

Variatie in legselgrootte en eivolume bij Noordse Stern *Sterna paradisaea*, Visdief *S. hirundo* en Grote Stern *S. sandvicensis*

Variation in clutch size and egg volume in Arctic Tern *Sterna paradisaea*, Common Tern *S. hirundo* and Sandwich Tern *S. sandvicensis*

ERIC W. M. STIENEN & ALLIX BRENNINKMEIJER

Vogelsoorten hebben een specifieke legsel- en eigrootte (Lack 1968). Toch bestaan er binnen een soort soms grote verschillen in deze parameters. Deze verschillen kunnen het gevolg zijn van een aantal factoren, zoals individuele variatie, het tijdstip van broeden, de legvolgorde, de kolonie-grootte of de voedselbeschikbaarheid (o.a. Coulson 1963, Nisbet 1973, Nisbet & Cohen 1975, Parsons 1975a, Coulson & Horobin 1976, Veen 1977, O'Conner 1979, Ryder 1980).

Bij verscheidene sternsoorten worden de legsel- en eigrootte in verband gebracht met de beschikbaarheid en de kwaliteit van het voedsel, de kolonie-grootte en de leeftijd van het vrouwtje (Lemmetyinen 1973b, Nisbet 1973, Nisbet & Cohen 1975, Coulson & Horobin 1976, Veen 1977, Nisbet 1978a, Hays 1978, Mathiasson 1980, Nisbet *et al.* 1984). In het onderhavige onderzoek wordt de variatie in legselgrootte en eivolume bij de op Griend broedende sterns beschreven en zal worden nagegaan of eventuele verschillen tussen jaren kunnen wijzen op verschillen in voedselbeschikbaarheid.

Studiegebied

Griend, een klein onbewoond eiland in het midden van het Nederlandse Waddengebied, is tot het einde van de achttiende eeuw bewoond geweest door de mens (Brouwer *et al.* 1950, Veen & van de Kam 1988, Janssen *et al.* 1994). Omdat Griend verloren dreigde te gaan in zee, is in 1987/88 ten noorden en westen van het eiland een 2500 m lange dijk aangelegd, waardoor het eiland werd vergroot tot 35 ha (Veen & van de Kam 1988, Essink & Bosch 1993). Door natuurlijke afzetting van zand is het potentiële broedgebied verder vergroot tot 57 ha in 1994 (Brenninkmeijer & Stienen 1994a). Griend herbergt van oudsher een aanzienlijk deel van de in Nederland broedende Noordse Sterns, Visdieven en Grote Sterns. Tegenwoordig broedt meer dan 50% van de Noordse Sterns, ongeveer 20% van de Visdieven en 75% van de Grote Sterns op Griend (Brenninkmeijer & Stienen 1992a, Stienen & Brenninkmeijer 1992, Veen 1994), respectievelijk 0.3%, 3% en 20% van de Europese populaties (Rose & Scott 1994).

Materiaal en methoden van onderzoek

Eimaten In 1992-94 zijn respectievelijk 7, 0 en 43 nesten van de Noordse Stern, 90, 33 en 24 nesten van de

Visdief en 722, 490 en 372 nesten van de Grote Stern gemerkt door op korte afstand van het nest een genummerd stokje te plaatsen. De eieren van nesten met één ei zijn gemerkt met een watervaste stift (eerste ei: a-ei, het tweede b enz.). Iedere drie dagen zijn de nesten gecontroleerd en zijn de nieuwe eieren gemerkt. In enkele gevallen werden bij een nestcontrole twee nieuwe eieren gevonden, waardoor de legvolgorde onbekend was. Bij de analyses zijn alleen eieren met bekende legvolgorde betrokken. Ongeveer twee weken nadat een nest was gevonden, zijn de lengte en de breedte van de eieren gemeten met een schuifmaat (met een nauwkeurigheid van 0.1 mm). In 1993 zijn de eieren van 378 extra nesten van de Grote Stern gemeten. Omdat van deze extra legsels niet altijd het oorspronkelijke aantal eieren bekend is, zijn deze alleen bij de berekening van de eimaten gebruikt en niet bij de berekening van de legselgrootte.

Eivolume Het volume van 14 eieren van de Noordse Stern, vijf eieren van de Visdief en 21 eieren van de Grote Stern is bepaald door de eieren onder te dompelen in water. Aan de hand van de verplaatste waterkolom is het eivolume (inclusief eischaal) berekend. Met de formule $V = k \times l \times b^2$ (V =volume van het ei in ml, k =constante, l =lengte van het ei in cm, b =breedte van het ei in cm) is per soort de gemiddelde waarde van de constante k berekend.

Resultaten

Volume van de eieren De constante k is een soortspecifieke parameter en wordt gezien als een indicator voor de vorm van de eieren. Voor geheel ronde eieren zou de waarde van k 0.5236 bedragen (het volume van een bol bedraagt $4/3\pi r^3$). Voor de meeste eieren ligt k in de buurt van de 0.51 (Westerkov 1950, Spaans & Spaans 1975, Hoyt 1979, Manning 1979). De gemiddelde k -waarde is voor de drie bestudeerde soorten sterns iets kleiner dan 0.51 (tabel 1). Deze k -waarden

Tabel 1. De k -waarde van eieren van Noordse Stern, Visdief en Grote Stern op Griend (SD = standaardafwijking, N = aantal gemeten eieren). *K-values of the eggs of Arctic, Common and Sandwich Tern at Griend (SD = standard deviation, N = number of eggs measured).*

	k	SD	N
Noordse Stern <i>Arctic Tern</i>	0.5081	0.0104	14
Visdief <i>Common Tern</i>	0.5074	0.0103	5
Grote Stern <i>Sandwich Tern</i>	0.5078	0.0100	21

Tabel 2. Eimaten van Noordse Stern, Visdief en Grote Stern op Griend (standaard deviatie tussen haakjes, N = aantal gemeten eieren). *Measurements of eggs of Arctic, Common and Sandwich Terns at Griend (standard deviation in brackets, N = number of eggs measured).*

Legvolgorde eieren <i>Laying sequence</i>	Lengte (mm) <i>Length (mm)</i>	Breedte (mm) <i>Width (mm)</i>	Volume (ml) <i>Volume (ml)</i>	N
<i>Noordse Stern Arctic Tern</i>				
a	42.25 (1.51)	29.97 (0.76)	19.29 (1.20)	36
b	41.32 (1.59)	29.73 (0.67)	18.57 (1.16)	37
<i>Visdief Common Tern</i>				
a	41.90 (1.80)	30.69 (0.73)	20.05 (1.46)	65
b	41.60 (1.80)	30.68 (0.72)	19.89 (1.47)	64
c	41.51 (1.74)	30.21 (0.82)	19.25 (1.51)	70
<i>Grote Stern Sandwich Tern</i>				
a	52.12 (1.80)	36.86 (0.97)	35.98 (2.37)	1061
b	50.75 (1.85)	36.00 (0.90)	33.43 (2.13)	1061

zijn gebruikt om het volume van de overige eieren te berekenen.

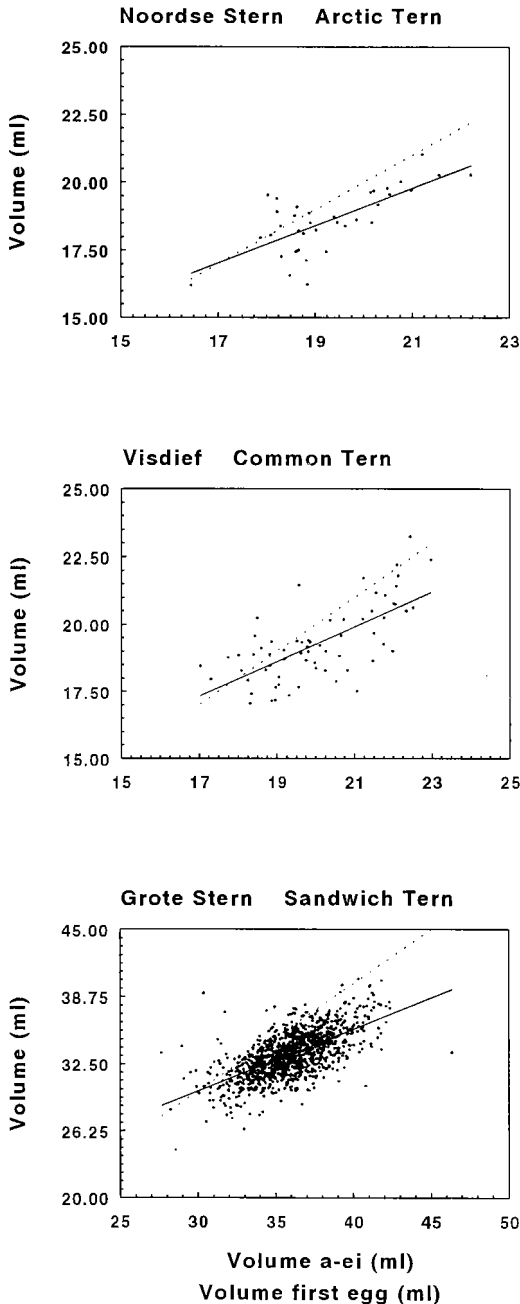
Variatie binnen een legsel Bij het vinden van een legsel weet men nooit zeker of er reeds eieren uit het nest zijn verdwenen. Om predatie zoveel mogelijk uit te sluiten, zijn we bij de hierna volgende analyses uitgegaan van nesten met een maximaal aantal eieren (twee eieren per nest voor de Noordse en Grote Stern en drie eieren per nest voor de Visdief). Bij de Grote Stern zijn ook enkele legfels met meer dan twee eieren gevonden. Er zijn goede redenen om aan te nemen dat het hier nesten met meer dan één vrouwtje betreft (zie legselgrootte), zodat drielegfels niet in de analyse zijn opgenomen. Noordse Sterns leggen soms drie eieren (Cramp 1985), maar in onze steekproef bedroeg de maximale legselgrootte twee eieren per nest.

Het volume van het a-ei is bij de Noordse en Grote Stern groter dan het volume van het b-ei (tabel 2) (Student's t-test, $t=2.60$ en 26.13 , $P < 0.05$). Bij de Visdief is het volume van het a-ei iets kleiner dan het volume van het b-ei, maar dit verschil is niet significant (Student's t-test; $P > 0.05$). Het c-ei is wel significant kleiner dan het a-ei (Student's t-test, $t=3.54$, $P < 0.05$). De verschillen in volume worden bij de Visdief geheel veroorzaakt door verschillen in de breedte van de eieren (Student's t-test, $t=3.62$ en 21.07 , $P < 0.05$); de lengtes van de afzonderlijke eieren binnen een nest verschillen niet van elkaar (Student's t-test; $P > 0.05$ in alle gevallen). Bij de Noordse Stern daarentegen worden de verschillen in volume bepaald door verschillen in de lengte van de eieren (Student's t-test, $t=2.57$, $P < 0.05$). De a-eieren van de Grote Stern verschillen zowel in lengte als in breedte van de b-eieren (Student's t-test; lengte: $t=17.26$, $P < 0.05$; breedte: $t=21.06$, $P < 0.05$). Eimaten en verschillen tussen de a-, b- en c-eieren van een

legsel komen voor alle drie de soorten overeen met die uit de literatuur (Gemperle & Preston 1955, Cramp 1985), hoewel Monaghan *et al.* (1989) iets kleinere eimaten geven voor de Noordse Stern in Engeland (a-ei: 40.1×29.3 mm; b-ei: 39.6×29.1 mm).

Het volume van het laatst gelegde ei vertoont voor alle drie de soorten een positief verband met het volume van het eerst gelegde ei (figuur 1). Het verschil tussen het a-ei en het laatst gelegde ei neemt echter toe naarmate het a-ei groter wordt. Met andere woorden, een extra investering in het a-ei betekent weliswaar ook een extra investering in het laatste ei, maar de investering is niet evenredig over de eieren verdeeld. De volume-toename van het laatst gelegde ei gaat minder snel dan de toename van het eerst gelegde ei en het absolute verschil (in ml) tussen het eerst en het laatst gelegde ei neemt dus toe naarmate de eieren groter zijn.

Verschillen tussen soorten Het onderscheiden van nesten van Visdieven en Noordse Sterns is niet altijd even gemakkelijk. De meest opmerkelijke verschillen zijn het aantal eieren (een drielegsel is meestal afkomstig van een Visdief (Cramp 1985)), de kleur van de eieren (Noordse Sterns leggen vaak blauwachtige eieren, terwijl die van Visdieven meestal bruiner van kleur zijn) en het biotoop waarin het nest zich bevindt (Noordse Sterns broeden doorgaans in meer zandige gebieden met weinig vegetatie, terwijl Visdieven vooral voor gebieden met iets meer vegetatie kiezen). Daarnaast bestaan er verschillen in eimaten (tabel 2). Visdieven leggen gemiddeld grotere eieren dan Noordse Sterns. Weliswaar hebben ze dezelfde lengte (Student-Newman-Keuls multiple range test, $P > 0.05$), maar de breedte en het volume van de eieren van Visdief zijn groter dan die van de Noordse Stern (Student-Newman-Keuls multiple range test, $P < 0.05$). Al-



Figuur 1. De relatie tussen het volume van het eerst gelegde ei en dat van het laatst gelegde ei voor drie sternsoorten (Noordse Stern: Pearson regressie, $r^2=0.52$, $P < 0.01$, Visdief: $r^2=0.46$, $P < 0.01$, Grote Stern: $r^2=0.41$, $P < 0.01$). $Y=x$ voor de gestippelde lijn. *The relationship between the volume of the first egg and that of the last-laid egg in Arctic, Common and Sandwich Tern. $Y=x$ for dashed line.*

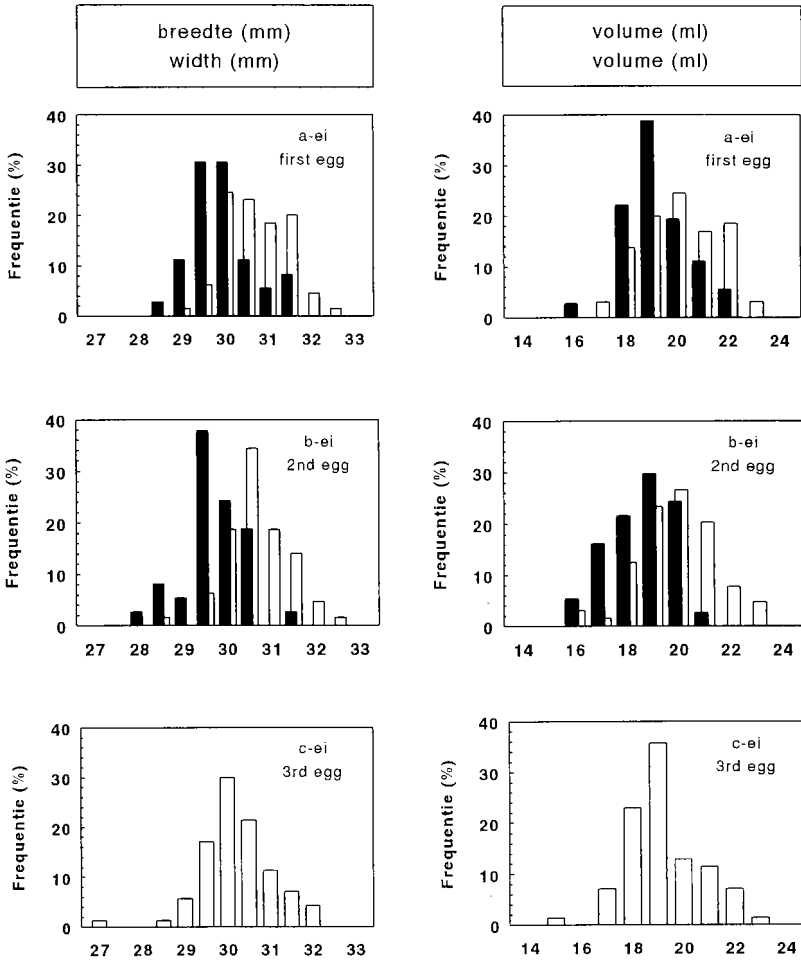
leen het a-ei van de Noordse Stern komt in breedte en volume overeen met het c-ei van de Visdief (Student-Newman-Keuls multiple range test, $P > 0.05$). Let wel dat het hier gemiddelde waarden betreft. In de maten van individuele eieren zit een grote overlap tussen de beide soorten (figuur 2).

Verschillen tussen jaren Het volume van a-eieren van de Grote Stern (ANOVA, $F_{2,1059}=3.6$, $P < 0.05$) en de Noordse Stern (ANOVA, $F_{2,34}=5.6$, $P < 0.05$) verschilde tussen de jaren, dat van de Visdief niet (ANOVA, $P > 0.05$) (figuur 3). Bij de Noordse en de Grote Stern waren de a-eieren in 1994 groter dan in 1992-1993 (Student-Newman-Keuls multiple range test, $P < 0.05$) (zie echter ook relatie met legdatum). Bij alle drie sternsoorten had het jaar geen significant effect op het volume van de b-eieren (ANOVA, $P > 0.05$ in alle gevallen).

Relatie met de legdatum Van sterns is bekend dat eieren die later in het seizoen gelegd zijn, kleiner zijn dan vroeg gelegde eieren (Nisbet *et al.* 1984). We vonden een dergelijk verband tussen volume en legdatum alleen bij de Grote Stern (Pearson regressie, $N=884$, $r^2=0.03$, $P < 0.01$; figuur 4). Uit figuur 4 blijkt dat de volumes van eieren die na dag 135 (15 mei) zijn gelegd alle afkomstig zijn uit 1992 en 1993; in 1994 zijn geen laat-gelegde eieren gemeten. Waren de eieren van de Grote Stern in 1994 dan inderdaad groter dan in 1992 en 1993 (zie boven) of was dat een effect van het ontbreken van laatgelegde eieren? Een covariantanalyse met dagnummer als covariant laat zien, dat bij de Grote Stern het dagnummer significant bijdraagt aan het verklaren van de variantie (ANCOVA, $F_{1,1762}=133.0$, $P < 0.01$) en het jaar niet (ANCOVA, $P > 0.05$). Het feit dat de eieren in 1994 gemiddeld groter waren wordt dus veroorzaakt doordat in 1994 geen laatgelegde eieren in de steekproef zijn opgenomen. Bij de overige twee sternsoorten was het dagnummer niet van invloed op het volume van de eieren (ANCOVA, $P > 0.05$).

Legselgrootte Tot nu toe zijn we uitgegaan van legfels met een maximale legselgrootte. De nu volgende analyses hebben betrekking op alle gemerkte nesten (zie materiaal en methoden van onderzoek).

De verdeling van de legfels over de verschillende legselgroottes (X^2 , $P > 0.05$) en de gemiddelde legselgrootte (ANOVA, $P > 0.05$) waren voor de Noordse Stern en de Visdief in alle jaren gelijk (tabel 3). Bij de Grote Stern was er echter wel een significant verschil tussen de jaren in de verdeling over de verschillende legselgroottes ($X^2=12.6$, $df=4$, $P < 0.01$) en de gemiddelde legselgrootte (ANOVA, $F_{2,1565}=6.3$, $P < 0.01$). Het aandeel van één-legfels was in 1993 relatief groot, zodat de



Figuur 2. De frequentieverdeling van de eibreedte en het eivolume van de eieren van Noordse Stern (donkere balken) en Visdief (lichte balken). *Frequency distribution of egg width and egg volume in Arctic (black bars) and Common Tern (light bars).*

gemiddelde legselgrootte in dat jaar kleiner was dan in de twee andere jaren (Student-Newman-Keuls multiple range test, $P < 0.05$).

Variatie in legselgrootte bij de Grote Stern Omdat alleen bij de Grote Stern significante verschillen in legselgrootte tussen de jaren zijn gevonden (waarschijnlijk door de grotere steekproef), gaan we alleen bij deze soort nader in op de verschillen in legselgrootte.

Nesten met één ei Het is mogelijk, dat er in nesten met één ei vóór de eerste of tussen de eerste en de tweede nestcontrole eipredatie heeft plaatsgevonden (om de drie dagen vond een nestcontrole plaats). De Mayfield-methode (Beintema 1992) biedt in dit geval geen uitkomst, omdat alle legfels vrijwel meteen na het leggen van het eerste ei gevonden zijn.

Volgens Veen (1977) is de predatie relatief hoog als het legsel nog niet compleet is. Vanaf de vierde dag na het leggen van het eerste ei is de predatiekans relatief klein omdat de ouders dan vaker

bij het nest zijn. Aangezien het b-ei twee tot vier dagen na het a-ei wordt gelegd (Veen 1977), zal de predatie tijdens de eerste dagen vooral het a-ei betreffen. Volgens verwachting is een ei uit een één-legsel (35.47 ± 2.62 ml) gemiddeld kleiner dan het a-ei uit een twee-legsel (35.98 ± 2.37 ml) (Student's t-test, $t=3.52$, $P < 0.001$). Het verschil is echter klein en het volume van één-legsels komt niet in de buurt van het volume van een b-ei (33.43 ± 2.13 ml). Predatie verklaart blijkbaar slechts voor een beperkt deel het verschil in eivolume tussen één-legsels en a-eieren uit twee-legsels (waarbij we ervan uitgaan dat het eivolume onafhankelijk is van de legselgrootte). Op grond van het gemiddelde volume kan berekend worden dat 80% van de één-legsels echte a-eieren zijn geweest. Gezien de geringe predatiekans na vier dagen broeden (Veen 1977), is het niet aannemelijk dat in veel van deze nesten nog een b-ei heeft gelegen. In 20% van de gevallen betreft een één-legsel waarschijnlijk een b-ei en was er dus eigenlijk sprake van een twee-legsel. Wanneer we hiervoor corrigeren, zou de legselgrootte gemiddeld over

Tabel 3. Legselgrootte van Noordse Stern, Visdief en Grote Stern in 1992-94. *Clutch sizes of Arctic, Common and Sandwich Terns in 1992-94.*

Jaar Year	Legselgrootte Clutch size				Gemiddelde Mean
	1	2	3	4	
Noordse Stern Arctic Tern					
1992	2	7			1.78
1993					
1994	5	38			1.88
Visdief Common Tern					
1992	19	26	45		2.29
1993	3	13	17		2.42
1994	3	7	14		2.46
Grote Stern* Sandwich Tern					
1992	240	463	18	1	1.66
1993	213	273	3	1	1.56
1994	128	241	3		1.65

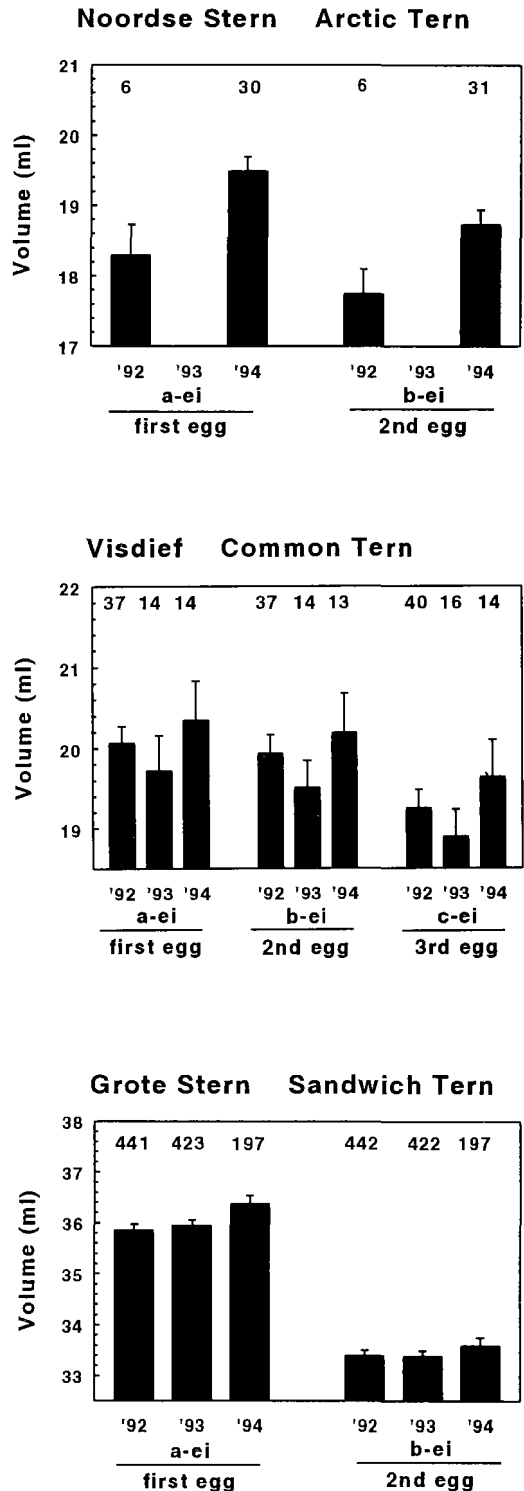
* = legfels met meer dan twee eieren en de 378 extra nesten zijn in de berekening van de gemiddelde legselgrootte buiten beschouwing gelaten. *Clutches with more than two eggs excluded*

de drie jaren 1.70 eieren per nest zijn geweest, in plaats van 1.63 eieren per nest.

Nesten met meer dan twee eieren Van de 24 nesten met drie eieren is van één nest niets bekend over de eimaten en is de legvolgorde slechts gedeeltelijk bekend, zodat dit nest buiten de analyse is gehouden. Van de overige 23 nesten met drie eieren betrof het in 19 gevallen nesten waarvan het eerst gelegde ei binnen drie dagen was geprepareerd, waarna binnen zes dagen twee nieuwe eieren in het nest lagen. Het tweede en derde ei uit deze 19 drie-legfels waren gemiddeld even groot (respectievelijk 36.58 ± 1.71 ml en 33.50 ± 1.45 ml) als het eerste ei en het tweede ei uit een twee-legsel. Dit duidt erop dat het paar dat het eerste (en mogelijk ook het niet gevonden tweede) ei heeft gelegd het nest heeft verlaten nadat het legsel was geprepareerd. Waarschijnlijk is hetzelfde nestkultje vervolgens in gebruik genomen door een nieuw paar, dat twee nieuwe eieren in het nest heeft gelegd. Het is ook mogelijk dat hetzelfde paar twee nieuwe eieren heeft geproduceerd.

Twee drie-legfels betroffen eveneens nesten waarvan het eerste ei binnen drie dagen geprepareerd was, waarna binnen zes dagen twee nieuwe eieren in hetzelfde nest verschenen. In deze gevallen was het tweede ei echter kleiner dan het derde ei (respectievelijk 34.73 ± 0.10 ml en 36.28 ± 0.44 ml). Het is mogelijk dat dit de uitzonderingen zijn waarbij het a-ei kleiner is dan het b-ei (7% van alle twee-legfels), maar het is ook mogelijk dat het tweede ei van een eerste vrouwtje afkomstig is geweest en het derde ei van een tweede vrouwtje.

Dan resten er nog twee drie-legfels waarvan het



Figuur 3. Het volume van eieren van de Noordse Stern, de Visdief en de Grote Stern in de verschillende jaren. De getallen boven de balken geven de grootte van de steekproef aan. *Egg volume of Arctic, Common and Sandwich Tern in the three study years. Numbers indicate sample size.*



Grote Sterns (E. Stien) Sandwich Terns *Sterna sandvicensis*

eerste en het tweede ei volgens het normale leginterval (ongeveer 3 dagen tussen het eerste en het tweede ei) zijn gelegd, maar waar in hetzelfde nestkuiltje veel later een derde ei is verschenen. Daarbij waren in één geval de eerste twee eieren reeds gepredeerd en waarschijnlijk had het eerste paar het nest reeds verlaten toen een nieuw paartje het derde ei in hetzelfde kuiltje had gelegd. In het andere geval was één ei reeds gepredeerd toen het derde ei in het nest verscheen. Mogelijk was hier

eveneens sprake van twee vrouwtjes of is er een ei van een nabij broedend paar in het nest gerold.

Bij één vierlegsel hebben we met zekerheid kunnen vast stellen dat er sprake was van één mannetje en twee vrouwtjes. In dit geval hebben alle drie de ouders deelgenomen aan het bebroeden van de eieren en het grootbrengen van de jongen. Deze drie ouders bleken in staat om twee kuikens groot te brengen, hetgeen we bij conventionele paren nooit hebben waargenomen. Een

Tabel 4. Broedsucces (aantal vliegvlugge kuikens per paar) van Noordse Stern en Visdief op Griend in vergelijking tot buitenlandse kolonies. *Breeding success (fledged chicks per pair) of Arctic and Common Tern at Griend compared to colonies abroad.*

Plaats (Land) <i>Place (Country)</i>	Periode <i>Period</i>	Kuikens p.paar <i>Chicks p.pair</i>	Bron <i>Source</i>
<i>Noordse Stern Arctic Tern</i>			
Griend (NL)	1981-92	0.2	Brenninkmeijer & Stienen 1992
Griend (NL)	1993	0.3	Brenninkmeijer & Stienen 1993
Griend (NL)	1994	0.6	Brenninkmeijer & Stienen 1994a
Finland	1965-68	0.91	Lemmetyninen 1973a
Québec (Canada)	1984	1.25	Chapdelaine <i>et al.</i> 1985
<i>Visdief Common Tern</i>			
Griend (NL)	1981-92	0.3	Brenninkmeijer & Stienen 1992
Griend (NL)	1993	0.5	Brenninkmeijer & Stienen 1993
Griend (NL)	1994	0.8	Brenninkmeijer & Stienen 1994a
Finland	1965-68	1.46	Lemmetyninen 1973a
Minsener Oldeoog (D)	1981-90	0.85	Becker 1992
Massachusetts (USA)	1940-56	1.1	Nisbet 1978b
Massachusetts (USA)	1970-75	0.9	Nisbet 1978b
Québec (Canada)	1984	1.24	Chapdelaine <i>et al.</i> 1985

tweede nest met vier eieren betrof waarschijnlijk twee verschillende paren, die niet gelijktijdig hebben gebroed. Nadat de eerste twee eieren uit het nest waren gepredeerd, zijn er twee nieuwe eieren in hetzelfde nest gelegd. Waarschijnlijk heeft het eerste paar na predatie het nest verlaten.

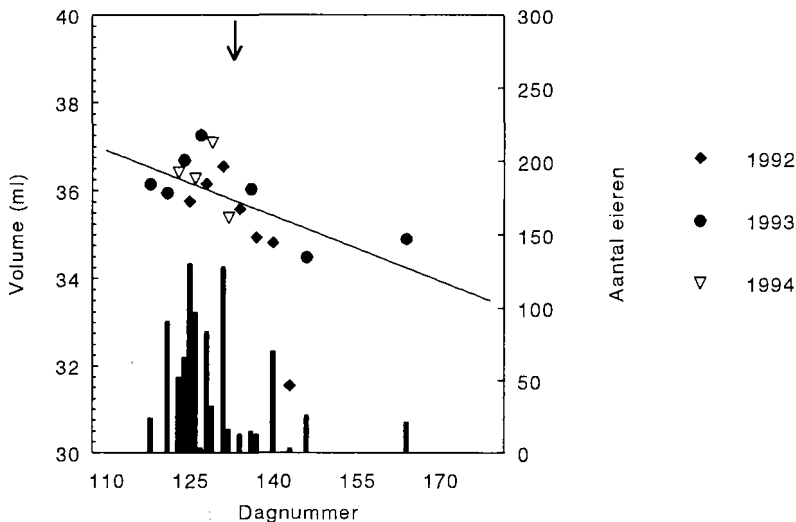
Discussie

Legselgrootte en eivolume Men zou kunnen veronderstellen dat de verschillen in legselgrootte en eimaten het gevolg zijn van verschillen in leeftijd van de individuen. Bij de drie onderzochte sternsoorten vestigen jonge, onervaren individuen (individuen die drie jaar of minder broedervaring hebben) zich doorgaans later in het seizoen. Deze jonge vogels hebben een kleinere legselgrootte en leggen kleinere eieren (Veen 1977, Hays 1978, Nisbet 1978a, Nisbet *et al.* 1984). Wij vonden echter geen effect van legdatum op de grootte van de eieren bij de Noordse Stern en de Visdief. De onderzochte nesten van de Noordse Stern en de Visdief werden in alle jaren tijdens de piek van de eileg gevonden. Het is dus aannemelijk dat het in onze steekproef voornamelijk om ervaren vogels ging. Bij de Grote Stern zijn gedurende het gehele seizoen eieren gemeten. Bij deze soort was de legdatum wel van invloed op de grootte van de eieren. Daarnaast zou de grootte van de onderzochte kolonie van invloed kunnen zijn op de eimaten. Maar aangezien alle steekproeven in relatief grote kolonies zijn genomen (meer dan 100 nesten voor kolonies van de Noordse Stern en de Visdief en meer dan 200 nesten voor kolonies van de Grote Stern) is dit verder niet getest.

Bij veel vogelsoorten is de voedselsituatie van invloed op de legselgrootte of het volume van de eieren. Er zijn verschillende aanwijzingen, dat in

1992-94 ook bij de sterns op Griend grote fluctuaties in de voedselsituatie hebben plaatsgevonden. Zo was de voedselopname door de kuikens van de Grote Stern in 1992 laag ten opzichte van 1993 (Stienen & Brenninkmeijer 1994, 1994b) en varieerde het broedsucces van de Noordse Stern en de Visdief sterk (tabel 4). Deze verschillen doen een verandering in het voedselaanbod vermoeden. Toch bleven eivolume en legselgrootte constant over de jaren. Alleen bij de Noordse Stern hebben we verschillen in eivolume en alleen bij de Grote Stern verschillen in legselgrootte tussen de jaren gevonden. Het lijkt er dus op dat de ei- en legselgrootte bij deze sterns de heersende voedselsituatie niet reflecteren. Monaghan *et al.* (1992) vonden hetzelfde voor Noordse Sterns in Engeland, waar een verbetering van de voedselsituatie geen effect had op de legselgrootte of eimaten. Deze auteurs stellen een mechanisme voor waarin de heersende voedselsituatie de conditie van de oudervogels beïnvloedt. Sterns in slechte conditie verlaten hun broedsel in een vroege fase (Monaghan *et al.* 1989). Ten tijde van een goede voedselsituatie zullen slechts weinig sterns hun broedsel verlaten en zal het broedsucces hoog zijn. Het broedsucces van Noordse Stern en Visdief op Griend was in 1994 beter dan in de periode 1981-92 (tabel 4). In vergelijking met sommige buitenlandse kolonies was het broedsucces van deze sterns ook in 1994 laag (tabel 4). Naar alle waarschijnlijkheid was de voedselsituatie in 1994 voor de Noordse Stern en de Visdief weliswaar beter, maar lang niet optimaal.

Een verbetering van de voedselsituatie van 1993 ten opzichte van 1992 (Stienen & Brenninkmeijer 1994, 1994b) werd ook bij de Grote Stern niet gereflecteerd in de legselgrootte of de eimaten. Een opvallend verschil met de Noordse Stern en de Visdief was, dat de verbetering van de voed-

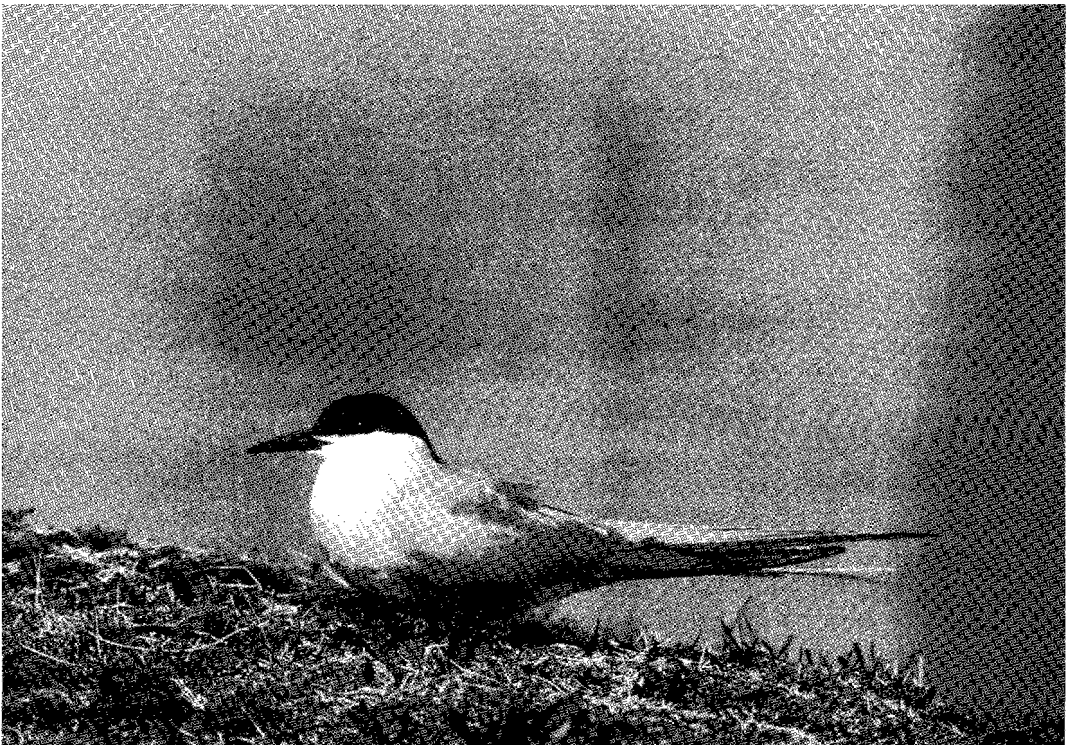


Figuur 4. Relatie tussen de legdatum en het gemiddelde volume van de a-eieren van de Grote Stern (linker y-as, symbolen) en het aantal gemeten eieren (rechter y-as, balken). De regressielijn is berekend aan de hand van alle data. De pijl geeft dagnummer 135 (15 mei) weer. *Relationship between laying date and the volume of a-eggs in Sandwich Terns (left axis, symbols) and the number of eggs measured (right axis, bars).*

selsituatie bij de Grote Stern geen effect had op het broedsucces, dat in 1992 zelfs hoger was dan in 1993 (Brenninkmeijer & Stienen 1992b, 1993). Van andere soorten is bekend dat kuikens met een lage groeisnelheid of een slechte conditie een geringere overlevingskans hebben na het uitvliegen dan hun goed groeiende soortgenoten (Garnett 1981, Kremmentz *et al.* 1989, Smith *et al.* 1989, Tinbergen & Boerlijst 1990, Hotchachka & Smith 1991, Magrath 1991). Ook bij de aan de Grote Stern verwante Drieteenmeeuw *Rissa tridactyla* hebben langzaam groeiende kuikens een lagere overlevingskans na het uitvliegen (Coulson & Porter 1985). Mogelijk bestaat dit mechanisme ook bij de Grote Stern en heeft een lage voedselbeschikbaarheid tijdens de opgroeifase pas effect na het uitvliegen.

Optimalisering van de overlevingskans Het is opmerkelijk dat voor veel Laridae geldt dat het laatste ei kleiner is dan eerder gelegde eieren: Zilvermeeuw *Larus argentatus* (Parsons 1975a, Spaans & Spaans 1975), Kokmeeuw *L. ridibundus* (Lundberg & Väisänen 1979), Drieteenmeeuw (Coulson 1963), Dougall's Stern *Sterna dougallii* (Nisbet & Cohen 1975), Noordse Stern (Monaghan *et al.* 1989, deze studie), Visdief (Gemperle & Preston 1955, deze studie) en Grote Stern (deze studie). C-kuikens van Visdieven en b-kuikens van Grote Sterns hebben doorgaans een

zeer lage overlevingskans (Langham 1972, Nisbet 1973, Veen 1977). Alleen in jaren waarin de voedselsituatie extreem goed is, zijn Visdieven in staat om drie kuikens groot te brengen (Langham 1972, Nisbet 1973). Maar ondanks de kleine kans om drie kuikens groot te brengen, hebben Visdieven er wel degelijk belang bij om drie eieren te leggen. Wanneer het a-of b-ei niet uitkomt of een a- of b-kuiken wordt gepredeerd, wordt het c-kuiken in feite gepromoveerd tot b-kuiken. Het laatste ei is dus een soort verzekering voor het geval er iets fout gaat met één van de andere eieren. Men zou verwachten dat hoe groter de kans is om een maximaal aantal kuikens groot te brengen, hoe meer energie er moet worden geïnvesteerd in het laatste ei. Nisbet & Cohen (1975) veronderstellen dat in een goed voedseljaar relatief veel energie wordt gestoken in het laatste, kleinere ei en het verschil tussen het eerste en het tweede ei (zowel in grootte als in uitkomstdatum) wordt geminimaliseerd. In ons geval lijkt het erop dat de voedselsituatie geen invloed heeft op de gemiddelde grootte van de eieren. Op het niveau van individuele nesten vonden wij wel een relatie tussen de grootte van het eerst gelegde en het laatst gelegde ei. Hoe meer energie in het eerste ei wordt gestoken, des te groter het laatste ei is. Met de grootte van de eieren neemt ook het uitkomstgewicht en daarmee de overlevingskans van de kuikens toe. De grotere kuikens hebben vooral in de eerste le-



Noordse Stern (A. de Knijff) Arctic Tern *Sterna paradisaea*

vensdagen een groei-voorsprong en een grotere reserve, die ze kunnen aanspreken wanneer de weersomstandigheden slecht zijn. Verscheidene auteurs hebben dan ook een verband gevonden tussen de grootte van de eieren en de overlevingskans van Laridae kuikens (Parsons 1970, Parsons 1975b, Spaans & Spaans 1975, Nisbet 1978a, Lundberg & Väisänen 1979).

Dankwoord Dit artikel wordt opgedragen aan wijlen Kees de Boer. Kees heeft als schipper van "het Griltje" vele jaren trouw gezorgd voor de bevoorrading van eten en mensen op Griend. Helaas is Kees in december 1993 overleden, waarna Dirk van Holk zijn taak heeft overgenomen. Zonder de hulp van de vele studenten, vrijwilligers en gasten was het onderzoek op Griend vrijwel onmogelijk geweest. Wij danken Peter van Beers, Wouter Bulthuis, Wilma Dijkman, Karin Geschiere, John Habraken, Marcel Kersten, Marcel Klaassen, Maaike Raaijmakers, John Schobben, Thea Smit, Jan en Thor Veen voor hun hulp in het veld. Marcel Kersten, Marcel Klaassen, Hans Schekkerman en Arie Spaans leverden nuttig commentaar op een eerdere versie van dit artikel. De Vereniging Natuurmonumenten verleende toestemming voor het onderzoek op Griend.

Summary

In 1992-1994, we measured clutch and egg sizes in Arctic, Common and Sandwich Terns, nesting at the island Griend in the Dutch Wadden Sea. For all three tern species, first-laid eggs were larger than last-laid eggs. Clutches with relatively large first-laid eggs also had relatively large last-laid eggs, although the extra investment in the latter was smaller than in the former.

Eggs of Common Terns were on average larger than eggs of Arctic Terns. However, the size of first-laid eggs in Arctic Terns was equal to that of last-laid eggs in Common Terns. In 1994, Arctic Terns laid larger a-eggs than in 1992-93. Between-year variation in egg size in the Sandwich Tern was due to different sampling dates. Sandwich Tern eggs became smaller as the laying season progressed.

Only for Sandwich Terns, we found differences in clutch size between years. On the basis of egg size, we estimated that 20% of the one-egg clutches originated from two-egg clutches. Nests with three or more eggs were mainly clutches of two pairs (the second pair starting to lay in the same nest after eggs of the first pair had been preyed upon), but occasionally clutches with two females were found.

Literatuur

BECKER P. H. 1992. Seevögelmonitoring: Brutbestände, Reproduktion, Schadstoffe. Vogelwelt 113: 262-272.

BEINTEMA A. 1992. Mayfield moet: oefening in het berekenen van uitkomstsucces. Limosa 65: 155-162.

BRENNINKMEIJER A. & STIENEN E. W. M. 1992a. Ecologisch profiel van de Grote Stern *Sterna sandvicensis*. RIN-rapport 92/19, DLO-Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Arnhem.

— 1992b. Griend, vogels en bewaking 1992. Eigen uitgave, Arnhem.

— 1993. Griend, vogels en bewaking 1993. Eigen uitgave, Arnhem.

— 1994a. Griend, vogels en bewaking 1994. Eigen uitgave, Arnhem.

— 1994b. Pilot study on the influence of feeding conditions at the North Sea on the breeding results of the Sandwich Tern *Sterna sandvicensis*. IBN Research Report 94/10, DLO Institute for Forestry and Nature Research, Wageningen.

BROUWER G. A., VAN DIJEREN J. W., FEEKES W., HARMSSEN G. W., TEN HOUTEN J. G., KABOS W. J., MAZURE J. P., SCHEYGROND A., TESCH P. & VAN DER WERFF A. 1950. Griend, het vogeleiland in de Waddenzee. Nijhoff, 's-Gravenhage.

CHAPDELAIN G., BROUSSEAU P., ANDERSON R. & MARSAN R. 1985. Breeding ecology of Common and Arctic Terns in the Mingan Archipelago, Québec. Colonial Waterbirds 8: 166-177.

COULSON J. C. 1963. Egg size and shape in the Kittiwake (*Rissa tridactyla*) and their use in estimating age composition of populations. Proc. Zool. Soc. Lond. 140: 211-222.

COULSON J. C. & HOROBIN J. 1976. The influence of age on the breeding biology and survival of the Arctic Tern *Sterna paradisaea*. J. Zool. 178: 247-260.

COULSON J. C. & PORTER J. M. 1985. Reproductive success of the Kittiwake *Rissa tridactyla*: the roles of clutch size, chick growth and parental quality. Ibis 127: 450-466.

CRAMP S. (ed.) 1985. The Birds of the Western Palearctic, Vol. 4. Oxford University Press, Oxford.

ESSINK K. & BOSCH J. G. 1993. On the conservation of the island of Griend in the Dutch Waddensea. Wadden Sea News Letter 1993-1: 5-7.

GARNETT M. C. 1981. Body size, its heritability and influence on juvenile survival among Great Tits, *Parus major*. Ibis 123: 31-41.

GEMPERLE M. E. & PRESTON F. W. 1955. Variation of shape in the eggs of the Common Tern in the clutch-sequence. Auk 72: 184-198.

HAYS H. 1978. Timing and breeding success in three- to seven-year-old Common Terns. Ibis 120: 127-128.

HOTCHACHKA W. & SMITH J. N. M. 1991. Determinants and consequences of nestling condition in Song Sparrows. J. Anim. Ecol. 60: 995-1008.

HOYT D. F. 1979. Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. Auk 96: 73-77.

JANSSEN J., ELGERSHUIZEN H., NORDE R., HOENTJEN B. & VEEN J. 1994. Griend floreert. Levende Nat. 95: 103-111.

KREMENTZ D. G., NICHOLS J. D. & HINES J. E. 1989. Postfledging survival of European Starling. Ecology 70: 646-655.

LACK D. 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen, London.

LANGHAM N. P. E. 1972. Chick survival in terns (*Sterna* spp.) with particular reference to the Common Tern. J. Anim. Ecol. 41: 385-396.

LEMMETYINEN R. 1973a. Breeding success in *Sterna paradisaea* Pontopp. and *S. hirundo* L. in southern Finland. Ann. Zool. Fennica 10: 526-535.

— 1973b. Clutch size and timing of breeding in the Arctic Tern in the Finnish archipelago. Ornis Fennica 50: 18-28.

LUNDBERG C.-A. & VÄISÄNEN R. A. 1979. Selective correlation of egg size with chick mortality in the

- Black-headed Gull (*Larus ridibundus*). *Condor* 81: 146-156.
- MAGRATH R. D. 1991. Nestling weight and juvenile survival in the Blackbird, *Turdus merula*. *J. Anim. Ecol.* 60: 335-351.
- MANNING T. H. 1979. Density and volume corrections of eggs of seven passerine birds. *Auk* 96: 207-211.
- MATHIASSEN S. 1980. Sandwich Tern *Sterna sandvicensis* in a changing bird community and the need for alternative breeding sites. *Acta Ornithol.* 17: 87-105.
- MONAGHAN P., UTTLEY J. D., BURNS M. D., THAINE C. & BLACKWOOD J. 1989. The relationship between food supply, reproductive effort and breeding success in Arctic Terns *Sterna paradisaea*. *J. Anim. Ecol.* 58: 261-274.
- MONAGHAN P., UTTLEY J. D. & BURNS M. D. 1992. Effect of changes in food availability on reproductive effort in Arctic Terns *Sterna paradisaea*. *Ardea* 80: 71-81.
- NISBET I. C. T. 1973. Courtship-feeding, egg-size and breeding success in Common Terns. *Nature* 241: 141-142.
- 1978a. 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.
- 1978b. Population models for Common Terns in Massachusetts. *Bird-banding* 49: 50-58.
- NISBET I. C. T. & COHEN M. E. 1975. Asynchronous hatching in Common and Roseate Terns, *Sterna hirundo* and *S. dougallii*. *Ibis* 117: 374-379.
- NISBET I. C. T., WINCHELL J. M. & HEISE A. E. 1984. Influence of age on the breeding biology of Common Terns. *Colonial Waterbirds* 7: 117-126.
- O'CONNOR R. J. 1979. Egg weights and brood reduction in the European Swift (*Apus apus*). *Condor* 81: 133-145.
- PARSONS J. 1970. Relationship between egg size and post-hatching chick mortality in the Herring Gull (*Larus argentatus*). *Nature* 228: 1221-1222.
- 1975a. Seasonal variation in the breeding success of the Herring Gull: an experimental approach to pre-fledging success. *J. Anim. Ecol.* 44: 553-573.
- 1975b. Asynchronous hatching and chick mortality in the Herring Gull *Larus argentatus*. *Ibis* 117: 517-520.
- ROSE P. M. & SCOTT D. A. 1994. Waterfowl population estimates. IWRB Publication 29. International Waterfowl and Wetlands Research Bureau, Slimbridge.
- RYDER J. P. 1980. The influence of age on the breeding biology of colonial nesting seabirds. In J. Burger, B. L. Olla & H. E. Winn (eds.), *Behaviour of marine animals*, p. 153-168, 4, Plenum, New York.
- SMITH H. G., KALLANDER H., NILSSON J. A. 1989. The trade-off between offspring and quality in the Great Tit, *Parus major*. *J. Anim. Ecol.* 58: 383-401.
- SPAANS M. J. & SPAANS A. L. 1975. Enkele gegevens over de broedbiologie van de Zilvermeeuw *Larus argentatus* op Terschelling. *Limosa* 48: 1-39.
- STIENEN E. W. M. & BRENNINKMEIJER A. 1992. Ecologisch profiel van de Visdief *Sterna hirundo*. RIN-rapport 92/18. DLO-Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Arnhem.
- 1994. Voedsel生态学 van de Grote Stern (*Sterna sandvicensis*): onderzoek ter ondersteuning van een populatie-dynamisch model. IBN-rapport 120. DLO-Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Wageningen.
- TINBERGEN J. M. & BOERLIJST M. C. 1990. Nestling weight and survival in individual Great Tits (*Parus major*). *J. Anim. Ecol.* 59: 1113-1127.
- VEEN J. 1977. Functional and causal aspects of nest distribution in colonies of the Sandwich Tern (*Sterna s. sandvicensis* Lath.). *Behaviour*, suppl. 20: 1-93.
- 1994. De broedvogelbevolking van Griend. *Levende Nat.* 95: 112-118.
- VEEN J. & VAN DE KAM J. 1988. Griend vogeleiland in de Waddenzee. *Natuurmonumenten*, 's-Graveland/Terra, Zutphen.
- WESTERKOV K. 1950. Methods for determining the age of game bird eggs. *J. Wildl. Manage.* 14: 56-67.

Eric W. M. Stienen & Allix Brenninkmeijer, DLO-Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek Arnhem, Postbus 23, 6700 AA Wageningen

Aanvaard voor opname 23 maart 1996

