in Saeftinghe, waar hoofdzakelijk kleine individuen voorkomen. Het is waarschijnlijk dan ook de beschikbaarheid van *Nereis* in de bodem die bepaalt welke prooien genomen worden, en niet de kokmeeuw die een bepaalde lengteklasse selekteert. Dit maakt dat foerageren in Paulinaschor op *Nereis* veel minder voordelig is dan in Saeftinghe (zie feeding en intake rate). Dit verklaart ook waarom door kokmeeuwen in Paulinaschor zo dikwijls langs de waterlijn wordt gefoerageerd. Het is immers dan dat *Nereis* aan de oppervlakte komt. Toch bleek ook hier de efficiëntie laag te liggen. Een andere faktor die mogelijk bijdraagt tot een lage feeding rate in Paulinaschor is het voorkomen van andere steltlopers. In Paulinaschor zitten immers in mei duizenden steltlopers die mogelijk een effect hebben op enerzijds het voorkomen (gedrag) van *Nereis* (zie boven), en anderzijds op het foerageergedrag van de kokmeeuw. In Saeftinghe komen in die periode minder steltlopers voor.

Intake rate en dagelijkse energiebehoefte.

Voor het Zwin zijn er geen gegevens beschikbaar over de dagelijkse intake rate. Wel staat vast dat kokmeeuwen in het Zwin dikwijls lange foerageertochten moeten maken wat energetisch niet voordelig is en wat mogelijk een effect heeft op het grootbrengen van de jongen.

De berekening van de dagelijkse energiebehoefte toont duidelijk aan dat de kokmeeuwen in Paulinaschor, die uitsluitend op *Nereis* foerageren, niet kunnen voldoen in hun dagelijkse energiebehoefte. In Paulinaschor zullen kokmeeuwen dus moeten uitwijken om bijkomend voedsel te vinden. Dit verklaart mogelijk, waarom in Paulinaschor kokmeeuwen frekwent binnendijs foerageren. Dat ze toch op het slik foerageren, ondanks het feit dat ze het er niet zonder ander voedsel kunnen redden, is mogelijk te verklaren doordat enerzijds het slik zeer dicht bij de kolonie gelegen is, wat energetisch voordelig is (korte foerageervlucht), en anderzijds doordat het slik een relatief zekere voedselbron bevat waar het voedsel tevens van een betere kwaliteit kan zijn, terwijl voedsel in het binnenland meer at random voorkomt.

In Saeftinghe kunnen zowel kokmeeuwen die uitsluitend op *Nereis*, als uitsluitend op Mysidacea foerageren, voldoen in hun dagelijkse energiebehoefte. Daarbij komt nog dat het slik en de geulen dicht bij de kolonie gelegen foerageerplaatsen zijn, wat energetisch voordelig is (korte foerageervlucht). Als voedsel voor kokmeeuwen zijn Mysidacea daarenboven, voor een korte periode van

het jaar, een steeds weerkerende voedselbron, aangezien ze bij elke nieuwe vloed Saeftinghe binnenstromen, en bij eb in grote aantallen Saeftinghe weer uitstromen.

KONKLUSIES

1. We konstaten dat de struktuur van de drie kolonies, m.b.t. de verspreiding van de nesten, verschillend is. Deze verschillen komen tot uiting in een verschillende frekwentieverdeling van nestdensiteit en minimale inter-nestafstand, en in mindere mate ook in een verschillende gemiddelde nestdensiteit.

2. Omgevingsfactoren zoals vegetatie, het voorkomen van krekens, en het voorkomen van veek beïnvloeden de verspreiding van de nesten. In het Zwin bepaalt zowel het voorkomen van krekens als de vegetatie, de verspreiding van de nesten. In Paulinaschor wordt de verspreiding van de nesten bepaald door het voorkomen van krekens en geulen. In Saeftinghe wordt de verspreiding van de nesten bepaald door het voorkomen van veek.

3. De gemiddelde legselgrootte is niet significant verschillend tussen de drie kolonies. Binnen elk van de bestudeerde kolonies zijn er geen duidelijke verschillen in legselgrootte tussen verschillende deelgebieden.

4. Zowel eilengte als eibreedte zijn niet significant verschillend tussen de drie kolonies. Het eivolume daarentegen is significant lager in Saeftinghe dan in Paulinaschor. De eibreedte en eilengte zijn relatief klein in vergelijking met de literatuur.

5. Het gemiddeld uitkomstsukses per nest is laag in vergelijking met gegevens uit de literatuur. Zowel in Paulinaschor als Saeftinghe is het gemiddeld uitkomstsukses lager dan in het Zwin. Dit is echter hoofdzakelijk te wijten aan het overstromen bij springtij van nesten in Paulinaschor en Saeftinghe.

6. Kleinere legsels (een- en tweelegsels) hebben een significant lager uitkomstsukses dan de grotere drielegsels.

7. Het uitkomstsukses wordt in belangrijke mate beïnvloed door nestdensiteit en minimale inter-nestafstand. Een minder uitgesproken verschil wordt gevonden tussen rand- en centrumgebieden.

8. Het distributiepatroon van de uitkomstdata van de jongen is verschillend in de drie kolonies. De mate van synchronisatie in het broeden schijnt een invloed te hebben op het al dan niet voorkomen van verschil in uitkomstsukses tussen vroege en late broeders.

9. In Saeftinghe komen de jongen gemiddeld 10 dagen later uit dan in het Zwin en Paulinaschor. Voedselkeuze en -aanbod zouden hierin de bepalende factoren kunnen zijn.

10. Zowel uit de foerageerwaarnemingen en de braakballen, als uit de protokollen, blijkt dat de kokmeeuw in de drie kolonies verschillende foerageerhabitaten gebruikt. Algemeen komt het er op neer dat kokmeeuwen in het Zwin hun voedsel zoeken in het binnenland, in Paulinaschor zowel in het binnenland als buitendijs (het intergetijdengebied), en in Saeftinghe enkel buitendijs (het intergetijdengebied). Deze voorkeur is echter niet exclusief.

11. Het voedsel bestaat uit zeer veel verschillende prooitypen. In het Zwin zijn dat vooral insecten en in mindere mate planten, knaagdieren en vis. In Paulinaschor is het voedsel gelijkaardig met dat van het Zwin, met die uitzondering dat hier ook veel op *Nereis* wordt gefoerageerd. In Saeftinghe wordt voor het overgrote deel gefoerageerd op *Nereis* en op Mysidacea.

12. Foerageergedrag, feeding rate en intake rate van op het slik foeragerende kokmeeuwen zijn duidelijk verschillend in Paulinaschor en Saeftinghe. De grotere beschikbaarheid van *Nereis* ligt aan de basis van de hogere feeding en intake rate in Saeftinghe.

13. Een uitsluitend op *Nereis* foeragerende kokmeeuw kan in Paulinaschor niet in zijn dagelijkse energiebehoefte voldoen. In Saeftinghe daarentegen kunnen zowel op *Nereis*, als op Mysidacea foeragerende kokmeeuwen ruim voldoen in hun dagelijkse energiebehoefte.

14. Alhoewel geen duidelijke verschillen in uitkomstsuccessen werden waargenomen, kan, via de foerageerwaarnemingen, toch verondersteld worden dat eieren in Saeftinghe meer pollutanten, en met name PCB's, zullen bevatten dan eieren afkomstig uit het Zwin en Paulinaschor. Dit zou dus niet alleen te wijten zijn aan de reeds bestaande vervuillingsgradiënt (oostelijk deel van de Westerschelde meer gepollueerd dan westelijk deel), maar ook aan verschillen in foerageergedrag en prooiselectie. Kokmeeuwen afkomstig uit de kolonie van Saeftinghe bleken immers hun voedsel bijna volledig in de Westerschelde (intergetijdengebied) te zoeken, terwijl in de andere kolonies een groot aandeel van het voedsel afkomstig was van het binnenland.

Dankwoord

Verschillende personen en instanties hebben hun medewerking verleend :

De Stichting het Zeeuws Landschap, met name René Beijersbergen en Jos Neve, voor het beschikbaar stellen van een vergunning om de drie kolonies te kunnen bezoeken.

Ministerie voor Landbouw en Visserij voor het beschikbaar stellen van een vergunning om eieren te kunnen verzamelen.

Ingrid Van de Kerckhove voor de hulp bij het veldwerk.

Konjev Desender voor het determineren van de kevers.

J. van Buuren en P. Meininger voor de opbouwende diskussies.

Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren, voor de logistieke steun.

LITERATUUR

- Ambrose, W.G. Jr. 1986. Estimate of removal rate of *Nereis virens* (Polychaeta: Nereidae) from an intertidal mudflat by gulls (*Larus spp.*). *Marine Biology* 90: 243-247.
- Ankney, C.D. 1980. Egg weight, survival and growth of Lesser snow goslings. *J. Wildl. Manage.* 44: 174-182.
- Bauer, K.M. en U.N. Glutz von Blotzheim. 1969. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Band 3. Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt am Main.
- Becker, P.H., A. Bütke, en W. Heidmann. 1985. Schadstoffe in Gelegen von Brutvögeln der deutschen Nordseeküste. I. Chlororganische Verbindungen. *J. Orn.* 126: 29-51.
- Beer, C.G. 1961. Incubation and nest-building behaviour of black-headed gulls. I. Incubation behaviour in the incubation period. *Behaviour* 18: 62-106.
- Beijersbergen, J. en R.B. Beijersbergen. 1976. Enkele gegevens over de broedvogels van de Hompelvoet naar aanleiding van de afdamming van het Brouwershavense Gat 1968-1975. *Limosa* 49: 123.
- Boddeke, R. 1976. The seasonal migration of the brown shrimp *Crangon crangon*. *Neth. J. Sea Res.* 10: 103-130.
- Bogan, J.A. en W.R.P. Bourne. 1972. Organochlorine levels in Atlantic Seabirds. *Nature* 240(5380): 358-359.
- Buisse, M.A. 1984. Over het voorkomen van de kokmeeuw (*Larus ridibundus*) en de zilvermeeuw (*Larus argentatus*) in oostelijk Zeeuws-Vlaanderen. *Veldornitol. tijdschr.* Vol. 7: 180-205.
- Buisse, M.A. en F.L.L. Tombeur. 1988. *Vogels tussen Zwin en Saeftinghe: De avifauna van Zeeuws-Vlaanderen*. Stichting Natuur-en Recreatieinformatie, Middelburg. 360 pp.
- Burger, J. 1974. Nest density of the black-headed gull in relation to vegetation. *Bird Study* 21: 27-32.

- Burger, J. 1988. Foraging Behavior in Gulls: Differences in Method, Prey, and Habitat. *Colonial Waterbirds* 11(1): 9-23.
- Burggraeve, G. 1976. De planten van het Zwin. Van Nieuwkerke, Knokke-Heist.
- Carlson, R.W. en R.T. DUBY. 1973. Embryotoxic effects of three PCBs in the chicken. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 9(5): 261-264.
- Cecil, H.C., J. Bitman, R.J. Lillie, G.F. Fries, en J. Verrett. 1974. Embryotoxic and teratogenic effects in unhatched fertile eggs from hens fed polychlorinated biphenyls (PCB's). *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 11(6): 489-495.
- Cooke, A.S. 1973. Shell thinning in avian eggs by environmental pollutants. *Environ. Pollut.* 4(2): 85-152.
- Coulson, J.C. en E. White. 1958. Observations on the breeding of the Kittiwake. *Bird Study* 5: 74-83.
- Coulson, J.C. en E. White. 1960. The effect of age and density of breeding of the Kittiwake *Rissa tridactyla*. *Ibis* 102: 71-86.
- Cramp, S. en K.E.L. Simmons. 1983. Handbook of the birds of Europe, the Middle East, and North Africa. Vol 3. Oxford University Press, Oxford.
- Creutz, G. 1963. Ernährungsweise und Aktionsradius der Lachmöwe (*Larus ridibundus* L.). *Beitr. z. Vogelk.* 9: 3-58.
- Cummins, K.W. en J.C. Wuycheck. 1971. Caloric equivalents for investigations in ecological energetics. *Mitt. int. Verein. theor. angew. Limnol.* 18: 1-158.
- Curtis, D.J. en D.B.A. Thompson. 1985. Spacing and foraging behaviour of Black-headed Gulls *Larus ridibundus* in an estuary. *Ornis Scandinavica* 16: 245-252.
- Curtis, D.J., C.G. Galbraith, J.C. Smyth, en D.B.A. Thompson. 1985. Seasonal variations in prey selection by estuarine black-headed gulls (*Larus ridibundus*). *Est. Coast Shelf Sci.* 21: 75-90.
- de Kock, W.C., J. Joziassse, en P. de Jong. 1986. Ecotoxicologisch onderzoek aan watervogels. Inventarisatie van contaminantgehalten in het IJsselmeergebied. MT-TNO rapport, nr. R 85/227, 47 pp.

- Dieter, M.P. 1974. Plasma enzyme activities in coturnix quail fed graded doses of DDE, polychlorinated biphenyl, malathion and mercuric chloride. *Toxicol. Appl. Pharmacol.* 27(1): 86-98.
- Dieter, M.P., M.C. Perry, en B.M. Mulhern. 1976. Lead and PCB's in canvasback ducks: relationship between enzyme levels and residues in blood. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 5(1): 1-13.
- Emlen, S.T. 1975. Adaptive significance of synchronized breeding in a colonial bird: a new hypothesis. *Science* 118: 192-201.
- Enderson, J.H. en D.D. Berger. 1970. Pesticides: Eggshell thinning and lowered production of young in Prairie Falcons. *BioScience* 20: 355-356.
- Gish, C.D. en N.J. Chura. 1970. Toxicity of DDT to Japanese quail as influenced by body weight, breeding condition, and sex. *Toxicol. Appl. Pharmacol.* 17(3): 740-751.
- Glazenburg, A.K. 1982. Interspecifieke concurrentie als mogelijke verklaring voor aantalsfluctuaties van twee grondelsoorten in de Grevelingen (*Pomatoschistus minutus* en *P. microps*). Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek, Yerseke. Rapporten en Verslagen 1981-2, 38 pp.
- Goodbody, I.M. 1955. The breeding of the Black-headed Gull. *Bird Study* 2: 192-199.
- Gorke, M. en R. Brandl. 1986. How to live in colonies: spatial foraging strategies of the black-headed gull. *Oecologia* 70: 288-290.
- Gorke, M. en R. Brandl. 1988. How to live in colonies: Foraging range and patterns of density around a colony of Black-headed Gulls *Larus ridibundus* in relation to the gull's energy budget. *Ornis Scandinavica* 19: 305-308.
- Götmark, F. 1984. Food and foraging in five European *Larus* gulls in the breeding season: a comparative review. *Ornis Fennica* 61: 9-18.
- Grant, P.J. 1978. Field identification of West Palearctic Gulls. *Br. Birds* 71: 145-176.
- Green, J. 1968. The biology of estuarine animals. *Biology Series*: London.
- Greenhalgh, M.E. 1975. Aspects of the ecology of an increasing Black-headed Gull Colony. *Naturalist, Hull* 933: 43-51.

- Greig, S.A., J.C. Coulson, en P. Monaghan. 1986. A comparison of foraging at refuse tips by three species of gull (Laridae). J. Zool. Lond. 210: 459-472.
- Gribble, F.C. 1962. Census of Black-headed Gull colonies in England en Wales. Bird Study 9: 56-71.
- Hanssen, O.J. 1982. Feeding ecology of Black-headed and Common Gull in SE Norway. (in het Noors met Engelse samenvatting). Fauna 35: 154-161.
- Hartwig, E. en G.B. Müller-Jensen. 1980. Zur Nahrung der Lachmöwe (*Larus ridibundus*) an einem Brutplatz in der Schlei bei Schleswig zur Zeit der Eiablage und Bebrütung. Seevögel 1: 38-45.
- Herman, S.C., R.L. Garrett, en R.L. Rudd. 1969. Pesticides and the western grebe. In: M.W. Miller en G.G. Berg, eds., Chemical fallout. Current Research on Persistent Pesticides. Proceedings. Rochester Conference on Toxicity. Charles C. Thomas, USA.
- Hickey, J.J. en D.W. Anderson. 1968. Chlorinated hydrocarbons and eggshell changes in raptorial and fish-eating birds. Science 162(3850): 271-273.
- Higler, L.W.G. 1962. De census van de kokmeeuw (*Larus ridibundus* Linnaeus) in Nederland, België en Luxemburg in 1961. Limosa 35: 260-265.
- Holdgate, M.W., ed. 1971. The seabird wreck of 1969 in the Irish Sea, autumn 1969. Nat. Environ. Res. Coun. Publ. Ser. C, No. 4. London, 17 pp.
- Hoyt, D.F. 1979. Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. Auk 96: 73-77.
- Hunt, G.L. Jr. en M.W. Hunt. 1973. Habitat partitioning by foraging gulls in Maine and Northwestern Europe. Auk 90: 827-839.
- Isenmann, P. 1976. L'essor démographique et spatial de la Mouette rieuse (*Larus ridibundus*) en Europe. I. L'évolution du Statut. Oiseau Revue fr. Orn. 46: 337-366.
- Johnson, R.G. 1967. The vertical distribution of the infauna of a sand flat. Ecology 48: 571-576.

- Keith, J.A. en I.M. Gruchy. 1972. Residue levels of chemical pollutants in North America birdlife. In: K.H. Voous, ed., Proceedings XV International Ornithol. Congress. E.J. Brill, Leiden: 437-454.
- Kendeigh, S.C. 1969. Energy responses of birds to their thermal environments. Wilson Bull. 81: 441-449.
- Klopfer, P.H. en J.P. Hailman. 1965. Habitat selection in birds. In: D.S. Lehrman, R.A. Hinde en E. Shaw, eds. Advances in the study of behaviour. Vol I: 279-303. Academic Press, New York.
- Koeman, J.H., en H. van Genderen. 1972. Tissue levels in animals and effects caused by chlorinated hydrocarbon insecticides, chlorinated biphenyls and mercury in the marine environment along the Netherlands coast. In Marine Pollution and sea life: 1-8. The Whitefriars Press, Ltd. London.
- Koeman, J.H., T. Bothof, R. de Vries, H. Van Velzen-blad, en J.G. Vos. 1972. The impact of persistent pollutants on piscivorous and molluscivorous birds. TNO-Nieuws 27: 561-569.
- Koeman, J.H., H.C. Van Velzen-blad, R. de Vries, en J.G. Vos. 1973. Effects of PCB and DDE in cormorants and evaluation of PCB residues from an experimental study. J. Reprod. Fertil. (Suppl.) 19: 353-364.
- Kogel, T.J. de. 1979. De flora en vegetatie van een aantal schorren langs de Westerschelde in 1978. Nota 79-20, RWS DDMI, Middelburg.
- Koval, P.J., T.J. Peterle en J.D. Harder. 1987. Effects of polychlorinated biphenyls on Mourning Dove reproduction and circulating progesterone levels. Bull. Environ. Contam. Toxicol. 39: 663-670.
- Kruuk, H. 1964. Predators and anti-predator behaviour of the Black-headed Gull *Larus ridibundus* L. Behaviour Suppl. II: 1-129.
- Lack, D. 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. London.
- Lasiewski, R.C. en W.R. Dawson. 1967. A re-examination of the relation between standard metabolic rate and body weight in birds. Condor 69: 13-23.

- Lebreton, J.D. en P. Landry. 1979. Fécondité de la Mouette rieuse (*Larus ridibundus*) dans une colonie importante de la plaine du Forez (Loire, France). Gerfaut 69: 159-194.
- Lloyd, C.S. 1979. Factors affecting breeding of Razorbills *Alca torda* on Skokholm. Ibis 121: 165-176.
- Longcore, J.R., F.B. Samson, J.F. Kreitzer, en J.W. Spann. 1971. Changes in mineral composition of eggshells from black ducks and mallards fed DDE in the diet. Bull. Environ. Contam. Toxicol. 6(4): 345-350.
- Lorch, H.J., R. Schneider, en B. Loos-Frank. 1982. Parasitologische Untersuchungen nestjunger Lachmöwe (*Larus ridibundus*) in Brutkolonien des Binnenlandes und der Küste. J. Ornithol. 123: 29-39.
- Ludke, J.L. 1976. Organochlorine pesticide residues associated with mortality: additivity of chlordane and endrin. Bull. Environ. Contam. Toxicol. 16(3): 253-260.
- Lundberg, C.A. en R.A. Vaisanen. 1979. Selective correlation of egg size with chick mortality in the Black-headed Gull (*Larus ridibundus*). Condor 81: 146-156.
- Madon, P. 1935. Contribution on a l'étude du regime des oiseaux aquatiques. Alauda 7: 60-84.
- Marquenie, J.M. 1980. Een oriënterend onderzoek naar metaalgehalten van watervogels. MT-TNO rapport, nr. CL/80/45, 23 pp.
- Marquenie, J.M. en W.C. de Kock. 1981. Rapport CHO bijeenkomst. Commissie voor Hydrologisch Onderzoek TNO, rapport nr. 9.
- Marquenie, J.M., P. Roele, en G. Hoornsman. 1986. Onderzoek naar effecten van contaminanten op duikkeenden. MT-TNO rapport, nr. 86/066, 35 pp.
- Mauchline, J. 1971a. The biology of *Praunus flexuosus* and *P. neglectus* (Crustacea, Mysidacea). J. mar. biol. Ass. U.K. 51: 641-652.
- Mauchline, J. 1971b. The biology of *Neomysis integer* (Crustacea, Mysidacea). J. mar. biol. Ass. U.K. 51: 653-658.
- McClusky, D.S. 1971. Ecology of estuaries. Heineman: London.

- Meininger, P.L. 1983. Aantallen van enkele soorten broedvogels in het Deltagebied in 1982. Gestencild verslag, Middelburg.
- Meininger, P.L. 1984. Aantallen van enkele soorten broedvogels in het Deltagebied in 1983. Gestencild verslag, Middelburg.
- Meininger, P.L. 1985. Aantallen van enkele soorten broedvogels in het Deltagebied in 1984. Gestencild verslag, Middelburg.
- Meininger, P.L. 1986a. Aantallen van enkele soorten broedvogels in het Deltagebied in 1982. Gestencild verslag, Middelburg.
- Meininger, P.L. 1986b. Kluut *Recurvirostra avosetta*, plevieren *Charadrius*, en stern en *Sterna* als broedvogels in het Deltagebied in 1979-1985. *Limosa* 59: 1-14.
- Meininger, P.L. 1987. Aantallen van enkele soorten broedvogels in het Deltagebied in 1986. Gestencild verslag, Middelburg.
- Meininger, P.L. 1988. Aantallen van enkele soorten broedvogels in het Deltagebied in 1987. Gestencild verslag, Middelburg.
- Meire, P. en D. Develter. 1988. Macrozoöbenthos van de Westerschelde: Eerste overzicht van de resultaten van de macrozoöbenthos bemonstering najaar 1987 in het kader van het projekt SAWES. Rapport Rijksuniversiteit Gent, Labo voor ecologie der dieren, zoögeografie en natuurbehoud, Gent.
- Mills, J.A. 1979. Factors affecting the egg size of Red-billed gulls *Larus novaehollandiae scopulinus*. *Ibis* 121: 53-67.
- Mineau, P., G.A. Fox, R.J. Norstrom, D.V. Weseloh, D.J. Hallett, en J.A. Ellenton. 1984. Using the herring gull to monitor levels and effects of organochlorine contamination in the Canadian Great Lakes. In: Dr. Jerome O. Nriagu en Milagros S. Simmons, eds., *Toxic contaminants in the Great Lakes*, 437-452. John Wiley and Sons, Inc.
- Moerland, G. 1987. Het Schelde-estuarium. In *Westerschelde studies: studierapport Nr. 9, deel 1 (73 pp.) en deel 2 (71 pp.)*.
- Moore, N.W. en J. O'G. Taton. 1965. Organochlorine insecticide residues in the eggs of sea birds. *Nature* 207: 42-43.

- Mudge, G.P. en P.N. Ferns. 1982. The feeding ecology of five species of gulls (Aves: Larini) in the inner Bristol Channel. *J. Zool. Lond.* 197: 497-510.
- Murphy, M.T. 1986. Body size and condition, timing of breeding, and aspects of egg production in Eastern Kingbirds. *Auk* 103: 465-476.
- Muus, B.J. 1967. The fauna of Danish estuaries and Lagoons: Distribution and ecology of dominating species in the shallow reaches of the mesohaline zone. *Meddelelser Danmarks Fiskeri- og Havundersogelser ny serie: Bind 5, nr. 1.*
- Newton, I. 1979. Population ecology of raptors. Poyser, Berkhamsted.
- Nisbet, I.C.T. 1973. Courtship-feeding, egg-size and breeding success in common terns. *Nature* 241: 141-142.
- Nisbet, I.C.T. 1978. Dependence of fledging success on egg-size, parental performance and egg-composition among Common and Roseate Terns, *Sterna hirundo* and *S. dougallii*. *Ibis* 120: 207-215.
- Norheim, G. en B. Kjos-Hanssen. 1984. Persistent chlorinated hydrocarbons and mercury in birds of the west coast of Spitsbergen. *Environ. Pollut. (Series A)* 33: 143-152.
- Ohlendorf, H.M., R.W. Risebrough, en K. Vermeer. 1978. Exposure of marine birds to environmental pollutants. U.S. Fish Wildl. Serv., Wildlife Research Report 9. 40 pp.
- Opperhuizen, A., E.H.G. Evers, en O. Hutzinger. 1984. Environmental fate and monitoring of organic micropollutants. *Fresenius Z. Anal. Chem.* 319: 137-140.
- Orians, G. 1972. Ecological aspects of behaviour. In: Farne, King en Parker, eds. *Avian Biology I*: 513-546.
- Owen, R.B. 1970. The bioenergetics of captive blue-winged teal under controlled and outdoor conditions. *Condor* 72: 153-163.
- Palmer, R.S. 1941. A behaviour study of the common tern. *Proc. Boston Soc. Nat. Hist.* 42(1): 1-119.

- Parslow, J.L.F., D.J. Jefferies, en H.M. Hanson. 1973. Gannet mortality incidents in 1972. *Mar. Poll. Bull.* 4(3): 41-44.
- Parsons, J. 1970. Relationship between egg size and post-hatching chick mortality in the Herring Gull (*Larus argentatus*). *Nature, Lond.* 228: 1221-1222.
- Parsons, J. 1972. Egg size, laying date and incubation period in the herring gull. *Ibis* 114: 536-541.
- Patterson, I.J. 1965. Timing and spacing of broods in the Black-headed gull (*Larus ridibundus*). *Ibis* 107: 433-459.
- Paulussen, J. 1981. Broedbiologie, postnatale groei en energiebehoefte van jonge kokmeeuwen *Larus ridibundus* Linnaeus (Aves: Laridae). Proefschrift Doctor in de Wetenschappen, Katholieke Universiteit Leuven. 259 pp.
- Peakall, D.B. 1975. PCB's and their environmental effects. *Crit. Rev. Environ. Control* 5: 469-508.
- Perrins, C.M. 1970. The timing of birds' breeding seasons. *Ibis* 112: 242-255.
- Platenkamp, G.A.J. 1983. Verspreiding, biomassa en groei van epi- en hyperbenthische macrocrustaceeën in het Grevelingenmeer. Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek, Yerseke. Studentenverslagen nr. D6- 1983, 94 pp.
- Porter, R.D. en S.N. Wiemeyer. 1972. DDE at low dietary levels kills captive American kestrels. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 8(4): 193-199.
- Prouty, R.M., J.E. Peterson, L.N. Locke, en B.M. Mulhern. 1975. DDD poisoning in a loon and the identification of the hydroxylated form of DDD. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 14(4): 385-389.
- Raveling, D.G. en E.A. Lefebre. 1967. Energy metabolism and the theoretical flight range of birds. *Bird Banding* 38: 97-113.
- Roggeman, W. 1970. The migration of *Larus ridibundus* ringed as chick in the north of Belgium. *Giervalk* 60: 301-321.

- Scholten, M.C.T., en E.M. Foekema. 1988. Onderzoek naar de effecten van een verhoogd gehalte aan microverontreinigingen in het voedsel, op de conditie en voortplanting van watervogels. MT-TNO rapport, nr. 288/145, 34 pp.
- Shaw, P. 1985. Brood reduction in the Blue-eyed Shag *Phalacrocorax atriceps*. Ibis 127: 476-494.
- Sovon. 1987. Atlas van de Nederlandse Vogels. SOVON, Arnhem.
- Spaans, A.L. 1967. Enkele gegevens over het begin van de broedtijd van de kokmeeuw (*Larus ridibundus*) in ons land. Limosa 1-3: 143-144.
- Spaans, A.L. 1971. On the feeding ecology of the Herring Gull *Larus argentatus* Pont. in the northern part of the Netherlands. Ardea 59: 73-188.
- Swennen, C. 1971. Het voedsel van de groenpootruiter *Tringa nebularia* tijdens het verblijf in het Nederlandse Waddengebied. Limosa 44: 71-83.
- Teixeira, R.M. 1979. Atlas van de Nederlandse broedvogels. Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten, 's Graveland.
- Thompson, D.B.A, D.J. Curtis, en J.C. Smyth. 1986. Patterns of association between intertidal invertebrates and estuarine birds. Proc. Roy. Soc. Edinb.
- Tucker, V.A. 1969. The energetics of bird flight. Scientific American 220(5): 70-78.
- Tumasonis, C.F., B. Bush, en F.D. Baker. 1973. PCB levels in egg yolks associated with embryonic mortality and deformity of hatched chicks. Arch. Environ. Contam. Toxicol. 1(4): 312-324.
- Vaas, K.F. 1978. Veranderingen in de visfauna van de Grevelingen tussen de jaren 1960 en 1976. Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek, Yerseke. Rapporten en verslagen nr. 1978-4, 26 pp.
- Vader, W.J.M. 1964. A preliminary investigation into the reactions of the infauna of the tidal flats to tidal fluctuations in water level. Neth. J. Sea Res. 2: 189-222.
- Van Schaik, A. en D.J. De Jong. 1988. De vegetatie van buitendijkse terreinen langs de Westerschelde. Nota RWS Dienst Getijdewateren (DGW), Middelburg.

- Veen, J. 1977. Functional and causal aspects of nestdistribution in colonies of the sandwich tern (*Sterna s. sandvicensis* Lath.). Brill, Leiden.
- Vermeer, K. 1969. Egg measurements of California and Ring-billed Gull eggs at Miquelon Lake Alberta in 1965. *Wilson Bull.* 81: 102-103.
- Vermeer, K. en L.M. Reynolds. 1970. Organochlorine residues in aquatic birds in the Canadian prairie provinces. *Can. Field-Nat.* 84(2): 117-130.
- Vernon, J.D.R. 1970. Feeding Habitats and Food of the Black-headed and Common Gulls. Part 1. Feeding habitats. *Bird Study* 17: 287-296.
- Vernon, J.D.R. 1972. Feeding Habitats and Food of the Black-headed and Common Gulls. Part 2. Food. *Bird Study* 19: 173-186.
- Viksne, J.A. en M. Janaus. 1980. Breeding succes of the Black-headed gull *Larus ridibundus* in relation to the nesting time. *Ornis Fenn.* 57: 1-10.
- Voous, K.H. 1960. Atlas van de Europese vogels. Elsevier, Amsterdam.
- Ward, P. en A. Zahavi. 1973. Importance of certain assemblages of birds as "information-centres" for food-finding. *Ibis* 115: 517-534.
- West, G.C. 1960. Seasonal variation in the energy balance of the tree sparrow in relation to migration. *Auk* 77: 306-329.
- Wolff, W.J., A.M.M. van Haperen, A.J.J. Sandee, H.J.M. Baptist, en H.L.F. Saeijs. 1975. The trophic role of birds in the Grevelingen estuary, The Netherlands, as compared to their role in the saline lake Grevelingen. 10th European Symposium on Marine Biology, Ostend, Belgium. Vol. 2: 673-689.
- Ytreberg, M.J. 1956. Contribution to the breeding biology of the Black-headed gull (*Larus ridibundus* L.) in Norway. *Mytt. Mag. Zool.* 4: 5-106.
- Zwarts, L. 1974. Vogels van het brakke getijdegebied; ecologische onderzoeken op de Ventjagersplaten. 212 pp. Bondsuitgeverij van de jeugdbonden voor natuurstudie (njn, cjn, en kjn).