

**Fluctuaties in de lokale
voedselbeschikbaarheid in
relatie tot de populatie-
dynamiek van de Grote Stern
Sterna sandvicensis:
resultaten 1995-1996**

E.W.M. Stienen (IBN-DLO)
A. Brenninkmeijer (IBN-DLO)

Februari 1997

BEON Rapport nr. 97-1

BEON project IBN 95 H 24

ISSN 0924-6576

INHOUD

Samenvatting	3
1 INLEIDING	5
1.1 Doel van het onderzoek	6
1.2 Thema	6
1.3 Relatie met ander onderzoek	7
1.4 Ecologie van de Grote Stern	8
1.5 Ecologie van de proovissen	8
2 MATERIAAL EN METHODEN	11
2.1 Veldonderzoek Griend	11
2.2 Bemonstering proovissen	12
3 RESULTATEN	13
3.1 Populatieopbouw	13
3.2 Populatie-dynamiek	14
3.3 Migratie naar nadere kolonies	16
3.4 Invloed van conditie op overleving	18
3.5 Voedselaanvoer op Griend	21
3.6 Bestandsopname proovissen	23
4 DISCUSSIE	29
4.1 Populatie-opbouw	29
4.2 Overleving	33
4.3 Migratie van en naar andere kolonies	33
4.3 Voedselaanvoer in relatie tot voedselbeschikbaarheid	25
5 AANBEVELINGEN	37
6 CONCLUSIES	38
Literatuur	39

Samenvatting

De populatie van de in Nederland broedende Grote Sterns *Sterna sandvicensis* heeft in de twintigste eeuw enorme fluctuaties doorgemaakt. Na het laatste dieptepunt, in de jaren zestig, herstelde de populatie zich bijzonder langzaam en stabiliseerden de aantallen zich op een laag niveau. Resultaten van eerder onderzoek duiden erop, dat de aantalsontwikkelingen mogelijk samenhangen met de beschikbaarheid van het voedsel. De Grote Stern is als gespecialiseerde viseter afhankelijk van slechts vier prooi-soorten, namelijk haring, sprot, zandspiering en smelt. Dit maakt de soort uitermate kwetsbaar voor veranderingen in het voedselspectrum. Om de factoren die voor de aantalsfluctuaties van de Grote Stern te kunnen bepalen en te beschrijven heeft het Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN-DLO), in samenwerking met het Rijksinstituut voor Visserijonderzoek (RIVO-DLO) en het Rijksinstituut voor Kust- en Zee (RIKZ), in 1995 een onderzoek gestart naar de invloed van fluctuaties in de lokale voedselbeschikbaarheid voor de populatie op Griend. Het doel van dit onderzoek is drieledig:

- (1) Het kwantificeren van de mortaliteit in de overwinteringsgebieden.
- (2) Het bepalen van de mate waarin uitwisseling van de broedvogels tussen verschillende kolonies optreedt.
- (3) Het verschaffen van inzicht in het belang van voedselbeschikbaarheid in de broedperiode op de overleving van de jongen tot aan het adulte stadium.

De eerste resultaten van dit drie-jarig onderzoek laten zien dat het aantal sterns dat van een bepaalde jaarklasse tot broeden komt van jaar tot jaar sterk kan variëren. In 1996 was de populatie Grote Sterns op Griend enorm afgenomen ten opzichte van 1995. Deze afname werd vooral veroorzaakt door een afname van het aantal oudere, ervaren vogels. Het aandeel jongere vogels was in 1996 juist enorm hoog. De kans op rekrutering van jonge vogels lijkt samen te hangen met de conditie vlak voor het uitvliegen. Hoe beter de conditie hoe groter de kans op rekrutering in latere jaren. De populatiegrootte is bovendien afhankelijk van een relatief grote import van in het buitenland geboren sterns.

Het aantal broedparen op Griend vertoonde in de periode 1992-1996 sterke parallellen met de aanwezigheid van haringachtigen in het voedsel voor de kuikens. In slechte haringjaren broedden er minder Grote Sterns en was de conditie van de oudervogels tijdens de eifase slecht. Om in zulke jaren het tekort aan voedsel voor de kuikens te compenseren, verhoogden de oudervogels hun inspanning. Het is de vraag in hoeverre de sterke fluctuaties in de voedselaanvoer naar de kolonie samenhangen met het aanbod in de Waddenzee. Een bemonsteringsprogramma in het foerageergebied van de Grote Stern uitgevoerd door het RIVO, laat wel enige parallellen tussen aanvoer en aanbod zien. Het aanbod van zandspieringen en haringen was in 1996 in het begin van de kuikenfase gering en in overeenstemming met de aanvoer in de kolonie. De hoeveelheid prooivissen, die beschikbaar komt voor de sterns (i.e. het prooiaanbod in de bovenste twee meter van de waterkolom) is afhankelijk van het doorzicht van het water. Hoe groter het doorzicht hoe minder vis zich in de bovenste twee meter van de waterkolom bevond. In relatief helder water (doorzicht groter dan 2 m) werden geen foeragerende sterns aangetroffen. Maar ook in zeer troebel water (doorzicht minder dan 1 m) werden geen foeragerende sterns aangetroffen, hoewel daar wel vis beschikbaar was.

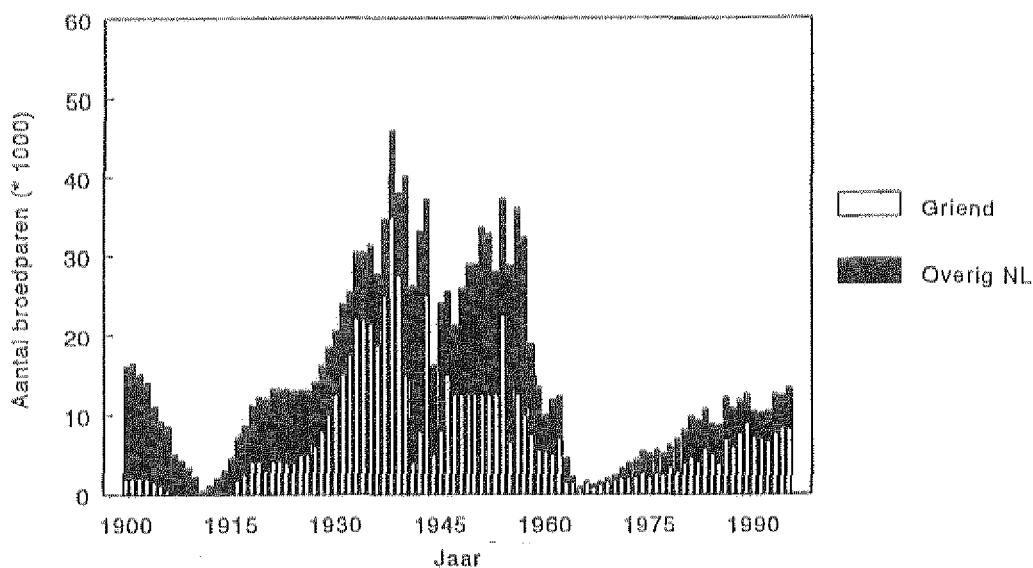
Resumerend kan gezegd worden dat het aantal broedparen op Griend hoogst waarschijnlijk beperkt wordt door de hoeveelheid beschikbare haring. Een toename van deze populatie kan dus alleen verwacht worden bij een toename van de haringstand. Het is aannemelijk dat ook in andere Nederlandse kolonies de populatiegrootte bepaald wordt door het voedselaanbod in de

lokale foerageergebieden. Naast een verbetering van het voedselaanbod zou het het vergroten van het aantal broedgebieden een mogelijkheid voor verder herstel van de Nederlandse populatie kunnen zijn. Als neveneffect hiervan zou de kwetsbaarheid (er bestaan momenteel slechts drie belangrijke broedkolonies in Nederland) van de Nederlandse Grote Sterns afnemen. In het komende jaar zal het onderzoek op dezelfde wijze worden voortgezet en zal aandacht worden besteed aan het bepalen van de mortaliteit van adulte vogels in de overwinteringsgebieden. Daarnaast zullen de resultaten met betrekking tot populatiedynamiek verwerkt worden in een model.

1 INLEIDING

Er zijn verscheidene gevallen beschreven van broedpopulaties van visetende zeevogels die, als gevolg van het ineenstorten van vispopulaties, gedurende een lange reeks van jaren geen jongen grootbrachten (Heubeck 1988, Monaghan *et al.* 1989, Vader *et al.* 1990, Bailey 1991). Als oorzaak van het ineenstorten van de vispopulaties werd vaak de visserij aangewezen, hoewel een causaal verband met de visserij veelal niet met zekerheid kon worden aangetoond. Het samengaan van de ineenstorting van de populatie van slechts één vissoort met het uitblijven van reproductie bij zeevogels demonstreert hoe gevoelig deze dieren zijn voor veranderingen in de kwalitatieve en kwantitatieve voedselbeschikbaarheid.

De populatie van de in Nederland broedende Grote Sterns heeft in de twintigste eeuw enorme fluctuaties doorgemaakt. Tot drie keer toe veroorzaakte menselijk ingrijpen (respectievelijk het schieten van adulte vogels, eierraperij en vergiftiging) het ineenstorten van de populatie (figuur 1). Na het laatste dieptepunt, in de jaren zestig, herstelde de populatie zich bijzonder langzaam. Bovendien stabiliseerden de aantallen zich op een laag niveau.



Figuur 1. Reconstructie van het het aantalsverloop in de 20^e eeuw (Brenninkmeijer & Stienen 1992).

De centrale vraag in dit kader is: Waarom verloopt het herstel van de populatie van de Grote Stern zo langzaam en waarom lijkt het aantal broedparen zich te stabiliseren op een betrekkelijk laag niveau?

De stabilisatie van het aantal broedparen kent een aantal potentiële oorzaken. In de

broedgebieden kunnen habitatverlies (i.e. afname van het beschikbaar broed- en/of voedselgebied), verontreiniging, een verminderde voedselhoeveelheid, veranderingen in de helderheid van het water, een verschuiving van het foerageergebied en migratie naar andere broedgebieden een belangrijke rol spelen. In de overwinteringsgebieden speelt vooral het vangen van sterns (vooral juveniele vogels) door de plaatselijke bevolking een rol. De invloed van de troebeling van het water op het vissucces van sterns en een eventuele verandering van foerageergebied zijn in 1992-1993 in opdracht van het Rijksinstituut voor Kust en Zee (RIKZ) door het Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN) onderzocht (Stienen & Brënninkmeijer 1994). De invloed van verontreiniging van eieren en kuikens van sterns (met name visdieven) is in 1992-1993 door het RIKZ, in samenwerking met de Universiteiten van Utrecht en Wageningen, onderzocht (Bosveld *et al.* 1993). Deze factoren lijken, evenals habitatverlies, geen beperkende rol te spelen in de recente aantalsontwikkeling van de Grote Stern.

Een aantal andere factoren, zoals migratie tussen broedkolonies, de voedselbeschikbaarheid in de broedtijd en sterfte in de Afrikaanse overwinteringsgebieden zijn onvoldoende bestudeerd en zullen in het kader van dit project middels een samenwerkingsverband tussen het IBN, het RIKZ en het RIVO (Rijksinstituut voor Visserijonderzoek) worden onderzocht.

1.1 Doel van het onderzoek

Het doel van het onderzoek is driedelig:

- (1) Het kwantificeren van de mortaliteit in de overwinteringsgebieden (bewerking ringgegevens).
- (2) Het bepalen van de mate waarin uitwisseling van broedvogels tussen verschillende kolonies optreedt (bewerking ringgegevens).
- (3) Het verschaffen van inzicht in het belang van de voedselbeschikbaarheid in de broedperiode op de overleving van de jongen tot aan het adulte stadium. Hierbij kunnen de volgende onderzoeksvragen worden onderscheiden:
 - Is de voedselaanvoer naar de kuikens te verklaren uit de aanwezigheid van de proovissen (i.e. haring, sprot, zandspiering en smelt)?
 - In welke mate bepaalt de lokale voedselbeschikbaarheid de groeisnelheid, de conditie en de overlevingskansen van de kuikens?
 - In hoeverre bepalen groeisnelheid en conditie tijdens de kuikenfase de overleving na het uitvliegen?

Einddoel is het samenstellen van een populatiedynamisch model van de Grote Stern met speciale aandacht voor de effecten van voedselbeschikbaarheid en antropogene stress-factoren. Het kwantificeren van de wintermortaliteit (1) en de mate van uitwisseling tussen broedkolonies (2) zijn van essentieel belang voor de calibratie van het model. In een volgende stap zal de invloed van de voedselbeschikbaarheid op de overleving tot aan het adulte stadium (3) in het model worden geïncorporeerd.

1.2 Thema

Middels het voorgestelde onderzoek zal meer inzicht worden verkregen in het belang van de lokale voedselbeschikbaarheid op het voorkomen van de Grote Stern. Fluctuaties in de voedselbeschikbaarheid (veroorzaakt door natuurlijke dan wel antropogene factoren) kunnen direct (via het aantal kuikens dat wordt grootgebracht) dan wel indirect (via de overleving na het uitvliegen) van invloed zijn op visetende zeevogels. Via een modelmatige benadering zal duidelijk moeten worden in hoeverre het bestand aan prooivissen, alsmede de temporele en spatiële verspreiding van de vissen doorwerkt in de populatiedynamica van de Grote Stern.

Het onderzoek haakt in op de volgende beleidsvragen:

- Wat is het belang van bepaalde habitats/ecotopen voor de Grote Stern (Speerpunt Verstoring Habitats).
- Wat zijn de ongewenste effecten op korte en lange termijn van de visserij op de Noordzee en in de Waddenzee op het voorkomen van de Grote Stern (Speerpunt Effecten Visserij).

1.3 Relatie met ander onderzoek

In de Derde Nota Waterhuishouding van het Ministerie van Verkeer en Waterstaat is de Grote Stern als indicatorsoort voor het mariene milieu opgenomen. In het kader van de ontwikkeling van een populatiedynamisch model voor deze soort (BEON*ECOLMOD) is door het IBN, in opdracht van het RIKZ, literatuuronderzoek verricht naar de ecologie van de Grote Stern (Brenninkmeijer & Stienen 1992), naar de relaties tussen troebeling en foerageermogelijkheden (Stienen & Brenninkmeijer 1994), en naar de invloed van kleptoparasitisme op de visaanvoer en het broedsucces (Geschiere 1993, Stienen & Brenninkmeijer 1994). Aanvullend onderzoek is verricht naar de relaties tussen voedselaanvoer, weer en getij (opdracht BEON, Brenninkmeijer & Stienen 1994) en naar de groei en overleving van de kuikens (Vereniging Natuurmonumenten, 1992-1994). In 1994 hebben medewerkers van IBN, RIKZ en Vereniging Natuurmonumenten en vrijwilligers van de Nederlandse Zeevogelgroep een gezamenlijke pilot study verricht naar de relatie tussen voedselbeschikbaarheid en foerageergedrag van de Grote Stern.

Uit deze onderzoeken is gebleken, dat de voedselaanvoer in 1992-1993 aanzienlijk lager was dan in de periode 1966-1970 en ook laag vergeleken met buitenlandse kolonies. Verder is duidelijk geworden, dat de aanvoer van vis en ook het aandeel van de verschillende vissoorten in de voedselsamenstelling van de kuikens grote variatie vertonen tussen de verschillende jaren. Mede hierdoor bestaan er grote verschillen tussen jaren in groeisnelheid van de kuikens en hun conditie vlak voor het uitvliegen. Het huidige onderzoek zal duidelijk moeten maken in hoeverre verschillen in groeisnelheid tijdens de kuikenfase en de conditie vlak voor het uitvliegen de overleving tijdens het juveniele stadium beïnvloeden. De betreffende gegevens zijn noodzakelijk om tot een volledig beeld van de populatiedynamiek van de Grote Stern te komen. Voor de verdere invulling van het populatiedynamisch model zijn gegevens over de mate van emi- en immigratie van de Grote Stern noodzakelijk. Ondersteunend onderzoek in de foerageergebieden van de Grote Stern moet meer inzicht verschaffen in de causale verbanden tussen weer, getij en voedselaanbod. De beschikbaarheid van vis wordt namelijk niet alleen bepaald door het aantal aanwezige vissen, maar ook door externe factoren als het doorzicht van het water, weersomstandigheden en de verticale verspreiding van de vis (de Grote Stern foerageert op vis in de bovenste waterlaag).

1.4 Ecologie van de Grote Stern

De Grote Stern nestelt voornamelijk op kale of weinig begroeide plekken (meestal eilandjes), die op korte afstand van de foerageergebieden liggen. De broedkolonies zijn zeer compact (2-10 nesten per m²). Grote Sterns broeden bij voorkeur nabij een kolonie van kokmeeuwen en ook wel tussen andere sternesoorten. Het merendeel van de eieren wordt gelegd tussen eind april en half mei. De legfels bestaan uit een of twee, en zelden uit drie eieren. Een legsel wordt gemiddeld 25 dagen bebroed. Beide ouders verzorgen en voeren de jongen. Het duurt ongeveer 28 dagen totdat de jongen vliegvlug zijn. Het gemiddelde broedsucces ligt in Nederland op 0,7 vliegvlug kuiken per paar (Veen 1977, Brenninkmeijer & Stienen 1992).

De belangrijkste broedkolonie in Nederland is de kolonie op Griend. Met ongeveer 8000 broedparen in de afgelopen 10 jaar is de kolonie op Griend tevens de grootste kolonie in Europa. Griend vormt een ideaal broedbiotoop voor de sterns. Jaarlijkse overstromingen tijdens het winterhalfjaar en de zilte omstandigheden zorgen ervoor dat de vegetatie kort blijft. Bovendien zijn er geen landpredatoren en is er geen menselijke verstoring, die het broedresultaat ongunstig kunnen beïnvloeden. Een derde belangrijke factor is de aanwezigheid van een geschikt foerageergebied. Het foerageergebied strekt zich uit van Griend tot enkele kilometers ten noorden van Vlieland en Terschelling (Veen 1977, 1994, Brenninkmeijer & Stienen 1992, 1994). Grote Sterns zijn gespecialiseerde viseters. In de zuidelijke Noordzee wordt vrijwel uitsluitend (> 99%) gefoerageerd op jonge Clupeidae (haring *Clupea harengus* en sprot *Sprattus sprattus*) en Ammodytidae/Hyperoplidae (zandspiering *Ammodytes tobianus* en smelt *Hyperoplus lanceolatus*). Ook het voedsel voor de jongen bestaat voornamelijk uit deze prooi-soorten. Voor iedere prooi die wordt aangeboden aan de kuikens, maken de ouders een foerageervlucht van ongeveer 20 km (heen en terug). Bij iedere foerageervlucht wordt telkens maar een prooi meegebracht (enkele uitzonderingen daargelaten) (Veen 1977, Brenninkmeijer & Stienen 1992, 1994). Het feit dat de Grote Stern een dermate gespecialiseerd voedselpatroon heeft, maakt deze soort zeer kwetsbaar voor veranderingen in zijn prooiaanbod.

1.5 Ecologie van de prooivissen

Haring

De Noordzee haring behoort tot de soort *Clupea harengus*. Binnen de Noordzee is er sprake van een aantal verschillende rassen, waarvan tegenwoordig alleen de najaarspaaiers van belang zijn voor de Nederlandse sterns. Mogelijk was voor de afsluiting van de Zuiderzee (1932) ook de Zuiderzee haring van belang voor de Grote Stern. De paaiplaatsen liggen alle in het westelijk en noordwestelijk deel van de Noordzee, met uitzondering van de paaiplaatsen van de Kanaalharing. Alle paaiplaatsen zijn zodanig gelegen, dat de reststroom de pasgeboren larven onder normale omstandigheden meevoert naar de ondiepe, voedselrijke wateren van de oostelijke Noordzee, die als "kinderkamer" dienen. Na het interen op de in de dooierzak aanwezige voedselreserves, zijn de larven afhankelijk van de planktonproductie in de buurt van hun geboorteplaats. Wanneer de larven een lengte van ongeveer 15 mm hebben bereikt, breekt de winterperiode aan. In de periode november-maart drijven de meeste larven van de westelijke Noordzee naar de ondiepe kustwateren van de oostelijke Noordzee en het Skagerrak/Kattegat. Larven die geboren zijn in het Kanaal, nemen een uitzonderingspositie in. Deze larven worden geboren in december-januari, wanneer de planktonproductie praktisch tot stilstand is gekomen. Vandaar, dat deze larven over een grotere dooierzak beschikken, waarmee ze de eerste weken kunnen overleven. Deze larven hoeven slechts een betrekkelijk korte afstand te overbruggen tot de kinderkamers in de

kustgebieden van de zuidelijke Noordzee (Corten 1996).

Zodra de larven in het voorjaar in de kustzone arriveren, bereiken ze in korte tijd het metamorfose-stadium. Bij een lengte van 5 cm veranderen ze in kleine haringen of "blikjes". Aan het eind van de zomer trekt de blik vanuit de kustwateren verder de zee op. Hij heeft dan een lengte van 10-13 cm. Tijdens zijn tweede jaar groeit de haring tot een lengte van ongeveer 20 cm en verplaatst zich geleidelijk naar de diepere gebieden van de Noordzee. De haring afkomstig uit de centrale en noordelijke populaties groeit iets sneller dan de haring die paait in de zuidelijke Noordzee. Tijdens de eerste 2 levensjaren is de groeisnelheid in het Skagerrak en het Kattegat bovendien afhankelijk van de jaarklassterkte. In de Noordzee is dit niet het geval (Corten 1996). Waarschijnlijk zijn vooral de haringlarven afkomstig uit de westelijke Noordzee van belang voor de Grote Stern. De haringlarven afkomstig uit het Engelse Kanaal zijn tijdens het broedseizoen te klein om als prooi te dienen voor de kuikens (Gerrit van de Kamp).

In 1975 was de totale haringstand op de Noordzee afgenomen tot ongeveer 80.000 ton, oftewel 2% van het bestand kort na de Tweede Wereldoorlog. Vanaf 1977 kondigde de EG daarom een verbod af op de gerichte haringvisserij in de Noordzee. Na 1977 groeide de haringstand, hoewel zeer traag. Alleen de Kanaalharing vertoonde vanaf 1978 een duidelijk herstel en in 1981 werd besloten om een beperkte visserij op deze populatie toe te staan. Van 1981-1986 nam de rekrutering van jonge haring ieder jaar toe en daarmee ook de totale haringstand. Vanaf 1989 vertoonde de volwassen haringstand weer een dalende tendens en in 1995 was de haringstand gedaald tot onder het zogenaamde veilig biologisch minimum (800.000 ton). Opgemerkt moet worden dat het beeld van de totale Noordzeepopulatie geen recht doet aan de verschillende ontwikkelingen in de afzonderlijke populaties. Zo produceerde de Kanaalharing vanaf 1978 een reeks sterke jaarklassen terwijl de rekrutering van de overige populaties nog ver beneden peil was (Corten 1990, 1996).

De haringstand wordt niet alleen beïnvloed door de visserij, maar ook door natuurlijke veranderingen in het ecosysteem. Zo wordt de oorzaak voor de lage rekrutering in de jaren 1972-1979 voor een belangrijk deel gezocht in een verstoring van de watercirculatie. Door een vertraagde reststroom bereikten de haringlarven niet tijdig hun opgroeigebieden. Ook zijn er aanwijzingen voor natuurlijke veranderingen die geleidelijker optreden. Deze veranderingen betreffen het relatieve belang van de afzonderlijke paaigebieden, en de verspreiding van volwassen haring tijdens het zomer- en winterseizoen (Corten 1990).

Sprot

De jonge sprot (3-6 cm) verschijnt in juli-augustus in het westelijk gedeelte van de Nederlandse Waddenzee. Daarna nemen de aantallen toe tot een maximum in oktober. De jonge sprot heeft dan een lengte bereikt van 6-8 cm. In januari trekt de jonge sprot naar de kustwateren en verblijft daar samen met de volwassen sprot (9-12 cm). De volwassen sprot verdwijnt in mei uit de kustwateren, waarschijnlijk om te paaien buiten de kustzone. Als de jonge sprot in juli-augustus een lengte van ongeveer 10 cm heeft bereikt, verlaat ook deze de kustwateren (Fonds 1978). Ook deze soort kent voor- en najaarspaaiers. Het broed van de najaarspaaiers overwintert als larve. Sprot wordt doorgaans niet veel ouder dan 4 jaar (± 14 cm) (Gerrit van de Kamp).

Zandspiering

Vangsten van zandspiering in het westelijke deel van de Nederlandse Waddenzee in de periode 1963-1964 laten zien dat deze soort voornamelijk in de kustwateren voorkomt en in mindere mate in de Waddenzee. De aantallen nemen in het voorjaar toe en nemen in de herfst weer af, hetgeen suggereert dat ze de winter doorbrengen buiten de kustzone. Waarschijnlijk blijven de kleinere vissen (tot 12 cm) wel in de waddenzee (Fonds 1978)

Smelt

Ook deze soort werd in 1963-1964 voornamelijk gevangen in de kustwateren en in veel mindere mate in de Waddenzee. Jonge smelt (6-8 cm) verscheen in de vangsten in het najaar. Een-jarige smelt (9-12 cm) nam toe in mei-juni en bereikte zijn maximum in augustus. De oudere vissen werden voornamelijk in de periode april-juni gevangen. Deze predator volgt waarschijnlijk zijn favoriete prooi-soorten (sprot en haring) (Fonds 1978). Waarschijnlijk vormt smelt de laatste jaren geen belangrijke prooi-soort voor de Grote Stern op Griend. Vangsten met een Isaacs Kidd Midwater Trawl net in 1995 en 1996 bevatten vrijwel geen smelt (zie paragraaf 3.6).

2 MATERIAAL EN METHODEN

2.1 Veldonderzoek Griend

Aflezen van geringde sterns

Tijdens de vestigingsfase van de sterns zijn in 1995 en in 1996 op Griend vanuit een schuiltent de metalen ringen van sterns afgelezen met een kijker of telescoop. Het aflezen gebeurde zowel op de voorverzamelplaatsen op het strand als in de kolonies.

De ringaflezingen geven inzicht in de populatie-opbouw op Griend via berekening van het aandeel van de verschillende jaarklassen (rekening houdend met de ringinspanning in het desbetreffende jaar). Op deze manier kan de kans worden berekend, dat een individu geboren in een bepaald jaar in een later jaar terugkeert naar de kolonie. In de hiernavolgende tekst wordt voor het gemak gesproken over de kans op rekrutering, waarmee steeds de kans op terugkeer naar Griend wordt bedoeld.

Migratie

Voor de bepaling van de populatiesamenstelling en de migratie naar andere kolonies is het aantal geringde kuikens en adulte vogels per jaar en per land opgevraagd bij het Vogeltrekstation. Van elk land is een reconstructie van het aantalsverloop gemaakt (Brenninkmeijer & Stienen 1996). Aan de hand van het aantal broedparen en het aantal geringde kuikens dan wel adulte sterns is een vermenigvuldigingsfactor per jaar en per land uitgerekend (factor = $N_{Bp}/N_{\text{geringd}}$). Met behulp van deze factor zijn vervolgens de ringaflezingen op Griend (periode 1989-1995) gecorrigeerd. De ringaflezingen van 1996 zijn niet in de berekeningen opgenomen omdat nog niet alle meldingen binnen zijn. Bij de berekening van de mate van emigratie zijn een aantal aannames gedaan. Aan de hand van geschatte parameters voor de overleving (80% van de kuikens vliegt uit, 50% overleving in het eerste jaar en 90% overleving in de daaropvolgende jaren) is berekend hoeveel geringde individuen er op een bepaald tijdstip nog in leven moeten zijn. De mate van emigratie is vervolgens te berekenen door het aantal waargenomen geringde vogels (gecorrigeerd voor de kans dat een individu wordt waargenomen) te delen door het aantal nog in leven zijnde individuen (zie Brenninkmeijer & Stienen (1996) voor een gedetailleerde beschrijving van de gehanteerde methode).

Voedsel

Registratie van de aangevoerde prooien vond plaats vanuit een schuiltent met behulp van een verrekijker (vergroting tot 10x) of met het blote oog. De schuiltent was geplaatst op enkele meters van een baltsplaats of een kolonie. De lengte van de aangebrachte vissen werd geschat aan de hand van de snavellengte van de adulte vogel (gemiddelde snavellengte = 54,6 mm, $N = 93$). Het schatten van de prooilengte (in kwart snavellengtes) werd per waarnemer gekalibreerd, door prooivissen van verschillende soort en lengte in de snavel van een opgezette Grote Stern te houden. Dit verhoogde de nauwkeurigheid sterk. Een geoefende waarnemer maakte een schattingsfout van ongeveer 0,25 maal de snavellengte.

Aangezien meer dan 99% van de aangevoerde prooien uit haringachtigen (i.e. haring en sprot) en zandspierungachtigen (i.e. zandspierung en smelt) bestaat zijn de overige prooi-soorten buiten de analyses gehouden. In het onderhavige rapport wordt gesproken over haring of zandspierung waarmee gerefereerd wordt naar haring- en zandspierungachtigen. Het was niet mogelijk om onderscheid te maken tussen haring en sprot enerzijds en zandspierung en smelt anderzijds.

Groei en conditie van de kuikens

Meteen na het uitkomen zijn zoveel mogelijk kuikens voorzien van een stalen VT-ring. Deze kuikens zijn dus individueel herkenbaar en de leeftijd is tot op de dag nauwkeurig bekend. Iedere drie dagen is getracht om kuikens terug te vangen en is de biometrie (massa, kop en vleugel) gemeten om de groei te bepalen. Ook nog niet geringde kuikens (van onbekende leeftijd) werden voorzien van een stalen ring. Als maat voor de conditie is gekozen voor de verhouding tussen de massa (zeer variabel) en een structurele maat (kop) die geldt als redelijke goede maat voor de leeftijd van het kuiken (zie hoofdstuk 3.4).

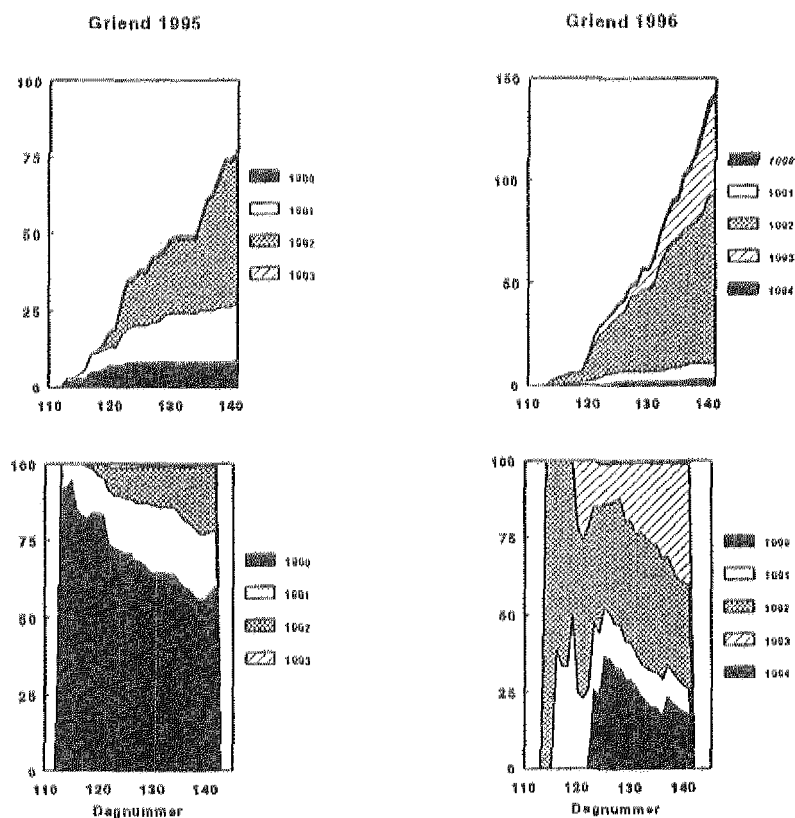
2.2 Bemonstering proovissen

In 1995 en in 1996 werden gedurende 3 weekreizen trekken van ongeveer 30 minuten uitgevoerd op een vijftal posities in de omgeving van de Vliestroom (Vliestroom, Westmeep, Stortemelk, Vliestroom en Oosterom). De positie van de monsterpunten kwam overeen met het foerageergebied van de Grote Sterns op Griend (Stienen & Brenninkmeijer 1994), hoewel het technisch niet mogelijk was om de ondiepe kustwateren ten noorden van Vlieland en Terschelling te bemonsteren. Er werd gevist met een Isaacs Kidd Midwater Trawl net (IKMT-net; 6 mm maaswijdte). Dit net vist in de bovenste twee meter van de waterkolom, overeenkomstig de duikdiepte van foeragerende sterns (Borodulina 1960, Dunn 1972). Het doorzicht van het water (gemeten met een Secchi-schijf) varieerde van 0,3 m tot 4,2 m. Het bemonsteringsschema kwam overeen met de volgende fases in de broedcyclus van de Grote Stern: (1) baits, (2) vroege kuikenfase (0-10 dagen oud), (3) late kuikenfase (> 10 dagen oud). Conform de aanvoer in de kolonie zijn de bemonsterde vissoorten onderverdeeld in haring (i.e. haring en sprout) en zandspiering (i.e. zandspiering en smelt). Hierbij is geselecteerd op de meest voorkomende lengteklassen die door de Grote Sterns gevangen worden (haring 5-12 cm, zandspiering 6-15 cm). Bij de verwerking van de gegevens is gekozen om gebruik te maken van gemiddelde waarden in plaats van cumulatieve aantallen. Cumulatieve aantallen kunnen een scheef beeld geven van de verhouding tussen de verschillende soorten. Schoolvangsten, bijvoorbeeld, hebben een onevenwichtig groot effect op de uiteindelijke cumulatieve aantallen. Bij het middelen worden zulke effecten afgevlakt. Aangezien de vangsten niet normaal verdeeld waren, is een log-transformatie toegepast ($\text{aanbod} = \log(\text{aanbod} + 1)$).

3 RESULTATEN

3.1 Populatie-opbouw

De ringaflezings van op Griend in de periode 1990-1996 als kuiken geringde sterns geven ons een goed inzicht in de vorming en de samenstelling van de populatie. In 1995 en in 1996 zijn in het begin van het seizoen geen 2- en 3-jarige individuen afgelezen (figuur 2). Pas na dagnummer 115 werden de eerste 3-jarige individuen afgelezen en pas na dagnummer 122 de eerste 2-jarige individuen. Klaarblijkelijk vestigen deze jonge, onervaren individuen zich pas later in het seizoen, In 1995 zijn er vanaf het begin van het seizoen 4- en 5-jarige individuen afgelezen. Ook in 1996 waren er vanaf het begin van het seizoen 4-jarige sterns aanwezig, maar bleven aflezings van 5- en vooral van 6-jarige individuen achterwege. De absolute aantallen van afgelezen individuen geven echter een vertekend beeld van de populatie-opbouw, omdat de ringinspanning (i.e. het aantal geringde kuikens van een bepaald jaar) sterk verschilt van jaar tot jaar. Na correctie voor de jaarlijkse ringinspanning blijkt duidelijk, dat in beide jaren het aandeel van jonge vogels (2-3 jaar) toenam naarmate het seizoen vorderde (figuur 2). In 1996 is het patroon in het begin van het seizoen nogal grillig, mogelijk doordat het aantal afgelezen individuen nog vrij gering is (zie ook hoofdstuk 4.1). Het aandeel jonge vogels was in 1996 veel groter dan in 1995. In 1996 bestond ongeveer 75% van van de afgelezen individuen uit sterns jonger dan 5 jaar. In 1995 was dit nog geen 40%. Het aandeel van in 1991 geringde sterns was zowel in 1995 als in 1996 gering. Het aandeel van in 1990 geringde sterns was in 1995 zeer hoog, maar laat in 1996 een enorme afname zien (figuur 2).



Figuur 2. Het cumulatieve aantal afgelezen ringen per jaarklasse (figuren boven) en het relatieve aandeel van de verschillende jaarklassen na correctie voor de ringinspanning (figuren beneden) op grond van ringaflezings in 1995 en in 1996.

3.2 Populatie-dynamiek

Jaarlijks zijn er op Griend een aantal adulte Grote Sterns geringd. Door sterfte, migratie naar andere kolonies en fluctuaties in het aantal broedparen zullen deze echter niet allemaal in het daaropvolgende jaar tot broeden komen. Ter bepaling van het aantal geringde adulte sterns van een bepaalde jaarklasse dat in een daaropvolgende jaar aanwezig is, zullen dus correctiefactoren moeten worden bepaald. De jaarlijkse sterftetekans van adulte sterns varieert van 10-17% (DiConstanzo 1980, Brenninkmeijer & Stienen 1992). Voor het gemak is bij de hierna volgende berekeningen de ondergrens van 10% mortaliteit aangehouden. De mate van emigratie naar andere kolonies van op Griend geringde vogels is onbekend. Uit ringanalyse blijkt, dat de mate van emigratie van adulte sterns in Denemarken zeer laag was (zie hoofdstuk 3.3). Aangenemede dat ook op Griend de emigratie gering is, is daarom geen correctie voor emigratie naar andere kolonies gemaakt. Correctie voor fluctuaties in het aantal broedparen is moeilijk. Voor het gemak gaan we ervan uit dat een reductie in het aantal broedparen geheel veroorzaakt wordt doordat een gedeelte van de populatie niet tot broeden komt. Met andere woorden, we nemen aan dat een reductie van 25% in het aantal broedparen betekent dat een even groot percentage van het in het jaar daarvoor geringde adulte vogels niet is teruggekeerd naar de kolonie. Op grond van het aantal geringde adulte sterns en de bovengenoemde correctiefactoren kan berekend worden hoeveel van deze individuen er in een bepaald jaar worden verwacht (tabel 1). Echter, van deze individuen wordt slechts een bepaald percentage afgelezen (tabel 1). Het gemiddelde van deze percentages vormt de afleeskans voor een geringd individu.

Met behulp van de afleeskansen uit tabel 1 en het aantal afgelezen sterns dat in een bepaald jaar als kuiken is geringd, kan vervolgens de jaarlijkse rekrutering (i.e. het aantal vogels van een bepaalde leeftijd dat in een daaropvolgend jaar tot broeden komt) worden berekend (tabel 2). De leeftijdsverdeling van de kuikens op het moment van ringen verschilt echter van jaar tot jaar. Omdat jonge kuikens tijdens het broedseizoen een grotere sterftetekans hebben dan bijna vliegvlugge kuikens, zou deze variatie in leeftijd de resultaten kunnen beïnvloeden. Om variatie in leeftijdsverdeling uit te sluiten is dezelfde berekening uitgevoerd met uitsluitend kuikens waarvan de koppen groter waren dan 65 mm (i.e. meer dan 18 dagen oud) en nogmaals met alleen kuikens met koppen groter dan 70 mm (i.e. meer dan 21 dagen oud) (tabel 2).

Het meest opmerkelijke resultaat is de lage rekrutering van kuikens geringd in 1991. De rekrutering van kuikens uit 1990 en 1991 was in 1995 veel hoger dan in 1996. Mogelijk heeft dit laatste te maken met de enorme reductie (32% t.o.v. 1995) van het aantal broedparen in 1996. Deze reductie betekent waarschijnlijk dat een gedeelte van de broedvogels uit 1995 in 1996 niet tot broeden is gekomen. Uitgaande van 34% rekrutering van 1990-kuikens (kop > 65 mm, tabel 2) en 18% rekrutering van 1991-kuikens (kop > 65 mm, tabel 2) in 1995, een mortaliteit van 10% en een reductie van 32% in het aantal broedparen zou de rekrutering in 1996 op 21% (1990) en 11% (1991) uitkomen, redelijk in de buurt van de gepresenteerde percentages in tabel 2. Voor kuikens uit 1992 en 1993 is de rekrutering in 1996 juist hoger dan in 1995. Dit wordt waarschijnlijk veroorzaakt doordat in 1995 nog niet alle kuikens uit die jaren tot broeden waren gekomen. De rekrutering van tweejarige sterns is zowel in 1995 als in 1996 zeer gering. Slechts een heel klein percentage van deze leeftijdscategorie komt blijkbaar tot broeden.

Tabel 1. Berekening van de afleeskans in 1995 en in 1996 (zie tekst).

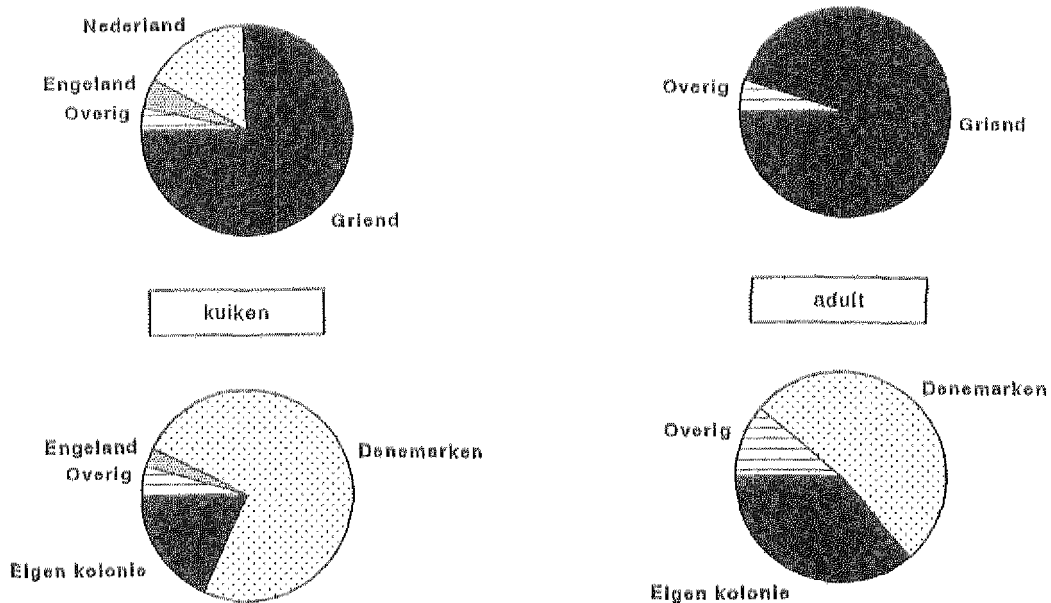
	Jaar van ringen				Totaal
	1992	1993	1994	1995	
	Griend 1995				
N adulten geringd	30	58	73	82	
N verwacht 10% mort.	22	47	66		
N verwacht reductie BP	22	47	65		134
N gezien	4	11	11		26
% gezien	18.3	23.4	16.9		19.4
	Griend 1996				
N verwacht 10% mort.	20	42	59	74	
N verwacht reductie BP	17	31	40	50	138
N gezien	1	8	4	5	18
% gezien	5.9	25.8	10.0	10.0	13.0

Tabel 2. De rekrutering (i.e. het percentage kuikens van een bepaald jaar dat in een daaropvolgend jaar tot broeden komt) van in 1990-1994 geringde kuikens van de Grote Stern op grond van aflezingen in 1995 en in 1996. Aantal afgelezen individuen tussen haakjes.

	Jaar van ringen				
	1990	1991	1992	1993	1994
	Griend 1995				
Alle kuikens	34.4 (10)	11.2 (19)	12.3 (53)	0.5 (1)	
Kop > 65 mm	34.4 (10)	17.6 (15)	18.5 (26)	0 (0)	
Kop > 70 mm	35.3 (10)	13.5 (8)	19.5 (18)	0 (0)	
	Griend 1996				
Alle kuikens	15.4 (3)	7.0 (8)	29.0 (64)	35.2 (47)	1.1 (5)
Kop > 65mm	15.4 (3)	12.3 (7)	45.6 (43)	49.5 (33)	0.8 (1)
Kop > 70mm	15.8 (3)	5.0 (2)	48.4 (30)	45.2 (24)	0 (0)

3.3. Migratie naar andere kolonies

Uit ringaflezingen op Griend blijkt dat 71% (N = 206) van de afgelezen sterns eerder op Griend is geringd. Dat betekent dat een aanzienlijk deel van de afgelezen individuen niet van Griend zelf afkomstig is. De ringinspanning (i.e. het aantal geringde sterns per jaar per gebied) varieert echter sterk van jaar tot jaar en van plaats tot plaats, zodat een correctie voor de ringinspanning noodzakelijk is. Na correctie blijkt nog steeds, dat het merendeel van de populatie op Griend bestaat uit 'eigen vogels' (Figuur 3). Er is echter een groot verschil in de populatiesamenstelling wat betreft als kuiken geringde sterns en als adult geringde sterns. Van de als adult geringde sterns is 95,4% van de populatie afkomstig van Griend, terwijl van de als kuiken geringde sterns een veel kleiner percentage van de populatie (77,3%) op Griend is geboren. Het overige deel van de populatie is voornamelijk afkomstig uit andere Nederlandse kolonies (16,7%). Daarnaast maken sterns afkomstig uit Engeland en Ierland een belangrijk deel uit van de Griendse populatie (4,7%). Ter vergelijking van Griend is een dataset met Deense ringgegevens geanalyseerd. De populatiesamenstelling in Denemarken geeft een geheel ander beeld te zien dan Griend (Figuur 3). Slechts 18,4% van de als kuiken geringde populatie is teruggevonden op eigen geboortegrond, 74,2% van de Deense populatie is afkomstig uit andere kolonies in Denemarken of de aangrenzende landen (Oost-Duitsland en Zweden) en 7,4% is afkomstig uit andere landen (3,2% Engeland en Ierland, 2,0% Nederland, 1,9% West-Duitsland). Ook voor de Deense populatie geldt dat het aandeel vogels dat trouw is aan hun broedgebied bij als adult geringde vogels veel groter is (36,7% van de populatie) dan bij de als kuiken geringde vogels (18,4% van de populatie). Van de in Denemarken als adult geringde populatie is 52,2% afkomstig uit andere Deense kolonies (inclusief aangrenzende kolonies in Zweden en oost-Duitsland) teruggevonden en 11,1% uit buitenlandse kolonies.



Figuur 3. De samenstelling van de populatie op Griend (1995; figuren boven) en in Denemarken (1960-1983; figuren beneden).

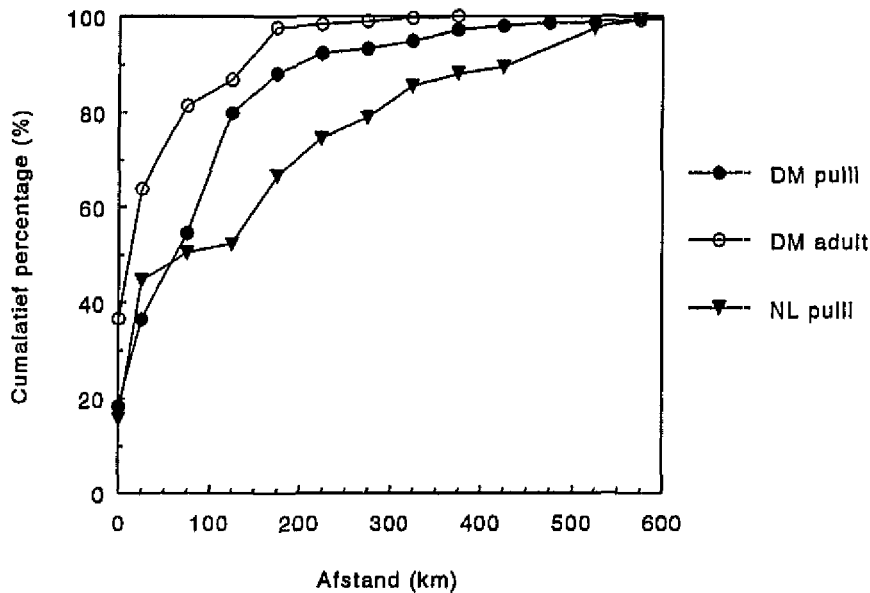
Bij de berekening van de mate van emigratie moeten een aantal aannames gedaan worden. Aan de hand van geschatte parameters voor de overleving (80% van de kuikens vliegt uit, 50% overleving in het eerste jaar en 90% overleving in de daaropvolgende jaren) is berekend hoeveel geringde individuen er op een bepaald tijdstip nog in leven zouden moeten zijn. De mate van emigratie is vervolgens te berekenen door het aantal waargenomen geringde vogels (gecorrigeerd voor de kans dat een individu wordt waargenomen) te delen door het aantal nog in leven zijnde individuen (zie Brenninkmeijer & Stienen (1996) voor een gedetailleerde beschrijving van de gehanteerde methode). Wanneer de ringaflezings op Griend in 1995 worden geanalyseerd volgens deze methode, blijkt dat 29,2% van op Griend als kuiken geringde sterns die nog zouden moeten leven in 1995 op Griend aanwezig was. Van de als adult geringde sterns afkomstig is dit en 92,7%. Van de Delta-populatie (Hompelvoet en de Hooge Platen) migreerde 6,7% van de kuikens naar Griend, van de populatie in Zeebrugge 1,9% en van de Engelse populatie 1,3%. Van de overige verder weg gelegen populaties migreerde slechts een gering gedeelte naar Griend. De emigratie van als adult geringde vogels is in veel gevallen onbetrouwbaar, omdat niet in alle landen adulte vogels zijn geringd (hetgeen de vele nullen in tabel 3 verklaard). Opmerkelijk is dat relatief veel adulte vogels vanuit België naar Griend zijn gemigreerd (11,4% van de Belgische populatie).

Tabel 3. De emigratie naar Griend (% van de populatie) van als kuiken en als adult geringde Grote Sterns. De migratie naar Griend is berekend aan de hand van ringaflezings in 1995. Voor de gebruikte methode zie Brenninkmeijer & Stienen 1996.

Land	% emigratie kuiken	% emigratie adult
Griend	29,2	92,7
Delta-gebied	6,7	0
België	1,9	11,4
Engeland en Ierland	1,3	0,7
Oost-Duitsland	0,2	0
Denemarken	0,9	0,8
Zweden	0,8	0
Estland	0,2	0

Migratie naar andere kolonies vertoont een duidelijk verband met de afstand van de oorspronkelijke kolonie (figuur 4). Het merendeel van zowel de Nederlandse als de Deense migrerende Grote Sterns vestigde zich op minder dan 125 km van de oorspronkelijke kolonie. Vooral de in Denemarken als adult geringde vogels vestigden zich dicht in de buurt van de oorspronkelijke kolonie (ongeveer 80% vestigde zich op minder dan 100 km). De in Denemarken als kuiken geringde sterns vestigden zich iets verder weg (ongeveer 80% op minder dan 125 km), terwijl de in Nederland als kuiken geringde sterns nog verder weg migreerden (ongeveer 80% op minder dan 175 km). Het verband tussen afstand van de oorspronkelijke kolonie en het cumulatief percentage vogels loopt in de Nederlandse situatie lang niet zo geleidelijk als voor de Denemarken het geval is. Het percentage Nederlandse sterns, dat tussen de 26 km en 125 km van de oorspronkelijke kolonie is teruggemeld, is zeer gering, waardoor een knik in de grafiek te

zien is. Dit wordt veroorzaakt doordat de belangrijkste Nederlandse kolonies (Griend en Hompelvoet) vrij ver van elkaar vandaan liggen en zich daartussen geen andere kolonies bevinden. In Denemarken liggen zeer veel kleine kolonies op relatief korte afstand van elkaar, waardoor er geen knik in de grafiek verschijnt.



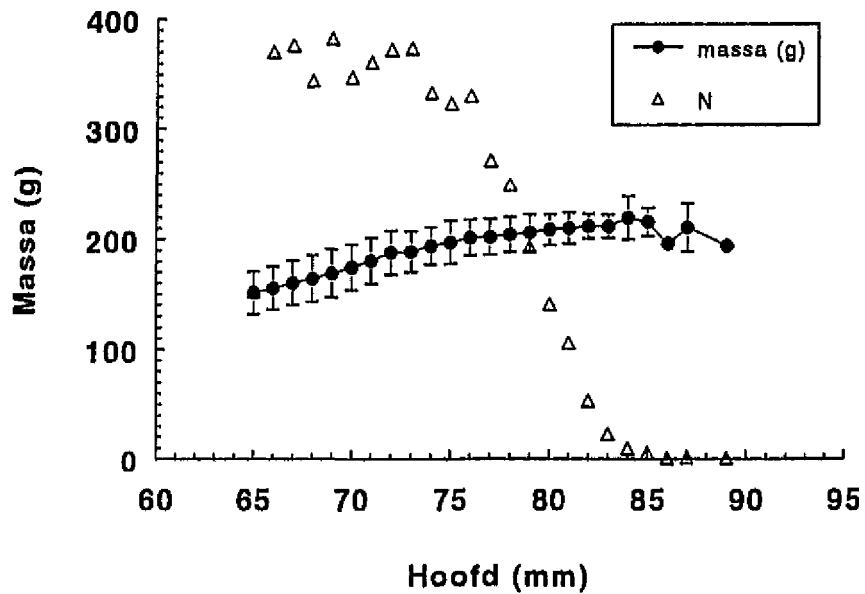
Figuur 4. Relatie tussen het cumulatieve aantal emigrerende vogels (%) en de afstand van de oorspronkelijke kolonie (km). DM pulli = in Denemarken als kuiken geringd, DM adult = in Denemarken als adult geringd en NL pulli = in Nederland als kuiken geringd.

3.4 Invloed van conditie op overleving

Een variantie-analyse laat zien dat de in 1990-1993 als kuiken geringde sterns, die in 1995 en 1996 zijn teruggezien, zwaarder waren (gecorrigeerd voor de grootte van de kop en het jaar van ringen) dan kuikens die niet zijn teruggezien (ANCOVA, $F_{1,5836} = 21,2$, $P < 0,01$). Dit suggereert dat kuikens in "goede conditie" een grotere kans hebben om later als broedvogel naar de kolonie terug te keren. De bovenstaande analyse betreft echter alle geringde kuikens en het is de vraag of deze relatie ook opgaat voor vliegvlug veronderstelde kuikens. Als criterium voor uitvliegen is de grootte van de kop gebruikt. Conform hoofdstuk 3.1 zijn weer twee selectiestappen gemaakt, namelijk 1) alleen kuikens met koppen groter dan 65mm (i.e. meer dan 18 dagen oud) en 2) alleen kuikens met koppen groter dan 70mm (i.e. meer dan 21 dagen oud). Normaal gesproken vliegen de kuikens uit wanneer ze ongeveer 28 dagen oud zijn. Voor het kwantificeren van de conditie van kuikens zijn we uitgegaan van de gemiddelde massa (M_{exp}) bij een bepaalde koplengte (figuur 5). Afwijkingen van de gemiddelde massa zijn een maat voor de conditie van een kuiken. De conditie-index (CI) is als volgt berekend:

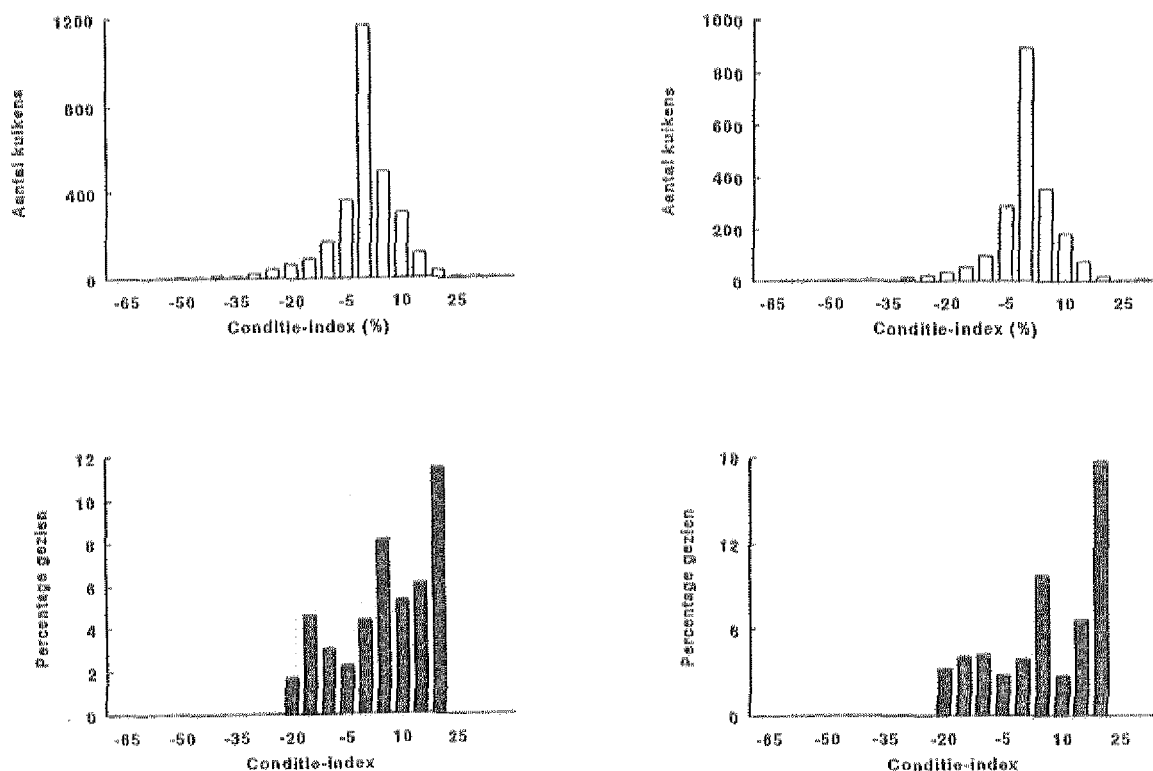
$$CI = \frac{M - M_{exp}}{M_{exp}} * 100\%$$

Een kuiken met een massa groter dan de gemiddelde massa (bij een bepaalde grootte van de kop) verkeert in goede conditie.



Figuur 5. Relatie tussen de grootte van de kop en de gemiddelde massa (met sd) van vliegvlug veronderstelde sternekuikens. Metingen op Griend in de periode 1992-1995.

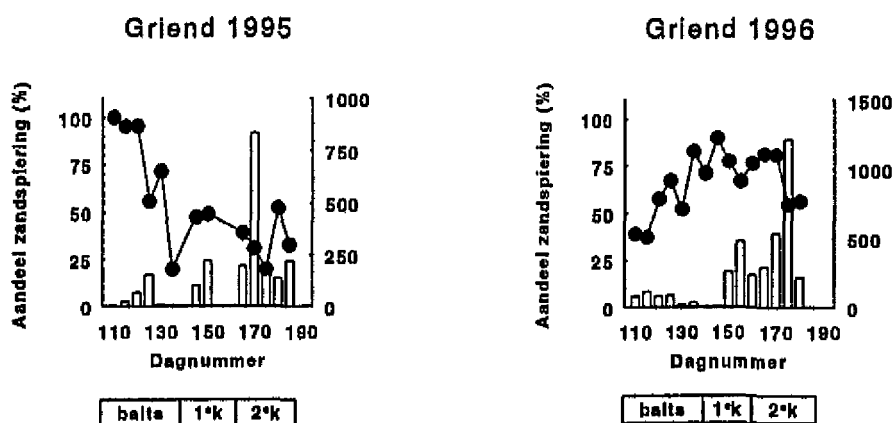
De gemiddelde conditie-index van de niet teruggeziene sterns met koppen > 65 mm ($CI^{niet} = -1,3\%$, $N = 2609$) is significant lager dan die van wel teruggeziene sterns ($CI^{terug} = 3,8\%$, $N = 130$) (Students T-test, $T = -4,87$, $P < 0,001$). Ook na selectie op koppen groter dan 70 mm blijft het verschil tussen de twee groepen significant ($CI^{niet} = 0,3\%$, $N = 1765$ en $CI^{terug} = 3,3\%$, $N = 90$) (Students T-test, $T = -2,99$, $P < 0,001$). Grafisch uitgezet (figuur 6) is duidelijk te zien dat het aandeel afgelezen sterns toeneemt naarmate de conditie voor het uitvliegen hoger was.



Figuur 6. De verdeling van de conditie van kuikens geringd op Griend in de periode 1990-1994 (figuur linksboven: kuikens met kop groter dan 65 mm; figuur rechtsboven: kuikens met kop groter dan 70 mm) en het aandeel afgelezen sterns in relatie tot de conditie vlak voor het uitvliegen (figuur linksonder: kuikens met kop < 65 mm; figuur rechtsonder: kuikens met kop < 70 mm). De conditie-index van de kuikens is onderverdeeld in categorieën, waarbij conditie -65 = -69 t/m -65, -60 = -64 t/m -60 enz..

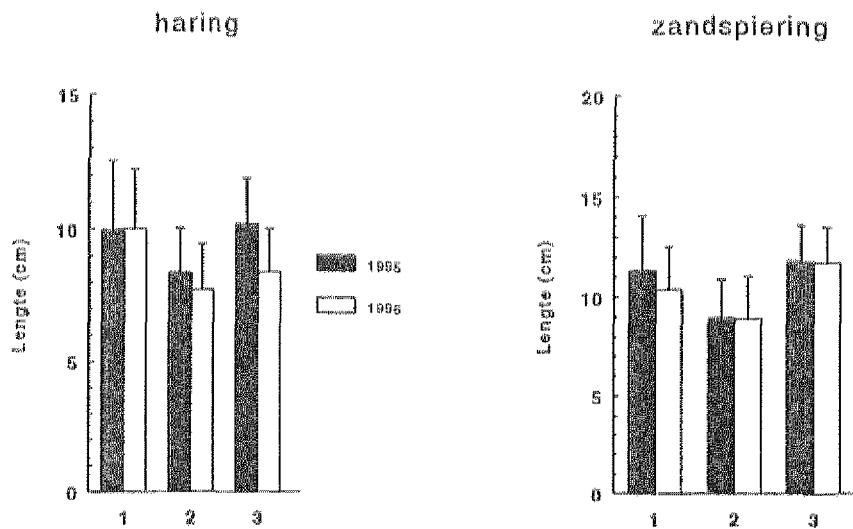
3.5 Voedselaanvoer op Griend

Het aandeel van de verschillende prooi-soorten vertoont grote variatie, zowel binnen het seizoen als tussen de jaren (figuur 7). In 1995 werd tijdens het begin van de baltsfase vrijwel uitsluitend zandspiering aangevoerd. Pas vanaf 30 april (dag 90) werd er ook haring naar de kolonie aangevoerd. Het aandeel haring steeg daarna geleidelijk en bedroeg tijdens het begin van de kuikenfase (vanaf dag 140) ongeveer 60%. De gehele verdere kuikenfase schommelt het aandeel haring rond dit niveau. In 1996 is een geheel ander beeld te zien (figuur 7). In het begin van de baltsfase werd relatief veel haring aangevoerd. Het percentage haring daalde daarna geleidelijk tot ongeveer 25% toen de eerste eieren uitkwamen (dag 140). Tijdens de eerste 3 weken van de kuikenfase bleef het aandeel haring laag en schommelde rond de 25%. In de laatste week voor het uitvliegen van de kuikens is weer een stijging van het percentage haring naar ongeveer 50% te zien.



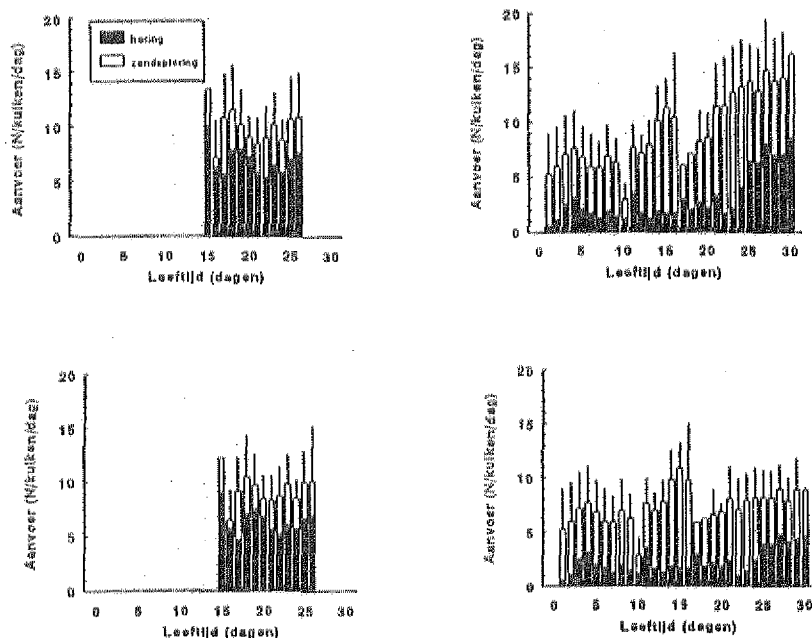
Figuur 7. Het aandeel van de in de kolonie aangevoerde zandspieringen in de broedseizoenen 1995 en 1996 (Dagnummer 140 = 140-144, 145 = 145-149 enz.). De balken geven het aantal waarnemingen weer (rechter as). Onder de X-as zijn de verschillende fases van balts, jonge kuikens (1°k) en oudere kuikens (2°k) weergegeven.

Ook de lengte van de aangevoerde prooien varieerde binnen het broedseizoen (figuur 8). Tijdens de baltsfase werden significant grotere prooien aangebracht dan tijdens de vroege kuikenfase (Scheffé-test, $P < 0,05$). Met het opgroeien van de kuikens nam de prooilengte toe (Scheffé-test, $P < 0,05$). De lengte van de naar oudere kuikens aangebrachte prooien kwam grotendeels overeen met de prooilengtes tijdens de baltsfase, hoewel in 1996 de haringen aan het eind van het seizoen nog steeds vrij klein waren (Scheffé-test, baltsfase > late kuikenfase, $P < 0,05$). Ook tussen de jaren bestaan er verschillen in prooilengte. Over het algemeen waren de in 1996 aangebrachte haringen kleiner dan in 1996 (Scheffé-test, $P < 0,05$). Dit laatste geldt echter niet voor de haringen die tijdens de balts werden aangebracht. Behalve tijdens de baltsfase (1995 significant groter dan 1996, Scheffé-test, $P < 0,05$), waren de aangebrachte zandspieringen in beide jaren van gelijke grootte (Scheffé-test, n.s.).



Figuur 8. De gemiddelde lengte (met standaard deviatie) van de aangevoerde prooien in de verschillende fases van de broedcyclus (haring linker figuren, zandspiering rechter figuren). De getallen onder de x-as verwijzen naar de verschillende fases van balts (1), jonge kuikens (2) en bijna vliegvlugge kuikens (3).

Het aantal aangevoerde prooien was in 1996 in de eerste twee weken van de kuikenfase vrij gering (ongeveer 7 prooien per kuiken per dag), maar steeg daarna naar meer dan 13 prooien per kuiken per dag (figuur 9). In 1995 is alleen de aanvoer naar kuikens van meer dan twee weken oud gemeten. De aanvoer bedroeg toen ongeveer 10 prooien per kuiken per dag. De voedselsituatie lijkt in 1996 aan het einde van het seizoen verbeterd te zijn en is dan zelfs beter dan in 1995. Dit laatste is juist wanneer er wordt uitgegaan van een gemiddeld kuiken. Wanneer we echter een vergelijking willen maken met voedselsituatie in de Waddenzee is het realistischer om van de oudervogels uit te gaan. Wanneer twee oudervogels tegelijkertijd gaan vissen zal de voedselaanvoer voor hun kuiken relatief hoog zijn. Toch kan het voedselaanbod in de Waddenzee in een dergelijke situatie relatief laag zijn, maar door de inspanning te verhogen kunnen de oudervogels het geringe voedselaanbod compenseren. De ouderlijke inspanning verschilde enorm tussen de twee jaren en een correctie daarvoor is hier op zijn plaats. In 1995 was meer dan 80% van de tijd een van beide ouders aanwezig bij het nest. In 1996 nam dit percentage vanaf dag 17 af van meer dan 90% naar ongeveer 20% op dag 22 en bleef daarna ongeveer gelijk. Correctie voor de ouderlijke inspanning geeft een geheel ander beeld van de aanvoer te zien (figuur 9). De gecorrigeerde aanvoer is in beide jaren vrij constant. In 1995 lag de gecorrigeerde aanvoer op bijna 10 prooien per kuiken per dag. In 1996 was die veel lager en bedroeg ongeveer 7-8 prooien per kuiken per dag. De toename in de prooiaanvoer op het einde van het seizoen werd dus veroorzaakt door een verhoogde ouderlijke inspanning.



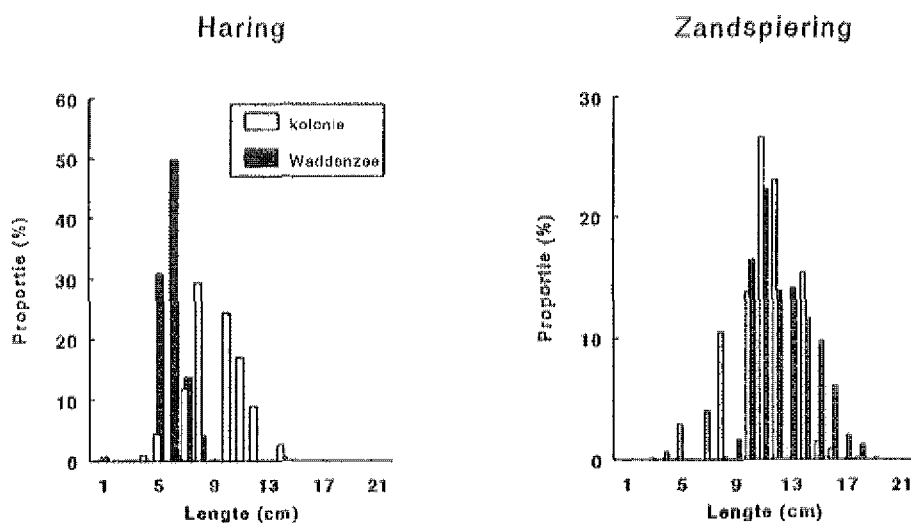
Figuur 9. Het aantal aangevoerde prooien (met standaard deviatie) in relatie tot de leeftijd van de kuikens in 1995 (links boven) en in 1996 (rechts boven) en het aantal aangevoerde prooien na correctie voor de ouderlijke inspanning (figuren beneden).

3.6 Bestandsopname prooivissen

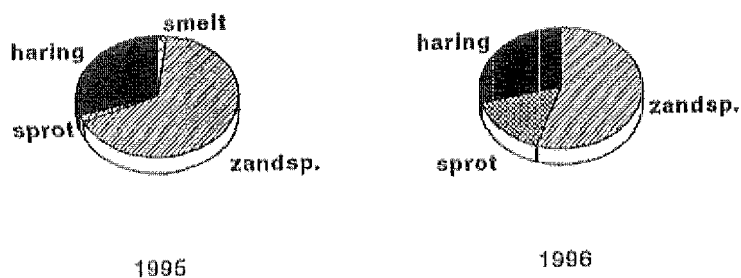
De verdeling van de lengteklassen zoals gevangen met het Isaacs Kidd Midwater Trawl net (IKMT-net) verschilt sterk van die door de sterns aangebracht (figuur 10). De met dit net gevangen haringen zijn veel kleiner dan de door de sterns aangebrachte haringen. Voor de zandspierting geldt het omgekeerde. Zandspiertingen kleiner dan 9 cm gaan echter vrijwel allemaal door de mazen van het net (Gerrit van de Kamp). Het is echter geheel onduidelijk in hoeverre de verschillen veroorzaakt worden door de vangstefficiëntie van het gebruikte net of door een selectieve vangst door de sterns. Daarom gaan we ervan uit dat de bemonstering met het IKMT-net het werkelijke aanbod in het foerageergebied van de sterns reflecteert en zijn er geen correcties gemaakt voor de gevonden verschillen in lengteverdeling.

Uit de verdeling van de prooi-soorten blijkt dat in 1995 en in 1996 het merendeel van het aanbod bestond uit haring en zandspierting (figuur 11). Smelt is zowel in 1995 als in 1996 nauwelijks gevangen. In 1995 is nauwelijks sprong gevangen, terwijl in 1996 het percentage sprong ongeveer 16% bedroeg. Wanneer de gegevens worden opgesplitst in de verschillende periodes van baltsfase, vroege kuikenfase en late kuikenfase (conform hoofdstuk 3.5) blijkt, dat in 1995 in alle fasen het aanbod aan zandspierting iets hoger was dan in 1996 (figuur 12). Het aanbod zandspierting vertoont in beide jaren hetzelfde patroon in de loop van het seizoen. Veel zandspierting tijdens de baltsfase en daarna een geleidelijke afname. Het aanbod aan haring was in 1996 tijdens baltsfase hoger en tijdens de vroege kuikenfase beduidend lager dan in 1995. In het haringaanbod is geen duidelijk seizoenspatroon te vinden. In 1995 vertoont de hoeveelheid haring een optimum tijdens de vroege kuikenfase, terwijl in 1996 het optimum tijdens de baltsfase lag. Deze variatie in het seizoenspatroon leidt ertoe dat de verdeling van de prooien in de verschillende fasen niet altijd overeenkomt met die van figuur 11. De verdeling van de

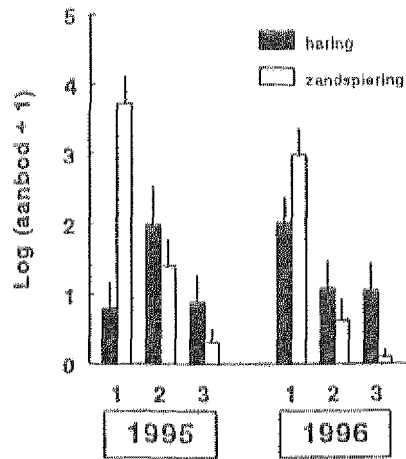
prooi-soorten in de bemonstering met het IKMT-net komt in 1995 geheel overeen met de verdeling van de prooivissen op Griend (figuur 13). In 1996 komen deze verdelingen echter in de kuikenfase totaal niet overeen. De bemonstering met het IKMT-net laat een geleidelijke afname van het aandeel zandspiering zien in de loop van het seizoen, terwijl de aanvoer in de kolonie eerst een stijging en vervolgens weer een daling van het aandeel zandspiering laat zien. De afname van het aandeel zandspiering aan het eind van de kuikenfase is weliswaar zowel in de bemonstering met het IKMT-net als in de aanvoer op Griend terug te zien, maar de verhoudingen komen niet overeen.



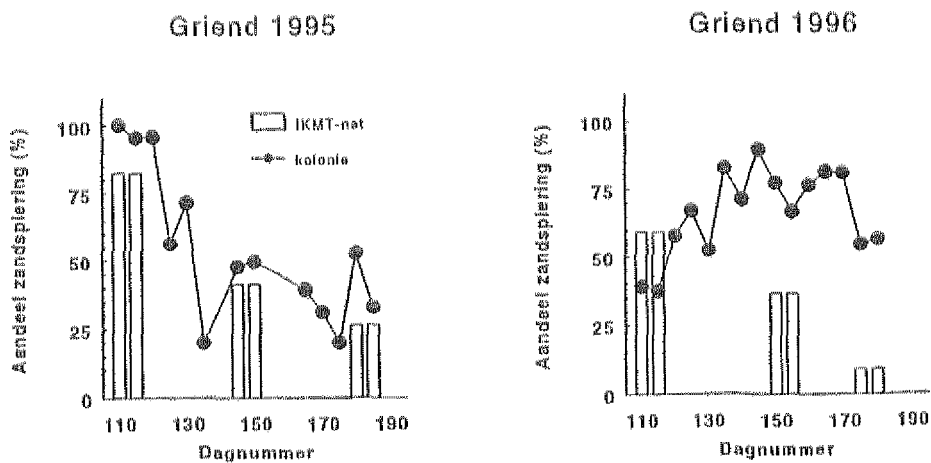
Figuur 10. Verdeling van de lengte van de door de sterns aangevoerde vis in vergelijking met de verdeling zoals bemonsterd met het IKMT-net.



Figuur 11. Het aandeel haring, sprot, zandspiering en smelt in de bestandsopnames met het IKMT-net in 1995 en in 1996.

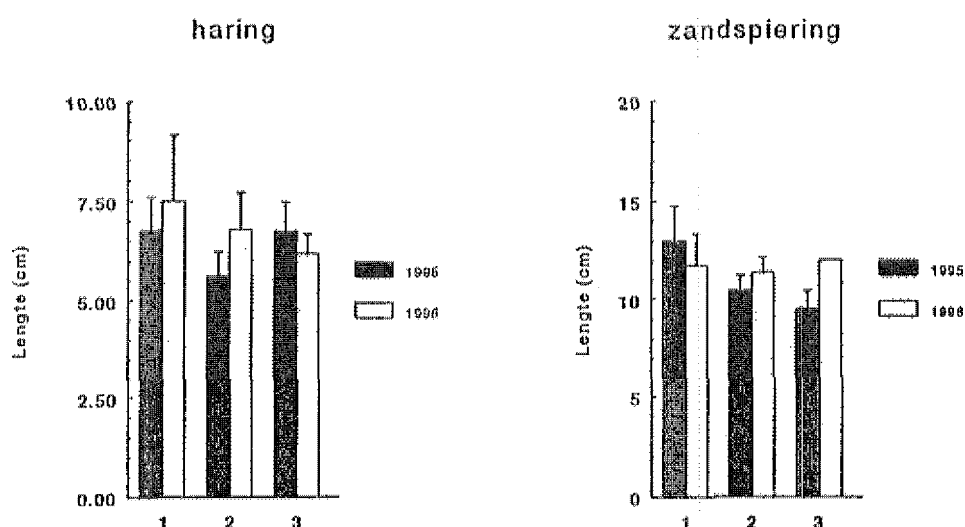


Figuur 12. Aanbod-index van de verschillende prooi-soorten (met standaard error) in de bestandsopnames met het IKMT-net in 1995 en 1996. De getallen onder de x-as verwijzen naar de verschillende fases van balts (1), jonge kuikens (2) bijna vliegvlugge kuikens (3).



Figuur 13. Het aandeel zandspieling in de aanvoer op Griend vergeleken met die in de bestandsopnames met het IKMT-net.

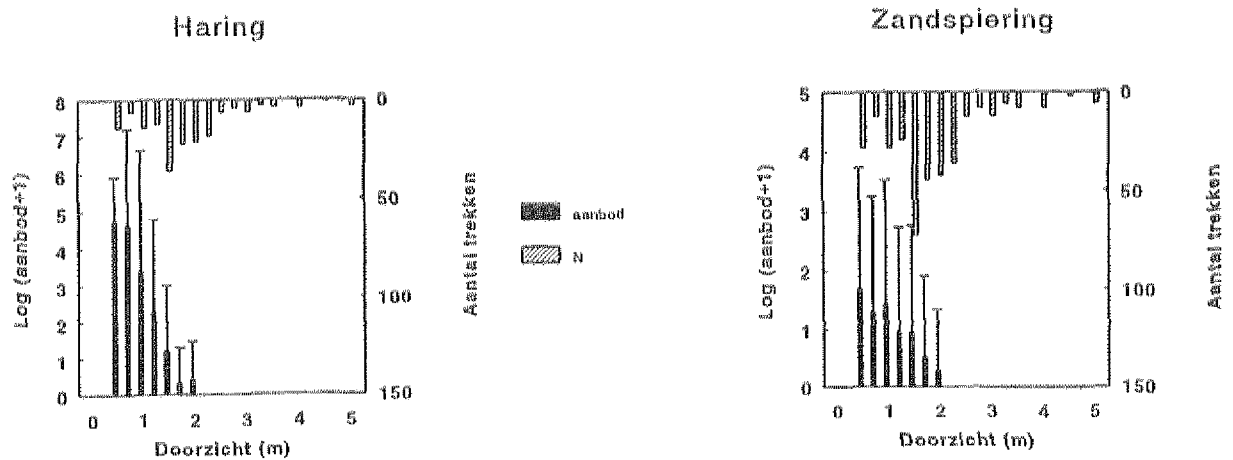
De lengte van de haringen (figuur 14) is in alle fases van de broedcyclus veel kleiner dan die door de sterns aangebracht (vergelijk figuur 8). Het seizoenspatroon komt in grote lijnen overeen met de in de kolonie aangebrachte haringen (in 1995 relatief grote haringen in de baltsfase, kleinere haringen in de vroege kuikenfase en weer een toename in de late kuikenfase; in 1996 relatief grote haringen tijdens de balts, kleinere prooien tijdens de jonge kuikenfase en tijdens de late kuikenfase zijn de haringen nog steeds vrij klein). De lengte van de zandspieringen komt goed overeen met die van de door de sterns aangebrachte zandspieringen (vergelijk figuur 8). Ook het seizoenspatroon komt goed overeen met het patroon in de kolonie (een afname van de lengte in de vroege kuikenfase). De toename van de lengte in de late kuikenfase is echter niet terug te vinden in de bemonstering. Dit laatste wordt waarschijnlijk veroorzaakt door de geringe steekproefgrootte (respectievelijk 6 en 1 zandspieringen in 1995 en in 1996).



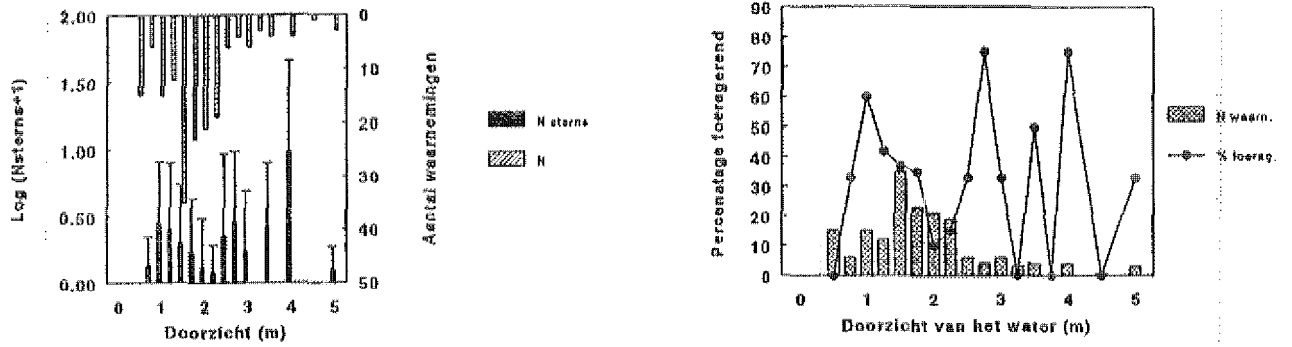
Figuur 14. De gemiddelde lengte (met standaard error) in de verschillende fases van balts (1), vroege kuikenfase (2) en late kuikenfase (3) in de bemonstering met het IKMT-net in 1995 en in 1996.

De verdeling van de prooivissen is sterk afhankelijk van het doorzicht van het water. Met een toenemend doorzicht nam de hoeveelheid haringachtigen (Pearson regressie, $R^2 = 0,10$, $P < 0,001$) en zandspieringachtigen (Pearson regressie, $R^2 = 0,10$, $P < 0,001$) in de bemonstering af (figuur 15). In zeer helder water werd met behulp van acoustische apparatuur wel vis waargenomen, maar deze bevond zich meer dan twee meter diep (Gerrit van der Kamp) en werd dus niet gevangen met het IKMT-net, dat alleen in de bovenste twee meter van de waterlaag bemonsterd. De verdeling van het aantal foeragerende sterns komt echter niet overeen met dit patroon. Het aantal foeragerende sterns vertoont geen duidelijk verband met het doorzicht van het water (figuur 16). Ook de aantrefkans van foeragerende sterns vertoont geen duidelijk verband met het doorzicht van het water (figuur 16). De waarnemingen van het aantal foeragerende sterns hebben echter betrekking op een vrij groot gebied (tot een kilometer ver werden sterns geteld in een kwadrant van 90°), waarbinnen het doorzicht ongetwijfeld sterk kan variëren. Het is waarschijnlijk realistischer om de gegevens te beperken tot sterns die rondom het schip foerageerden. Maar ook het aantal sterns dat rondom het schip foerageerde vertoont

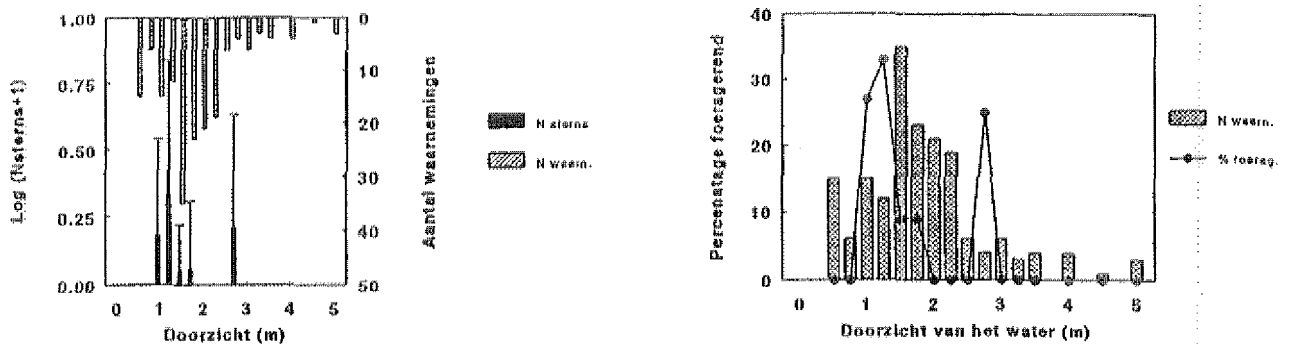
geen duidelijk verband met het doorzicht van het water (figuur 17). Wel is opvallend dat vrijwel alle waarnemingen van foeragerende sterns betrekking hebben op water met een doorzicht van 1-1,75 m. In water tot 1 m doorzicht zijn geen foeragerende sterns waargenomen. In water met een doorzicht groter dan 1,75 m is slechts zijn slechts in 1 geval rondom het schip foeragerende sterns aangetroffen. Het betrof een vrij grote groep, die wel pogingen deden om vis te vangen, maar daarin niet slaagden (Hans v.d Berg). Via de acoustische apparatuur werd op die plek een grote school vis waargenomen, die zich echter dieper dan 2 m bevond. Waarschijnlijk was de school dus goed zichtbaar voor de sterns, maar onbereikbaar. De kans dat foeragerende sterns rondom het schip werden aangetroffen was het hoogst in water met een doorzicht van 1-1.25 m. Naarmate het doorzicht van het water toeneemt, neemt het percentage waarnemingen waarin foeragerende sterns werden aangetroffen af tot een kans van 0% in water met een doorzicht groter dan 1,75 m. Alleen de bovenstaande waarneming van een grote groep foeragerende sterns veroorzaakt een piek in de figuur bij een waterdoorzicht van 2,75 m.



Figuur 15. De hoeveelheid haring en zandspiering in de bemonstering met het IKMT-net in relatie tot het doorzicht van het water.



Figuur 16. Het aantal foeragerende Grote Sterns in relatie tot het doorzicht van het water (figuur links) en het aandeel van de waarnemingen waarin foeragerende sterns zijn aangetroffen in relatie tot het doorzicht van het water (figuur rechts). Alle waarnemingen van foeragerende sterns hebben betrekking op een kwadrant van 90° en een zicht van ongeveer 1 km.



Figuur 17. Het aantal foeragerende sterns in de directe nabijheid van het schip in relatie tot het doorzicht van het water (figuur links) en het aandeel van de waarnemingen waarin foeragerende sterns in de directe nabijheid van het schip werden aangetroffen (figuur rechts).

4 DISCUSSIE

4.1 Populatie-opbouw

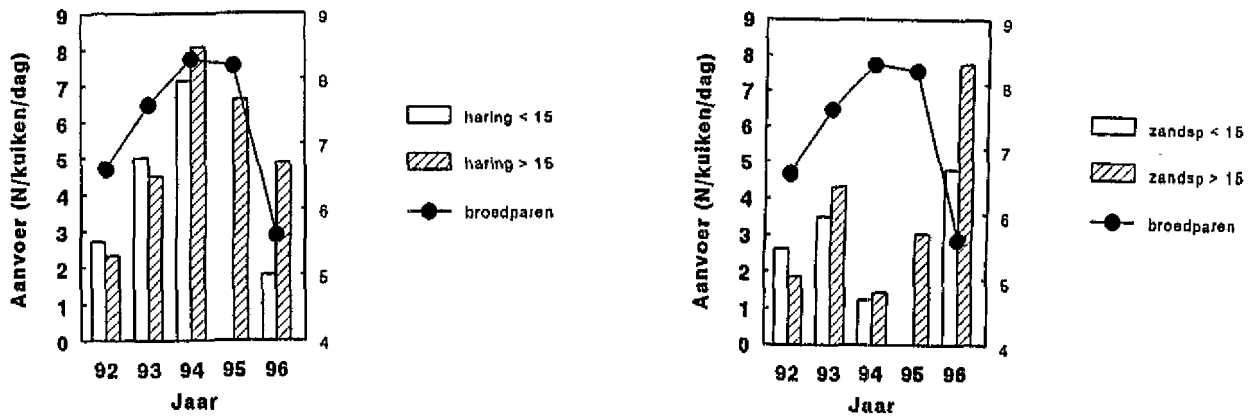
Allereerst dient opgemerkt te worden dat niet met zekerheid is te zeggen of alle afgelezen vogels ook daadwerkelijk tot broeden zijn gekomen. Echter het feit dat vrijwel alle aflezingen zijn gedaan tijdens actief paargedrag en het feit dat enkele afgelezen individuen later zijn gevangen op hun nest maken dit wel aannemelijk.

Veen (1977) heeft gevonden dat de jongere vogels voornamelijk in de laat gevestigde kolonies broeden. Uit onze ringaflezingen blijkt dat de jongere vogels (2-3 jaar) ook later met de baltsactiviteiten beginnen dan de ouderejaars. Het is zeer aannemelijk dat de jongere vogels pas later in het seizoen in de kolonies arriveren, waardoor de baltsactiviteit, eileg en kuikenfase eveneens verlaat is. Het kan echter ook zijn, dat de jonge vogels wel tegelijk met de oudere vogels in de broedgebieden arriveren, maar dat ze, in tegenstelling tot reeds ervaren paren, eerst een partner moeten zoeken waardoor het begin van het broedseizoen voor deze vogels later valt. Het patroon van een toenemend aandeel van jongere vogels bleek vooral duidelijk in 1995. In 1996 is in eerste instantie geen sprake van een duidelijk patroon, maar vanaf de eerste dagen van mei is er ook in dat jaar sprake van een gestage toename van het aandeel jongere vogels. Het grillige karakter van de aanvang van het broedseizoen 1996 is vraagt om een nadere beschouwing. Mogelijk is dit het gevolg van de geringe steekproefgrootte (het aantal afgelezen individuen bedroeg tot begin mei minder dan 20) waardoor het toeval een grote rol speelt. Een andere mogelijkheid is dat de 5- en vooral de 6-jarige vogels in 1996 later tot broeden zijn gekomen dan in 1995 (pas in de eerste week van mei is de eerste 6-jarige vogel afgelezen). In het begin van het seizoen waren alleen de relatief onervaren vogels (4- en ook wel 5 jarigen) aanwezig in het broedgebied. Dit zou betekenen dat het patroon in het begin van 1996 niet zozeer als grillig, maar eerder als afwijkend van 1995 moet worden gezien. Voortzetting van het onderzoek zal hierin duidelijkheid moeten scheppen.

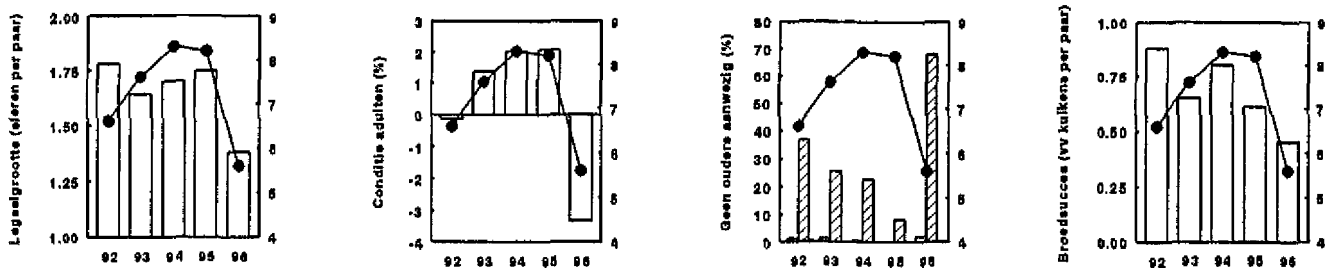
De populatie-opbouw verschilde enorm tussen 1995 en 1996. Het aandeel jonge vogels was in 1996 aanzienlijk hoger en terugkeer van de oudere vogels was in dat jaar enorm gedaald. Waarschijnlijk heeft deze verschuiving te maken met de afname van het aantal broedparen, hoewel andere oorzaken, als variatie in jaarlijkse overleving, niet uitgesloten kunnen worden. In 1996 hebben op Griend slechts 5600 paren Grote Sterns gebroed ten opzichte van 8200 paren in 1995. Deze reductie lijkt vooral veroorzaakt te zijn door een verminderd aantal oudere (ervaren) vogels. Het aantal jonge (onervaren) vogels dat in 1996 tot broeden kwam, was veel groter dan in 1995. Het is niet waarschijnlijk, dat de afname van het aantal ouderejaars betekent dat deze vogels dood zijn, hoewel dit natuurlijk niet uitgesloten kan worden. Waarschijnlijker is, dat een gedeelte van de populatie in 1996 niet tot broeden is gekomen. Het is is echter onbekend waar deze vogels dan wel naar toe zijn gegaan. Mogelijk zijn ze gemigreerd naar andere kolonies, hoewel in Nederland geen grote verschuivingen zijn opgetreden. Het is ook mogelijk, dat ze helemaal niet tot broeden zijn gekomen. Dit is een bekend fenomeen bij zeevogels. Veel auteurs tonen een relatie aan tussen de voedselbeschikbaarheid of de prooidichtheid in de foerageergebieden en het aantal broedparen (Monaghan *et al.* 1989, Vader *et al.* 1990, Bailey 1991, Anker-Nilsen & Barrett 1991, Newton 1994). Ook voor de Grote Stern zijn er aanwijzingen dat een dergelijke relatie bestaat. Figuur 18 toont de relatie tussen de dagelijkse prooiaanvoer naar een kuiken en het aantal broedparen op Griend in de periode 1992-1996. De aanvoer van haring in de vroege kuikenfase (minder dan 15 dagen oud) is zeer sterk gecorreleerd met het aantal broedparen. Als de kuikens ouder worden, wordt dit beeld vertroebeld door een grote jaarlijkse fluctuatie in de ouderlijke inspanning (zie verder). Wat betreft de aanvoer van zandspiering is er echter geen verband met het aantal broedparen. Wel

toont het aandeel haringen in het voedselaanbod van de kuikens enige parallellen met het aantal broedparen. De sterke correlatie tussen de hoeveelheid aangevoerde haring en het aantal broedparen suggereert dat de sterns in staat zijn de voedselsituatie in een vroeg stadium te kunnen voorspellen. De voedselaanvoer naar de kuikens hoeft evenwel niet noodzakelijkerwijs de heersende voedselsituatie in de Waddenzee te reflecteren, maar gezien de enorme jaarlijkse variatie in de voedselaanvoer lijkt een dergelijk verband wel te bestaan. Bovendien is er een reeks van bevindingen die dit vermoeden staven. Op de eerste plaats blijkt uit de bemonstering van de proovissen in het foerageergebied van de sterns, dat de prooidichtheid tijdens de kuikenfase in 1996 was afgenomen ten opzichte van 1995. Bovendien zijn er nog een reeks andere parameters die een indicatie kunnen geven van de voedselbeschikbaarheid. Op de eerste plaats kan de legselgrootte een aanwijzing zijn voor de heersende voedselsituatie tijdens de aanvang van de broedperiode. De legselgrootte vertoont eveneens een redelijk goede correlatie met het aantal broedparen en dus ook met de hoeveelheid in de kolonie aangebrachte haring (figuur 19). Alleen in 1992 was de legselgrootte hoog terwijl het aantal broedparen en de haringaanvoer gering was. De overige jaren volgen vrij goed het patroon. Legselgrootte kan echter ook variëren met de leeftijd van de vogels. Van visdieven is bekend dat jongere vogels kleinere legfels produceren dan oudere vogels (Hays 1978) en er kan hier dus ook sprake zijn van een verschuiving van de leeftijdsverdeling. Een tweede aanwijzing voor een veranderde voedselsituatie, iets later in het broedseizoen, is de conditie van de oudervogels. In slechte voedseljaren moeten de oudervogels harder werken en het is niet ondenkbaar dat dit ten koste gaat van hun conditie. De conditie van de oudervogels (de conditie is op dezelfde wijze bepaald als voor kuikens; zie hoofdstuk 3.4) volgt exact het verloop in het aantal broedparen en is dus sterk gecorreleerd met de voedselaanvoer. Op de derde plaats kan de ouderlijke inspanning indicatief zijn voor de heersende voedselsituatie. Tijdens de kuikenfase kunnen de oudervogels een slechte voedselsituatie compenseren door met twee ouders tegelijk te gaan vissen. In het begin van de kuikenfase is dit niet mogelijk omdat de kuikens dan nog niet thermostabiel zijn en een groot gedeelte van de tijd bebroed dienen te worden (Klaassen *et al.* 1994). De ouderlijke inspanning is bij jonge kuikens in alle jaren dan ook zeer gering (< 3% van de tijd gaan beide ouders foerageren). Bij kuikens ouder dan 2 weken loopt de ouderlijke inspanning echter parallel met het aantal broedparen en dus ook met de hoeveelheid aangevoerde haring. Kennelijk proberen de ouders een slechte voedselsituatie (weinig broedparen) te compenseren door tegelijk te gaan foerageren. Uiteindelijk zegt het broedsucces (het aantal uitgevlogen jongen per paar) iets over de heersende voedselsituatie. Ook hier is een verband met het aantal broedparen in te ontdekken, hoewel 1992 er weer uitspringt. Het broedsucces is echter lastig te bepalen en is daarom niet goed bruikbaar als parameter. Het is vrijwel zeker dat het broedsucces in 1992 te hoog is ingeschat doordat dat jaar een andere schattingsmethode gebruikt dan in de overige jaren.

toont het aandeel haringen in het voedselaanbod van de kuikens enige parallellen met het aantal broedparen. De sterke correlatie tussen de hoeveelheid aangevoerde haring en het aantal broedparen suggereert dat de sterns in staat zijn de voedselsituatie in een vroeg stadium te kunnen voorspellen. De voedselaanvoer naar de kuikens hoeft evenwel niet noodzakelijkerwijs de heersende voedselsituatie in de Waddenzee te reflecteren, maar gezien de enorme jaarlijkse variatie in de voedselaanvoer lijkt een dergelijk verband wel te bestaan. Bovendien is er een reeks van bevindingen die dit vermoeden staven. Op de eerste plaats blijkt uit de bemonstering van de prooivissen in het foerageergebied van de sterns, dat de prooidichtheid tijdens de kuikenfase in 1996 was afgenomen ten opzichte van 1995. Bovendien zijn er nog een reeks andere parameters die een indicatie kunnen geven van de voedselbeschikbaarheid. Op de eerste plaats kan de legselgrootte een aanwijzing zijn voor de heersende voedselsituatie tijdens de aanvang van de broedperiode. De legselgrootte vertoont eveneens een redelijk goede correlatie met het aantal broedparen en dus ook met de hoeveelheid in de kolonie aangebrachte haring (figuur 19). Alleen in 1992 was de legselgrootte hoog terwijl het aantal broedparen en de haringaanvoer gering was. De overige jaren volgen vrij goed het patroon. Legselgrootte kan echter ook variëren met de leeftijd van de vogels. Van visdieven is bekend dat jongere vogels kleinere legfels produceren dan oudere vogels (Hays 1978) en er kan hier dus ook sprake zijn van een verschuiving van de leeftijdsverdeling. Een tweede aanwijzing voor een veranderde voedselsituatie, iets later in het broedseizoen, is de conditie van de oudervogels. In slechte voedseljaren moeten de oudervogels harder werken en het is niet ondenkbaar dat dit ten koste gaat van hun conditie. De conditie van de oudervogels (de conditie is op dezelfde wijze bepaald als voor kuikens; zie hoofdstuk 3.4) volgt exact het verloop in het aantal broedparen en is dus sterk gecorreleerd met de voedselaanvoer. Op de derde plaats kan de ouderlijke inspanning indicatief zijn voor de heersende voedselsituatie. Tijdens de kuikenfase kunnen de oudervogels een slechte voedselsituatie compenseren door met twee ouders tegelijk te gaan vissen. In het begin van de kuikenfase is dit niet mogelijk omdat de kuikens dan nog niet thermostabiel zijn en een groot gedeelte van de tijd bebroed dienen te worden (Klaassen *et al.* 1994). De ouderlijke inspanning is bij jonge kuikens in alle jaren dan ook zeer gering (< 3% van de tijd gaan beide ouders foerageren). Bij kuikens ouder dan 2 weken loopt de ouderlijke inspanning echter parallel met het aantal broedparen en dus ook met de hoeveelheid aangevoerde haring. Kennelijk proberen de ouders een slechte voedselsituatie (weinig broedparen) te compenseren door tegelijk te gaan foerageren. Uiteindelijk zegt het broedsucces (het aantal uitgevlogen jongen per paar) iets over de heersende voedselsituatie. Ook hier is een verband met het aantal broedparen in te ontdekken, hoewel 1992 er weer uitspringt. Het broedsucces is echter lastig te bepalen en is daarom niet goed bruikbaar als parameter. Het is vrijwel zeker dat het broedsucces in 1992 te hoog is ingeschat doordat dat jaar een andere schattingsmethode gebruikt dan in de overige jaren.



Figuur 18. Relatie tussen de voedselaanvoer naar de kuikens ($n/kuiken/dag$; balken) en het aantal broedparen op Griend (getrokken lijn) in de periode 1992-1996. Het aantal broedparen is weergegeven als aantal/1000 op de rechter y-as. Haring < 15 = haringaanvoer naar kuikens jonger dan 15 dagen, haring > 15 = haringaanvoer naar kuikens ouder dan 15 dagen enz.



Figuur 19. De legselgrootte, de conditie van de oudervogels tijdens de eifase, de ouderlijke inspanning (i.e. gedeelte van de tijd dat beide ouders zijn foerageren) en het broedsucces (i.e. het aantal uitgevlogen kuikens per paar) in relatie tot het aantal broedparen. Het aantal broedparen is weergegeven met een getrokken lijn op de rechter y-as ($N/1000$), de overige parameters zijn weergegeven met verticale balken. < 15 = kuikens jonger dan 15 dagen, > 15 = kuikens ouder dan 15 dagen.

Resumerend kan gezegd worden, dat er sterke aanwijzingen zijn voor een invloed van de heersende voedselsituatie op het aantal broedparen van de Grote Stern. Met name het aanbod aan haring lijkt bepalend te zijn voor het aantal broedparen. In slechte voedseljaren is de conditie van de oudervogels, de legselgrootte (een enkele uitzondering daargelaten) en het aantal broedparen lager. Om de lage voedselaanvoer te compenseren gaan beide ouders in slechte voedseljaren vaak tegelijkertijd foerageren. Een verminderd aantal broedparen lijkt vooral zijn uitwerking te hebben op het aantal reeds ervaren broedvogels dat gaat broeden. De jonge niet-ervaren vogels doen ook in slechte voedseljaren een broedpoging.

4.2 Overleving

Brenninkmeijer & Stienen (1992) berekenden dat de mortaliteit van Nederlandse Grote Sterns in het eerste levensjaar ongeveer 52% bedroeg en in de daaropvolgende jaren respectievelijk 21%, 12%, 12%, 10% en 18%. Volgens deze mortaliteitspercentages bedraagt de overleving tot aan het zevende levensjaar (dit komt overeen met een leeftijd van 6 jaar) 21,7%, tot aan het zesde levensjaar 26,4%, tot aan het vijfde 29,3%, het vierde 33,3% en het derde 37,9%. De terugkeer als broedvogel op Griend laat echter een geheel ander patroon zien. De terugkeer van tweede-jaars vogels is aanzienlijk lager dan de 37,9% die te verwachten is op grond van de mortaliteit. Dit wordt veroorzaakt doordat de meeste tweede-jaars vogels nog niet naar de broedkolonies terugkeren, maar overzomeren in Afrika. De terugkeer van derde en vierdejaars vogels was in 1996 veel hoger (overleving van 45-49%) dan op grond van de jaarlijkse mortaliteit te verwachten is (overleving van 29-33%). Maar ook afwijkingen naar beneden zijn geen uitzondering. Vooral de terugkeer van in 1991 geringde vogels was zowel in 1995 als in 1996 laag vergeleken met andere jaarklassen. Dit laatste betekent waarschijnlijk dat de mortaliteit van vogels geboren in 1991 hoog was. Dit alles maakt duidelijk dat er een grote variatie in overleving bestaat tussen jaarklassen. Bovendien blijkt deze redelijk eenvoudige methode van ringaflezing zeer interessante resultaten op te leveren. Voortzetting van deze manier van gegevens verzamelen en daarbij gebruik makend van een populatiedynamisch model zal ons inzicht in de populatie-opbouw ongetwijfeld doen toenemen en de betrouwbaarheid vergroten.

Uit onze berekeningen blijkt dat de conditie vlak voor het uitvliegen van belang is voor de overleving. Hoe beter de conditie vlak voor het uitvliegen hoe groter de kans dat de vogel later als broedvogel zal terugkeren. De steekproef is echter nog vrij gering en verder onderzoek zal duidelijk moeten maken hoe sterk de gevonden invloed van conditie op de rekruteringskans is. Dergelijke relaties zijn van essentieel belang voor het maken van een populatie-dynamisch model. Indien de veronderstelling juist is, dat conditie tijdens de kuikenfase van invloed is op de overlevingskans na het uitvliegen, valt te verwachten dat in 'goede' voedseljaren de conditie van de kuikens hoog is. Dergelijke jaren zullen dan een veel belangrijker aandeel hebben in de aanwas van de populatie dan slechte voedseljaren. Bovendien zou dit betekenen, dat het monitoren van het broedsucces alleen niet voldoende is als een vroegtijdige indicatie dat er iets mis is met de populatie. In een goed monitoringprogramma zou tevens de conditie van de kuikens moeten worden opgenomen.

4.3 Migratie naar andere kolonies

Uitwisseling tussen kolonies speelt een belangrijke rol bij Grote sterns. Een aanzienlijk deel van de populaties op Griend en in Denemarken bestaat uit sterns die afkomstig zijn uit andere kolonies. Migratie naar andere kolonies kan het gevolg zijn van het verdwijnen van een kolonie

(bijvoorbeeld door verruiging van de vegetatie), waardoor de aldaar broedende sterns genoodzaakt zijn om een andere broedplaats te zoeken. Zeker in Denemarken, waar in de loop van de afgelopen 30 jaar zeer veel kleine kolonies zijn ontstaan en weer zijn verdwenen, zal dat ertoe hebben bijgedragen dat de mate van plaatstrouw vrij gering is, hetgeen blijkt uit het geringe aandeel eigen vogels. Griend vormt al zeer lang (in ieder geval al sinds de negentiende eeuw) een belangrijke broedplaats voor Grote Sterns (Brenninkmeijer & Stienen 1992). Sterns die op Griend gebroed hebben konden in het daaropvolgende jaar verzekerd zijn van hun vertrouwde broedplaats. Het aandeel eigen vogels is op Griend dan ook relatief hoog. Wanneer een stern eenmaal besluit om naar een andere kolonie te migreren of daartoe gedwongen is door omstandigheden, is de kans groot dat hij/zij zich dicht in de buurt van de oorspronkelijke kolonie vestigt. Dit verklaart waarom op Griend voornamelijk sterns uit het Delta-gebied (Hompelvoet en Markenje) zijn teruggevonden. In 1995 en vooral in 1996 (eigen observatie) zijn ook vrij veel sterns uit België op Griend gezien. Deze waren afkomstig van de kolonie in Zeebrugge die in 1988 is ontstaan. In dat jaar broedde er slechts 1 paar in Zeebrugge, maar de kolonie is in 5 jaar tijd uitgegroeid tot een kolonie van 1650 paren in 1993. Daarna is het aantal broedparen echter weer snel achteruitgegaan en in 1995 broedden er nog slechts 250 paren. Waarschijnlijk is een deel van die kolonie naar de dichtbij gelegen kolonies op de Hooge Platen en Hompelvoet gemigreerd, maar in ieder geval ook een gedeelte naar het verder weg gelegen Griend.

Voor het maken van een populatie-dynamisch model van de Grote Stern zijn gegevens met betrekking tot migratie van onontbeerlijke waarde. Berekeningen aan de populatie-dynamiek van Grote Stern in Nederland wijzen allemaal in de richting van een populatie die niet in staat is zichzelf in stand te houden, laat staan te groeien (Brenninkmeijer & Stienen 1992, van Boven & Schobben 1993). Import uit andere kolonies zou deze discrepantie tussen de werkelijkheid en de modellen verklaren. Brenninkmeijer & Stienen (1992) berekenden dat de netto-immigratie in de periode 1970-1973 ongeveer 12% moest bedragen om de populatiegroei in die periode te verklaren. Tegenwoordig is de omvang van de Nederlandse populatie vrij constant en zal er dus minder import nodig zijn om de populatie in stand te houden. De mate van migratie van en naar een bepaalde kolonie is echter onmogelijk te berekenen zonder een aantal aannames te maken met de betrekking tot de mortaliteit (Brenninkmeijer & Stienen 1996). De in dit rapport gepresenteerde gegevens over emigratie zijn, in ieder geval wat betreft de als kuiken geringde sterns, waarschijnlijk veel te laag ingeschat. Dit blijkt uit het zeer geringe percentage sterns dat op Griend geringd is en later weer op Griend gezien is. Iets minder dan 30% van de Griendse populatie is op Griend teruggezien. Dat zou betekenen, dat ongeveer 70% van de populatie naar elders is gemigreerd, hetgeen een onrealistische waarde lijkt gezien de samenstelling van de Griendse populatie (77% bestaat uit eigen vogels) en die van de Deense populatie (minder dan 1% bestaat uit Griendse vogels). Desalniettemin, laten de verhoudingen in emigratie tussen de verschillende duidelijk zien dat de emigratie naar Griend van land tot land verschilt. Wat bijvoorbeeld opvalt, is de relatief hoge mate van emigratie van Belgische sterns naar Griend. Ongetwijfeld heeft dit te maken met de sterke achteruitgang van de populatie in Zeebrugge.

Een opmerkelijk resultaat is het verschil in populatiesamenstelling tussen als kuiken dan wel als adult geringde sterns. Dit duidt erop, dat de kans dat een als kuiken geringd individu terugkeert naar eigen geboortegrond is kleiner dan de kans dat een als adult geringde stern terugkeert naar de oorspronkelijke kolonie. Waarschijnlijk zijn de eenmaal gevestigde sterns minder geneigd om hun vertrouwde broedplaats op te geven. Dit duidt erop dat jonge onervaren sterns wanneer ze voor de eerste keer tot broeden komen zich relatief vaak in een andere kolonie vestigen dan waarin ze geboren zijn. Uit onze resultaten blijkt duidelijk, dat wanneer een individu migreert naar een andere kolonie de kans op vestiging afneemt met de afstand van de oorspronkelijke kolonie. Met andere woorden, ze gaan dan het liefst dicht in de buurt van de oorspronkelijke kolonie broeden.

4.4 Voedselaanvoer in relatie tot voedselbeschikbaarheid

Opvallend is de overgang naar het aanvoeren van kleinere prooien tijdens de jonge kuikenfase en daarna weer naar grotere prooien als de kuikens ouder worden. Deze overgangen worden in beide jaren ook min of meer gereflecteerd in de bestandsopnames met het IKMT. De gemiddelde lengte van de bemonsterde zandspieringen komt goed overeen met die in de kolonie. De bemonsterde haringen waren echter veel kleiner dan die in de kolonie werden aangevoerd. Dit laatste kan te maken hebben met de vangstefficiëntie van het gebruikte net, maar kan ook een voorkeur van de sterns betekenen.

De hoeveelheid prooivissen in de bovenste meters van de waterlaag neemt af naarmate het doorzicht van het water toeneemt. Met behulp van acoustische apparatuur werd duidelijk, dat in helder water weliswaar vis aanwezig was, maar dat deze zich op grotere diepte bevond ($> 2\text{m}$). Grote Sterns vangen hun voedsel voornamelijk in de bovenste 2 meter van de waterlaag (Borodulina 1960, Dunn 1972), hetgeen betekent dat de vis in helder water niet beschikbaar was voor foeragerende sterns. Dit mechanisme kan uitgelegd worden als een anti-predatiereactie van de vis. In troebel water is de vis minder snel opgemerkt door luchtpredatoren, hetgeen verklaart dat ze dicht aan de oppervlakte voorkomen. Maar ook factoren als voedselbeschikbaarheid voor de vissen spelen mogelijk een rol.

Men zou nu verwachten, dat de sterns alleen in relatief troebel water foerageren, waar de vis zich aan de oppervlakte bevindt. Tellingen van het aantal rondom het schip foeragerende sterns maken duidelijk, dat de sterns vrijwel alleen foerageren in water met een doorzicht van 1-1,75 m. In water met een doorzicht van meer dan 1,75 m is slechts 1 maal een groep foeragerende Grote Sterns waargenomen. Echter in zeer troebel water (doorzicht $< 1\text{ m}$) zijn ook geen sterns geteld, terwijl daar wel vis aan de oppervlakte zat. Een mogelijke verklaring hiervoor is, dat de sterns de vissen in zeer troebel water moeilijk kunnen zien. De vis is wel aanwezig, maar niet beschikbaar voor oogjagers als de Grote Stern. Op grotere schaal (het aantal foeragerende sterns tot 1 kilometer binnen een kwadrant van 90°) bestaat er geen relatie tussen het aantal foeragerende sterns en het doorzicht van het water. Dit is niet zo vreemd, wanneer men bedenkt, dat het doorzicht van het water wordt gemeten meteen naast het schip en dus een zeer plaatselijke meting betreft. Op grotere afstand kan het doorzicht geheel verschillend zijn van deze plaatselijke situatie. Naast het doorzicht zijn ook andere factoren van invloed op het beschikbaar komen van de vis. Roofvissen, zoals de makreel *Scomber scombrus*, kunnen scholen kleine prooivissen (haring, zandspiering) naar de oppervlakte jagen waardoor ze beschikbaar komen voor de sterns. Wanneer een grote concentratie vis aan de oppervlakte verschijnt vormt zich al snel een wolk foeragerende sterns en meeuwen boven de vis. Ook aan de randen van de geulen en bij sterke gradienten (temperatuur, zoutgehalte) komt vaak vis aan de oppervlakte.

Zowel de voedselaanvoer, de samenstelling van het voedsel als de ouderlijke inspanning verschilt van jaar tot jaar. De figuren 18 en 19 tonen deze parameters in de jaren 1992-1995, alsmede het aantal broedparen in de desbetreffende jaren. Er is een opmerkelijke parallel te zien tussen het verloop van het aantal broedparen en enkele van deze voedselparameters. Vooral de hoeveelheid haring die naar de kuikens wordt gebracht vertoont een sterk verband met het aantal broedparen (zie ook hoofdstuk 4.1). De hoeveelheid haring lijkt in deze jaren dus het aantal broedparen op Griend te bepalen. De vraag is natuurlijk of deze fluctuaties in voedselaanvoer veroorzaakt worden door fluctuaties in het aanbod van het voedsel in de Waddenzee of een voorkeur van de sterns reflecteren. Het bemonsteringsprogramma van de prooivissen dat sinds 1995 in het kader van dit onderzoek plaats vindt, heeft hierin enige

duidelijkheid gebracht. Er was in 1996 tijdens de vroege kuikenfase sprake van een afname in het aantal haringachtigen in het foerageergebied van de sterns ten opzichte van 1995. Het aanbod van zandspieringen was in 1996 gedurende het hele broedseizoen lager dan in 1995. De verhouding tussen de prooi-soorten zoals bemonsterd door het RIVO kwam in 1995 goed overeen met die van de in de kolonie aangebrachte prooivissen. In 1996 was deze overeenkomst echter nauwelijks aanwezig, hoewel er zowel in de kolonie als in het bemonsteringsprogramma een toename van het aandeel haringen te zien was. Hoewel de relaties met de voedselaanvoer in de kolonie niet altijd even sterk aanwezig zijn, lijkt het er toch op dat fluctuaties in de hoeveelheid beschikbaar voedsel in het foerageergebied van de sterns hun uitwerking hebben op de populatie-dynamiek van de sterns. Het aanbod aan zandspieringen vertoont in beide jaren een afname in de loop van het seizoen en lijkt dus redelijk voorspelbaar te zijn. Het aanbod aan haring vertoont in beide jaren een geheel verschillend patroon. In 1995 was bij aankomst in het broedgebied vrij weinig haring aanwezig. Waarschijnlijk was het merendeel van de 1-jarige haring toen al weggetrokken uit de Waddenzee, maar was de jonge 0-jarige haring nog niet gearriveerd. Toen de eerste kuikens uitkwamen, was de jonge haring reeds in de Waddenzee aanwezig en was het aanbod op zijn hoogst. In 1996 was de 1-jarige haring in het begin van het seizoen nog niet weggetrokken uit de Waddenzee en was het haringaanbod vrij hoog. De 0-jarige haring kwam pas laat de Waddenzee binnen. Toen de eerste kuikens uitkwamen was het merendeel (met name de kanaalharing) nog niet gearriveerd.

In slechte voedseljaren besluiten minder om te gaan broeden. Het is de vraag op grond waarvan de vogels besluiten al dan niet te broeden. Mogelijk zijn alleen de vogels in relatief "goede conditie" in staat om het broedseizoen met succes te voltooien. Omdat zelfs deze groep "goede vogels" in slechte voedseljaren moeite heeft om hun lichaamsgewicht op peil te houden, is de gemiddelde conditie in zulke jaren laag. Het kan echter ook zijn, dat in slechte voedseljaren juist veel ervaren vogels, met een relatief "goede conditie", besluiten om een jaar over te slaan. De overgebleven groep, die wel tot broeden komt, bestaat voornamelijk uit vogels in "slechte conditie" waardoor de gemiddelde conditie laag is. In beide scenario's moeten de vogels voordat het broedseizoen begint het voedselaanbod bemonsteren. Hoe dit mechanisme precies werkt is nog volstrekt onduidelijk. Wellicht bemonsteren de sterns het voedselaanbod al tijdens de trek naar de broedgebieden. Bij hun aankomst in de Waddenzee zijn de kleinere haringen, die voor de kuikens uitermate belangrijk zijn, namelijk nog niet aanwezig in het broedgebied. Dit zou ook verklaren waarom alleen de haringaanvoer een verband laat zien met het aantal broedparen en de aanvoer van zandspiering niet. Maar het is ook mogelijk dat de sterns bij aankomst in het broedgebied het aanbod van 1-jarige haringen bemonsteren (die dan nog wel in de Waddenzee aanwezig is) en daarop het aanbod aan 0-jarige haring baseren. Om zulke mechanismen te doorgronden is langlopend onderzoek nodig, waarbij voedslecolgisch onderzoek naar de Grote Stern moet worden gecombineerd met bemonstering van de betreffende prooi-soorten.

5 AANBEVELINGEN

De centrale vraag van het onderhavige onderzoek is: *Waarom verloopt het herstel van de Grote Stern zo langzaam en waarom lijkt het aantal broedparen te stabiliseren op een derde van de aantallen in de jaren vijftig.* Om een dergelijke vraag goed te kunnen beantwoorden is een gedetailleerde kennis nodig over de factoren die van invloed zijn op de populatiedynamiek van deze soort. Het onderhavige onderzoek heeft enige hiaten in de kennis weten op te vullen, maar is op verschillende gebieden nog ontoereikend. Dit laatste wordt mede veroorzaakt door het kortlopende karakter van het onderzoek. Natuurlijke variatie in de onderzochte parameters speelt hierdoor een onevenredig grote rol. Bovendien wordt slechts een zeer beperkt gedeelte van het leven van een Grote Stern door het onderzoek gedekt (een Grote Stern kan 24 jaar oud worden). De belangrijkste hiaten betreffen onze beperkte kennis van de ecologie van de prooi-soorten en enkele populatie-dynamische aspecten (als rekrutering, migratie tussen kolonies en sterfte in de overwinteringsgebieden). Desalniettemin wijst het onderzoek duidelijk uit, dat voor de populatie op Griend de heersende voedselsituatie een beperkende factor is voor het aantal broedparen. Met andere woorden een verdere groei van de populatie op Griend is alleen mogelijk wanneer het prooiaanbod in het lokale foerageergebied zal toenemen. Waarschijnlijk is ook in andere kolonies de voedselsituatie ontoereikend voor een verdere groei van de populatie, hoewel andere oorzaken niet uitgesloten kunnen worden. Verbetering van de voedselsituatie is wellicht niet de enige mogelijkheid voor een verdere groei van de populatie. De foerageergebieden van de Grote Stern bevinden zich in de directe nabijheid (tot 15 km) van de broedgebieden. Het beperkte prooiaanbod betreft dus een zeer lokale situatie, 50 km verderop kan best voldoende voedsel aanwezig zijn. Het creëren van nieuwe broedgebieden zou daarom ook een mogelijkheid kunnen zijn voor herstel van het aantal broedparen. Een neveneffect hiervan zou zijn, dat de kwetsbaarheid van de Nederlandse Grote Sterns zou afnemen. In tegenstelling tot andere Europese landen, bestaan er in Nederland slechts drie belangrijke broedkolonies, hetgeen de soort erg kwetsbaar maakt.

6 CONCLUSIES

- Het aantal vogels dat van een bepaalde jaarklasse tot broeden komt varieert van jaar tot jaar.
- Een teruggang in het aantal broedparen werd in 1996 vooral gereflecteerd in een teruggang in het aantal oudere, reeds ervaren broedvogels. De jongere, onervaren vogels proberen het gewoon.
- Het aantal broedparen op Griend vertoont een sterk verband met de voedselaanvoer, welke laatste gekoppeld lijkt te zijn met de aanwezigheid van het voedsel in het lokale foerageergebied.
- Vooral de hoeveelheid haring is van belang voor de grootte van de populatie op Griend. In slechte haringjaren broeden er minder Grote Sterns. In zulke jaren is de conditie van de oudervogels tijdens de eifase gering en leveren de ouders een grotere inspanning tijdens de kuikenfase.
- In de verschillende periodes van balts, jonge en late kuikenfase verschilt zowel de verdeling van de verschillende prooi-soorten als de lengte van de prooien. Tijdens de vroege kuikenfase zijn de kuikens afhankelijk van relatief kleine prooien.
- De overleving na het uitvliegen lijkt samen te hangen met de conditie vlak voor het uitvliegen. Kuikens in slechte conditie hebben een geringere kans om als broedvogel terug te keren.
- De hoeveelheid vis die beschikbaar is voor foeragerende sterns is afhankelijk van het doorzicht van het water. Bij een toenemende helderheid van het water neemt de hoeveelheid vis in de bovenste laag van de waterkolom af. In overeenstemming hiermee zijn foeragerende Grote Sterns alleen aangetroffen in relatief troebel water (doorzicht < 1.75 m). Echter ook in water met een doorzicht van minder dan 1 m zijn geen foeragerende sterns aangetroffen.
- Er broedt op Griend een aanzienlijk aantal immigranten, de immigratie bedraagt 23%. De Griendse sterns zijn veel plaatstrouwer dan hun Deense soortgenoten.

Literatuur

- Anker-Nilssen, T. & A.T. Barrett 1991. Status of seabirds in northern Norway. *British Birds* 84: 329-341.
- Bailey, R.S. 1991. The interaction between sandeels and seabirds - a case history at Shetland. *International Council for the Exploration of the Sea ICES* 165: 1-12.
- Borodulina, T.L. 1960. Biology and economic importance of gulls and terns of southern-USSR water bodies. *Akad. Nauk SSSR. Trudy Inst. Morf. Zhiv.* 32: 1-132.
- Bosveld, A.T.C., J. Gradener, M. van Kampen, A.J. Murk, E.H.G. Evers & M. van den Berg 1993. Occurrence and effects of PCBs, PCDDs and PCDFs in hatchlings of the common tern (*Sterna hirundo*). *Chemosphere* 27: 419-427.
- Boven, R.M. van & J.H.M. Schobben 1993. *Risico-analyse voor een indicator-soort van het zeemilieu: De populatiedynamica van de Grote Stern in Nederland*. RWS-rapport DGW-93.006. Rijksinstituut voor Kust en Zee, Den Haag.
- Brenninkmeijer, A. & M. Klaassen 1991. *Griend, vogels en bewaking 1991*. Arnhem.
- Brenninkmeijer, A. & E.W.M. Stienen 1992. *Ecologisch profiel van de Grote Stern (Sterna sandvicensis)*. RIN-rapport 92/18. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Arnhem.
- Brenninkmeijer, A. & E.W.M. Stienen 1994. *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. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Arnhem.
- Brenninkmeijer, A.W.M. & E.W.M. Stienen 1996. *Migratie van de Grote Stern Sterna sandvicensis in Denemarken en Nederland*. In prep.
- Corten, A. 1990. Long-term trends in pelagic fish stocks of the North Sea and adjacent waters and their possible connection to hydrographic changes. *Netherlands Journal of Sea Research* 25: 227-235.
- Corten, A. 1996. *Ecoprofiel haring*. Rapport CO59/95. DLO-Rijksinstituut voor Visserijonderzoek, IJmuiden.
- DiConstanzo, J. 1980. Population dynamics of a Common Tern colony. *Journal of Field Ornithology* 51: 229-243.
- Dunn, E.K. 1972. *Studies on terns, with particular reference to feeding ecology*. PH.D. thesis Durham University, Durham.
- Fonds, M. 1978. The seasonal distribution of some fish species in the western Dutch wadden Sea. In: N. Dankers, W.J. Wolff & J.J. Zijlstra (eds.), *Fishes and fisheries of the Wadden Sea*. Stichting Veth tot Steun aan Waddenonderzoek, Leiden.

Geschiere, C.E. 1993. Kapers op de kust. Het effect van enkele abiotische en biotische variabelen op het kleptoparasitisme door de kokmeeuw *Larus ridibundus* op de grote stern *Sterna sandvicensis* en de gevolgen hiervan op de reproductie van de grote stern op Griend. DLO-Instituut voor Bos- en Natuurbeheer, Arnhem.

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

Heubeck, M. 1988. Shetland's seabirds in dire straits. *BTO News* 158: 1-2.

Klaassen, M., B. Habbekotté, P. Schinkelshoek, E.W.M. Stienen & P. van Tienen 1994. Influence of growth rate retardation on time budgets and energetics of Arctic Tern *Sterna paradisaea* and Common Tern *S. hirundo* chicks. *Ibis* 136: 197-204.

Monaghan, P., J.D. Uttley, M.D. Burns, C. Thaine & J. Blackwood 1989. The relationship between food supply, reproductive effort and breeding success in Arctic Terns *Sterna paradisaea*. *Journal of Animal Ecology* 58: 261-274.

Newton, I. 1994. Habitat variation and population regulation in Sparrow-hawks. *Ibis* 133 supplement 1: 76-88.

Stienen, E.W.M. & A. Brenninkmeijer 1994. Voedselécologie van de Grote Stern (*Sterna sandvicensis*): onderzoek ter ondersteuning van een populatie-dynamisch model. IBN-rapport 120. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Arnhem.

Vader, W., T. Anker-Nilssen, V. Bakken, R.T. Barrett & K.-B. strann 1990. Regional and temporal differences in breeding success and population development of fish-eating seabirds in Norway after collapses of herring and capelin stocks. *Transactions 19th IUGB Congress (Trondheim 1989)*: 143-150.

Veen, J. 1997. Functional and causal aspects of nest distribution in colonies of the Sandwich Tern (*Sterna S. sandvicensis* Lath.). Brill Leiden.

Veen, J. 1994. De broedvogelbevolking van Griend. *De Levende Natuur* 95: 112-118.

Reeds verschenen BEON rapporten:

BEON rapport nr.	1.	BEON Meerjarenplan 1988-1993.	1987
BEON rapport nr.	2.	BEON Jaarwerkplan 1988.	1988
BEON rapport nr.	3.	BEON Modelling.	1988
BEON rapport nr.	4.	BEON meerjaren Uitvoeringsprogramma 1988-1993.	1989
BEON rapport nr.	5.	BEON Jaarwerkplan 1989.	1989
BEON rapport nr.	6.	Findings of the BEON Workshop in preparation for the Third North Sea Conference.	1989
BEON rapport nr.	7.	Beleidspresentatie BEON 23 juni 1989 Den Haag.	1989
BEON rapport nr.	8.	Effects of Beamtrawl Fishery on the Bottom Fauna in the North Sea.	1990
BEON rapport nr.	9.	BEON Jaarwerkplan 1990.	1990
BEON rapport nr.	10.	BEON Voortgangsrapport 1988-1989.	1990
BEON rapport nr.	11.	Beleidspresentatie BEON 31 mei 1990 Den Haag.	1990
BEON rapport nr.	12.	Beleidspresentatie BEON 20 juni 1991 Den Haag.	1991
BEON rapport nr.	13.	Effects of Beamtrawl Fishery on the Bottom Fauna in the North Sea. II. The 1990 - studies.	1990
BEON rapport nr.	13 A.	BEON Jaarwerkplan 1991.	1991
BEON rapport nr.	14.	BEON Jaarwerkplan 1992.	1992
BEON rapport nr.	15.	Beleidspresentatie BEON 19 juni 1992 Den Haag.	1992
BEON rapport nr.	16.	Effect of Beamtrawl Fishery on the Bottom Fauna in the North Sea. III. The 1991 - studies.	1992
BEON rapport nr.	17.	Beleidspresentatie BEON 12 december 1991.	1992
BEON rapport nr.	18.	Trace Element Geochemistry at the Sediment Water Interface in the North Sea and the Western Wadden Sea.	1993
BEON rapport nr.	19.	Effecten van met benzo(a)pyreen verontreinigd sediment op de Helmkrab (<i>Corystes cassivelaunus</i>). Rapportage Project BEONADD I/II.I	1993
BEON rapport nr.	20.	Scavenging seabirds behind fishing vessels in the Northeast Atlantic. (With emphasis on the Southern North Sea).	1993
BEON rapport nr.	21	Brug tussen Beleid en Onderzoek (Rapportage over het eerste BEON Meerjarenprogramma 1988-1992).	1993
BEON rapport nr.	93-1	Naar een duurzame ontwikkeling van de Noordzee. (Tweede Meerjarenprogramma BEON1993-1997).	1993
BEON rapport nr.	93-2	The appearance of scars on the shell of <i>Arctica Islandica</i> L. (Mollusca, Bivalvia) and their relation to bottom trawl fishery.	1993
BEON rapport nr.	93-3	BEON Jaarwerkplan 1993.	1993
BEON rapport nr.	93-4	BEON Beleidspresentatie "Zee en Wadvogels. "Voorkomen en invloeden daarop" d.d. 10 december 1993.	1993

1994

- BEON rapport nr. 94-1 Effecten van verschuivingen van nutriëntenconcentraties op biota in de Nederlandse kustwateren. Philippart, C.J.M. & E.G. de Groot, A.G. Brinkman, R.G. Jak, M.C.Th. Scholten (IBN 93 E 02).
- BEON rapport nr. 94-2 Vervalt; zie 96-3
- BEON rapport nr. 94-3 Jaarwerkplan 1994.
- BEON rapport nr. 94-4 Jaarverslag 1993: Algenonderzoek in mesocosms en modellering/lering. Riegman, R. (NIOZ 93 E 01).
- BEON rapport nr. 94-7 Risico-analyse Mariene Systemen (RAM*2 project) Eindrapport van de RAM-Auditgroep.
- BEON rapport nr. 94-8 Comparison of models describing species composition of marine phytoplankton Michielsens, H & Berg, A. van den & Joordens, J., et al.(project MANS-FYFY, WL 93 E 01).
- BEON rapport nr. 94-9 Verslag BEON Workshop Risico-analyse, d.d. 27 april 1994, Den Haag.
- BEON rapport nr. 94-10 BEON Beleidspresentatie "Microverontreinigingen: effecten en trends", d.d. 21 juni 1994.
- BEON rapport nr. 94-11 De epi- en endofauna van de Nederlandse, Duitse en Deense kustzone: een analyse van 20 jaar bijvanggegevens. Buijs, J., J.A. Craeymeersch, P. van Leeuwen, A.D. Rijnsdorp. (BEONADD IV/V)
- BEON rapport nr. 94-12 De inductie van cytochroom P450 1 A in platvis door blootstelling aan polyaromatische koolwaterstoffen in de Noordzee. INP-programma 1991- 1992. Boon, J.P., H.M. Sleiderink, M.L. Eggens, A.D. Vethaak (NIOZ 93 M 05)
- BEON rapport nr. 94-13 Directe effecten van de visserij met de 12m en 4m boomkorren op het bodemleven in de Nederlandse sector van de Noordzee. Bergman, M.J.N. en J.W. van Santbrink. (NIOZ 93 V 07)
- BEON rapport nr. 94-14 Scavenging seabirds at beamtrawlers in the southern North Sea, distribution, relative abundance, behaviour, prey selection, feeding efficiency, kleptoparasitism and the possible effects of the establishment of protected areas'. Camphuysen, C.J. (BEONADD IV/V)
- BEON rapport nr. 94-15 The relationship between food supply, reproductive parameters and population dynamics in Dutch Lesser Black-backed Gulls *Larus fuscus*: a pilot study. Spaans, A.L., M. Bukacińska, D. Bukacińska. (BEONADD IV/V)
- BEON rapport nr. 94-16 Pilot study on the influence of feeding conditions at the North Sea on the breeding results of the Sandwich Tern *Sterna sandvicensis*. Breninkmeijer, A. & E.W. M. Stienen. (BEONADD IV/V)
- BEON rapport nr. 94-17 BEON-studie naar de effecten van de teruglopende nutriëntenbelasting van de Nederlandse kustzone. Boddeke, R. en P. Hagel. (RIVO 93 E 03)

1995

- BEON rapport nr. 95-1 Effecten van de schelpdiervisserij op het bodemleven in de Voordelta. Van der Land, M.A. (RIVO 94 V 06).
- BEON rapport nr. 95-2 Jaarwerkplan 1995.
- BEON rapport nr. 95-3 Trends in het voorkomen van vissen en epibenthische evertbraten in de Noordzee: Een vergelijking van datasets. Van der Veer, H.W., J.A. Craeymeersch, J. Van der Meer, A.D. Rijnsdorp, J.J. Witte. (NIOZ 93 A 04)
- BEON rapport nr. 95-4 De ontwikkeling van een in vitro assay voor de bepaling van de invloed van biotransformatie op de bioaccumulatie van lipofiele organohalogenen verbindingen in mariene toppredatoren. I. Validatie van de assay met PCBS en de eerste resultaten met Toxafeen. Boon, J.P., van Schanke, A., Roex, E., de Boer, J., Wester, P. (NIOZ 94 M 01)
- BEON rapport nr. 95-5 BEON beleidspresentatie "Ontwikkelingen in het beleid", d.d. 9 december 1994.
- BEON rapport nr. 95-6 BEON beleidspresentatie "Modellering: de stand van zaken en het belang voor beleid en beheer", d.d. 31 maart 1995.
- BEON rapport nr. 95-7 Wetenschappelijke discussie. De visserij-intensiviteit van de Nederlandse boomkorvisserij op de Noordzee mede in het licht van de milieu effecten en gesloten gebieden.

- BEON rapport nr. 95-8 Antropogene eutrofiëring en natuurlijke variaties. Consequenties voor de produktiviteit van de Noordzee. INP-MOORING/PELAGIC FOOD WEB/STED/ STRAECOS. Van Raaphorst, W., F.C. van Duyl, H. Ridderinkhof, R. Riegman, P. Ruardy. (NIOZ 94 E 01)
- BEON rapport nr. 95-9 Effecten van antropogene activiteiten op de produktiviteit van het ecosysteem in de Westelijke Waddenzee. Van der Veer, H.W., J.J. Beukema, G.C. Cadée, J. Hegeman, B. Mom, W. Van Raaphorst, J. IJ., Witte (NIOZ 93 E 02)
- BEON rapport nr. 95-11 Biomarkers of Toxic effects chemoreception: effects of contaminated dredge spoil on chemoreception acuity in whelks. Ten Hallers-Tjabbes, C. and C.V. Fisher. (NIOZ 93 M 05)
- BEON rapport nr. 95-12 Habitatkarakteristieken van de Nederlandse kustzone. Wintermans, C. et al. (IBN 94 H 02)
- BEON rapport nr. 95-13 BEON Tweejaarverslag 1993-1994, Onderzoek en beleid kiezen samen het ruime sop; PB-BEON; augustus 1995.
- BEON rapport nr. 95-14 Toxische algen tussen Noordwijk- en Terschelling-raai. Peperzak, L. et al. (RIKZ 94 E 05; RKZ-040).
- BEON rapport nr. 95-15 Korte en lange termijn veranderingen in macrofauna veroorzaakt door verschillende vormen bodemvisserij. Bergman, M. et al. (NIOZ 94 V 01).
- BEON rapport nr. 95-16 Intercalibratie en toepassing Noordzee-modellen (MANS-FYFY) fase 2. (WL 94 E 04).
- 1996**
- BEON rapport nr. 96-1 Boon, J.P., H.M. Sleiderink, J. De Boer, P. Wester, H.J. Klamer, B. Govers. De ontwikkeling van een in-vitro assay voor de bepaling van de invloed van biotransformatie op de bioaccumulatie en de mutageniteit van lipofiele organohalogeenvverbindingen in mariene toppredatoren. II. Toxafeen. (NIOZ 95 M 03).
- BEON rapport nr. 96-2 *Spisula subtruncata* als voedselbron voor Zeeëenden in Nederland. Leopold, M.F. (IBN 95 V 29).
- BEON rapport nr. 96-4 Algenbegrazing: Een nadere analyse van de invloed van toxicanten op het ontstaan van eutrofiëringproblemen. Jak, R.G., Michielsen, B.F. (TNO 95 E 07).
- BEON rapport nr. 96-5 Habitatkartering en beschrijving Nederlandse kustwateren (IBN 96 H 36)
- BEON rapport nr. 96-6 Onderzoek naar de invloed van fluctuaties in de lokale voedselbeschikbaarheid op de populatiedynamiek van de grote stern *Sterna sandvicensis*: tussentijdse resultaten. Stienen, E.W.M. & A. Brenninkmeijer. (IBN 95 H 24).
- BEON rapport nr. 96-7 Resultaten BEON Workshop NW4.
- BEON rapport nr. 96-8 Thema bijeenkomst Boomkorvistuigen.
- BEON rapport nr. 96-9 Jaarwerkplan 1996.
- BEON rapport nr. 96-10 SCREMOTOX (WL 95 M 21).
- BEON rapport nr. 96-11 Effecten van de schelpdiervisserij op het bodemleven in de Voordelta: De schelpdierbestanden in de Voordelta in 1995. Van der Land, M.A. (RIVO 95 V 30).
- BEON rapport nr. 96-12 Verslag van de BEON workshop ter voorbereiding van de Nederlandse inbreng van de tussenconferentie van Noordzee- en Visserijministers (IMM 97).
- BEON rapport nr. 96-13 BEON thema bijeenkomst polycyclische aromatische koolwaterstoffen (PAK's). 22 februari 1996 Den Haag.
- BEON rapport nr. 96-14 Evaluatierapport BEON 1996. Tussentijdse evaluatie Tweede Meerjarenprogramma BEON 1993-1997. Rapport naar aanleiding van de BEON evaluatieworkshop d.d. 2 februari 1996, Den Haag.
- BEON rapport nr. 96-15 Onderzoek naar mogelijkheden tot vermindering van discard produktie door technische aanpassing van boomkornetten (NIOZ 95 V 05). Fonds, M. & W. Blom
- BEON rapport nr. 96-16 INP-Mooring 94-96: Antropogene eutrofiëring en natuurlijke variaties in de open Noordzee: metingen op een verankeringstation in de Oestergronden (NIOZ 95 E 01)

Informatie BEON:

PROGRAMMA BUREAU BEON
p/a Directoraat-Generaal Rijkswaterstaat
Rijks Instituut voor Kust en Zee
Kortenaerkade 1
2518 AX Den Haag
Postbus 20907
2500 EX Den Haag
070- 3114257/3114258/3114259/3114260
Telefax: 070- 311432

e-mail: beon@rikz.rws.minvenw.nl.