DE VERSPREIDING VAN ZEEVOGELS IN DE NOORDZEE: NAAR EEN BETER BEGRIP VAN PATRONEN EN VERBANDEN

THE SPATIAL DISTRIBUTION OF SEABIRDS IN THE NORTH SEA: TOWARDS UNDERSTANDING PATTERNS

KEES (C.J.) CAMPHUYSEN
Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, postbus 59, 1790 AB Den Burg, Texel

ABSTRACT

The spatial distribution of seabirds at sea in the North Sea area has been studied systematically since the late 1970s. In the middle of the 1990s, the combined effort of ten institutions in seven countries finally led to the publication of eight atlasses on seabird distribution. Now that spatial distribution patterns and total numbers of seabirds at sea are much better known, the lack of information on aspects underlying these patterns is even more obvious than before. Feeding strategies of seabirds at sea, particularly outside the breeding season, are very poorly known and specific information on seabird diets is lacking in many cases. The paper reviews the work that has been conducted since the late 1970s and offers suggestions for further, co-operative studies in the North Sea which should lead to a better understanding of distribution patterns and relationships between feeding seabirds and other top-predators at sea.

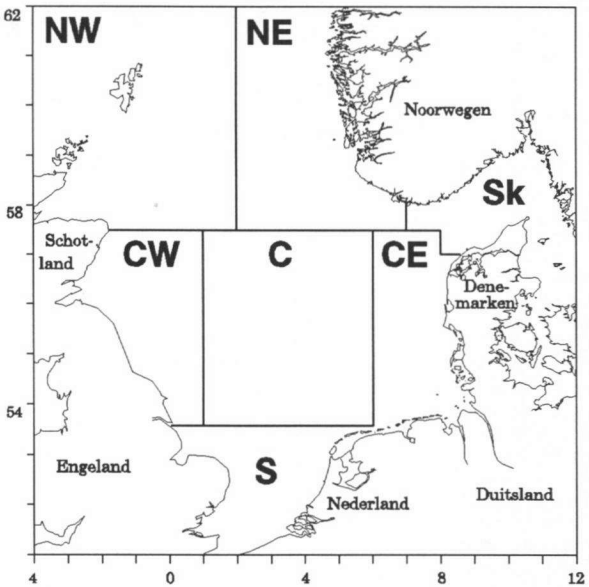
INLEIDING

Tot voor kort werd het meeste onderzoek naar zeevogels op het land uitgevoerd. Dit is merkwaardig, omdat echte zeevogels meer dan drie-kwart van het jaar op open zee doorbrengen, zonder ook maar in de buurt van de kust te komen. De belangrijkste reden is dan ook dat onderzoek op het land eenvoudiger uitvoerbaar is. Vaker dan wenselijk echter, worden bij gebrek aan op zee vergaard materiaal, de gegevens die in de broedtijd op het land konden worden verzameld, geëxtrapoleerd naar een situatie op zee in de winter. Zo is veel van de huidige kennis van het dieet van zeevogels gebaseerd op hetgeen de kuikens in de kolonie krijgen aangeleverd door de ouders, alsof een inventarisatie van schappen met babyvoedsel bij de supermarkt een representatief beeld zou geven van de menselijke voedingsgewoonten. Leverde het onderzoek op zeevogelkolonies tot dusverre de belangrijkste informatie aangaande het dieet en de aantallen zeevogels in de Noordzee op, zeetrektel-

lingen en het olieslachtoffer-onderzoek waren belangrijke bronnen van informatie waar het ging om de verspreiding, trek en de sterfte buiten de broedtijd. De schaarse gegevens die enkele pioniers aan boord van schepen thuisbrachten, gaven aan dat het aldus verkregen beeld verre van compleet was. Zo werd van veel pelagische soorten langs de kust vooral materiaal verzameld dat representatief was voor uitzonderlijke situaties (verdrifte vogels na storm langs de kust, correctie-vluchten, *wrecks* en sterfte tijdens olie-incidenten).

In de loop van de jaren zeventig werd het gebrek aan kennis waar het ging om de verspreiding van zeevogels op open zee schrijnend. De snelle ontwikkelingen in de offshore olieindustrie maakten de kans op een olieramp steeds groter (toegenomen transport van olie en gas, offshore-installaties in de omgeving van drukke scheepvaart-routes), maar er was niemand die een zinnig antwoord kon geven op de vraag welke gebieden in en rond de Noordzee nu het meest kwetsbaar waren. Het was typerend dat de kaart met 'kwetsbare gebieden', die door de Royal Society for the Protection of Birds (RSPB) werd uitgegeven, uitsluitend de posities van (Britse) zeevogelkolonies weergaf. De fourageergebieden, laat staan de gebieden waar zeevogels overwinterden, waren volkomen onbekend. Sinds het einde van de jaren zeventig is dit hiaat in hoog tempo opgevuld. De publikatie van een achttal atlassen, waaronder een electronische versie, is het voorlopige eindresultaat van de gezamenlijke inspanning van een tiental groepen en instituten in zeven landen rond de Noordzee die te zamen de *European Seabirds at Sea* (ESAS) database totstandbrachten (Baptist & Wolf 1993, Carter *et al.* 1993, Camphuysen & Leopold 1994, Anon. 1995, Camphuysen *et al.* 1995a, Offringa *et al.* 1995, Skov *et al.* 1995, Stone *et al.* 1995).

Deze bijdrage is bedoeld als een overzicht van de aard en het gebruik van de sinds het einde van de jaren zeventig op zee bijeengebrachte gegevens. Voorts wordt getracht om de belangrijke leemtes in de kennis van zeevogels op zee op te sporen om suggesties te kunnen geven voor toekomstig onderzoek aan zeevogels op zee. Achterliggende gedachte bij dit alles is, dat de gevonden patronen en verbanden onderzocht zouden moeten worden met het accent op de ecologie van zeevogels op open zee. Hoe sporen zeevogels hun voedselbronnen op, welke factoren spelen een rol bij het beschikbaar komen van hun prooien, hoe verhouden zeevogels en zeezoogdieren zich tot elkaar en in welke mate spelen ook menselijke activiteiten een rol. Vervolgens wordt nagegaan in hoeverre we iets wijzer zijn geworden over de fluctuaties in de aantallen zeevogels en een eventueel van jaar tot jaar verschillende verspreiding van zeevogels op zee.



Figuur 1. Deelgebieden in de Noordzee (naar Camphuysen et al. *1993). In dit artikel werd bij de berekeningen het Skagerrak (deelgebied Sk) buiten beschouwing gelaten.*

Figure 1. Subregions in the North Sea (after Camphuysen et al. *1993). For calculations within this paper, the Skagerrak (subregion Sk) was not considered.*

DE NOORDZEE

Het Noordzeegebied, zoals omschreven voor dit artikel, wordt begrensd door het Verenigd Koninkrijk in het westen, Noorwegen en Zweden in het noorden, België, Nederland, Duitsland en Denemarken in het zuiden en oosten (figuur 1) en het zeegebied beslaat een oppervlakte van bijna 650 000 km². De Noordzee is hier onderverdeeld in zeven deelgebieden (naar Camphuysen *et al.* 1993). Deze deelgebieden zijn een verdere onderverdeling van de door de *'International Council for the Exploration of the Seas'* (ICES, Kopenhagen) gehanteerde vierdeling (deelgebieden IVa-c en IIIa). De onderverdeling in deelgebieden is bedoeld om regionale variatie eenvoudig samen te kunnen vatten. In het onderstaande overzicht is de oppervlakte van elk van deze deelgebieden gegeven:

NW	156 906 km²	
NE	97 271 km²	
Sk	58 972 km²	
CW	69 447 km²	
C	140 933 km²	
CE	62 781 km²	
S	56 763 km²	Σ 643 073 km²

Tabel 1. Het voorkomen van zee- en kustvogels in de Noordzee per deelgebied. De aanduidingen van talrijkheid zijn gebaseerd op het veldwerk op zee (aantal per 50 000 km onderzoek; ESAS database). ● *≥100 000,* • *1001-99 999,* ○ *11-1000,* △ *1-10,* * *broedvogels langs de kust, (*) broedvogels in het binnenland.*

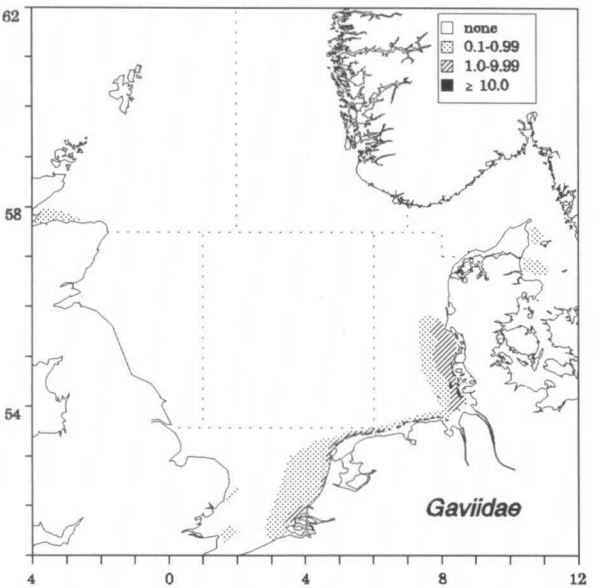
Table 1. Seabirds and coastal birds in the North Sea. Indications of relative abundance are based on numbers of birds observed at sea (number per 50 000 km surveyed; ESAS database). ● *≥100 000,* • *1001-99 999,* ○ *11-1000,* △ *1-10,* * *coastal breeders in the North Sea, (*) inland breeders in the North Sea area*

Species	Soort	NW	NE	Sk	CW	C	CE	S	Brdv
Gavia stellata	Roodkeelduiker	○	○	○	○	○	•	•	*
Gavia arctica	Parelduiker	△		○	△	△	○	○	(*)
Gavia immer	IJsduiker	○		○	△	△	○	△	
Gavia adamsii	Geelsnavelduiker			△		△			
Podiceps cristatus	Fuut			○		○	○	•	(*)
Podiceps griseigena	Roodhalsfuut			○			○	○	(*)
Podiceps auritus	Kuifduiker			△			△	△	(*)
Podiceps nigricollis	Geoorde Fuut					△	△		(*)
Diomedea melanophris	Wenkbrauwalbatros	△					△		
Fulmarus glacialis	Noordse Stormvogel	●	●	•	•	•	•	•	*
Calonectris diomedea	Kuhls Pijlstormvogel			△					
Puffinus gravis	Grote Pijlstormvogel	△			△			△	
Puffinus griseus	Grauwe Pijlstormvogel	•	○	△	○	○	△	○	
Puffinus puffinus	Noordse Pijlstormvogel	○	○	△	•	○	△	△	*
Puffinus yelkouan	Vale Pijlstormvogel	△						△	
Hydrobates pelagicus	Stormvogeltje	○	○		○	△	△	△	*
Oceanodroma leucorhoa	Vaal Stormvogeltje	△		△	○	△	△	○	*
Sula bassana	Jan van Gent	•	•	○	•	•	•	•	*
Phalacrocorax carbo	Aalscholver	○	○	•	○	△	○	○	*
Phalacrocorax aristotelis	Kuifaalscholver	•	○	○	•	△	△	△	*
Aythya marila	Toppereend			○		△	△	•	
Somateria mollissima	Eidereend	•	•	●	○	•	●	●	*
Somateria spectabilis	Koningseider			△			△		
Clangula hyemalis	IJseend	•	△	•	△	△	○	○	
Melanitta nigra	Zwarte Zeeëend	○	○	●	○	•	●	●	(*)
Melanitta perspicillata	Brilzeeëend							△	
Melanitta fusca	Grote Zeeëend	○	○	•		○	•	•	
Bucephala clangula	Brilduiker	△		○	○		○	○	(*)
Mergus albellus	Nonnetje							△	
Mergus serrator	Middelste Zaagbek	○	○	•	○	△	○	○	*
Mergus merganser	Grote Zaagbek			○		△	○	△	(*)
Phalaropus lobatus	Grauwe Franjepoot			○	△	△			(*)
Phalaropus fulicaria	Rosse Franjepoot	△			△				
Stercorarius pomarinus	Middelste Jager	○	○	△	○	○	○	○	
Stercorarius parasiticus	Kleine Jager	○	○	○	○	○	○	○	*
Stercorarius longicaudus	Kleinste Jager	△	△	△	○	△	△	△	
Stercorarius skua	Grote Jager	•	○	○	•	○	○	○	*
Larus melanocephalus	Zwartkopmeeuw			△			△	△	(*)
Larus minutus	Dwergmeeuw	△		△	○	○	•	•	*
Larus sabini	Vorkstaartmeeuw			△	△	△	△	△	
Larus ridibundus	Kokmeeuw	○	○	•	○	○	•	•	*
Larus canus	Stormmeeuw	○	•	•	•	•	•	•	*
Larus fuscus	Kleine Mantelmeeuw	•	•	•	•	•	•	•	*

Species	Soort	NW	NE	Sk	CW	C	CE	S	Brdv
Larus argentatus	Zilvermeeuw	●	●	●	●	●	●	●	*
Larus glaucoides	Kleine Burgemeester	△				△		△	
Larus hyperboreus	Grote Burgemeester	○	○	○	○	△	○	△	
Larus marinus	Grote Mantelmeeuw	●	●	●	●	●	●	●	*
Rissa tridactyla	Drieteenmeeuw	●	●	●	●	●	●	●	*
Pagophila eburnea	Ivoormeeuw				△				
Gelochelidon nilotica	Lachstern						△		*
Sterna caspia	Reuzenstern		△						
Sterna sandvicensis	Grote Stern	○	△	○	○	○	●	●	*
Sterna dougallii	Dougalls Stern				△				*
Sterna hirundo	Visdief	○	○	○	○	○	●	●	*
Sterna paradisaea	Noordse Stern	○	○	●	○	○	●	○	*
Sterna albifrons	Dwergstern	△					○	△	*
Chlidonias niger	Zwarte Stern			△	△	△	○	○	(*)
Uria aalge	Zeekoet	●	●	●	●	●	●	●	*
Uria lomvia	Kortsnavelzeekoet	△	○			△			
Alca torda	Alk	●	○	●	●	●	●	●	*
Cepphus grylle	Zwarte Zeekoet	○	○	○	△	△			*
Alle alle	Kleine Alk	○	●	●	●	●	○	○	
Fratercula arctica	Papegaaiduiker	●	○	○	●	○	○	○	*

ZEEVOGELS IN DE NOORDZEE

In de Noordzee komen ongeveer tachtig verschillende soorten zee- en kustvogels voor. Ruim 60 soorten worden regelmatig in de zoute wateren van de Noordzee gezien en hiervan broeden er 40 in het gebied (tabel 1). Een aantal soorten, zoals de duikers en de zeeëenden, broedt in het binnenland en overwintert in de zoute kustwateren. De meeste meeuwen van het geslacht *Larus* komen zowel op het land als op zee veelvuldig voor. Veel sterns zijn niet alleen zomergasten in de Noordzee, maar bovendien sterk aan de kust gebonden. De meeste stormvogelachtigen zijn, al dan niet schaarse, doortrekkers of zomer-, najaarsgasten en typische soorten van open zee, die de kust alleen onder bijzondere omstandigheden benaderen. De talrijkste zeevogels zijn de Noordse Stormvogel *Fulmarus glacialis*, Drieteenmeeuw *Rissa tridactyla* en de Zeekoet *Uria aalge*, waarvan in de winter ook nog eens grote aantallen uit de omliggende gebieden in de Noordzee overwinteren. De som van dit alles is een complex mengsel van broedvogels, zomergasten, doortrekkers, dwaalgasten en overwinteraars die verschillende delen van de Noordzee, al dan niet voor korte tijd tot 'hun' domein rekenen. Kortom, een van maand tot maand sterk verschillend soortenspectrum, waarbij de meeste soqrten een door het jaar heen sterk wisselende verspreiding op zee hebben.



Figuur 2. Verspreiding van Roodkeel- en Parelduikers in de Noordzee in de periode december-maart (Skov et al. *1995). De arceringen illustreren de dichtheden vogels op zee (n/km²).*

Figure 2. Distribution of Red-throated and Black-throated Divers in the North Sea, Dec-Mar (Skov et al. *1995). The shadings indicate densities of birds at sea (n/km²).*

ZEEVOGELVERSPREIDING

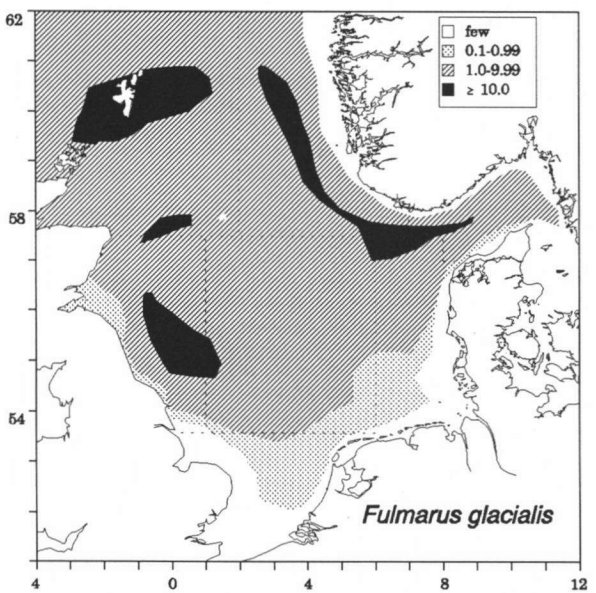
Enkele voorbeelden van de tot dusverre verzamelde informatie over de verspreiding van kust en zeevogels in de Noordzee worden hier kort toegelicht. Het gepresenteerde materiaal werd tussen 1979 en 1994 verzameld door het consortium van onderzoekers dat de gegevens in de ESAS database heeft samengebracht (Skov *et al.* 1995, Stone *et al.* 1995).

Van de drie soorten duikers die in flinke aantallen voorkomen als overwinteraars in het Noordzeegebied, zijn de Roodkeelduiker *Gavia stellata* en de Parelduiker *G. arctica* het meest talrijk. Het aantal overwinteraars van deze beide kleine soorten werd op grond van de tellingen op zee geschat op bijna 50 000 exemplaren, waarvan 43 000 exemplaren in de zuidoostelijke Noordzee (Voordelta-Deense westkust) werden aangetroffen (figuur 2). Overwinterende kleine duikers blijken zich dus te concentreren in het vervuilde, troebele en ondiepe water van de Duitse Bocht. Dit gebied, en ook het Deense kustgebied juist ten noorden hiervan, bleek bovendien van grote betekenis te zijn als tussenstation tijdens de voorjaarstrek in april en mei, vooral voor Parelduikers.

De Noordse Stormvogel is in de noordwestelijke helft van de Noordzee het gehele jaar door buitengewoon talrijk en wijd verspreid. Zeer hoge dicht-

heden worden gewoonlijk aangetroffen rond de Shetland en Orkney Eilanden, plaatselijk in de centrale Noordzee en ten zuidwesten van Noorwegen. In de noordelijke Noordzee (deelgebieden NW en NE) liepen de geschatte aantallen Noordse Stormvogels op zee uiteen van ruim 200 000 exemplaren in december tot meer dan 3 miljoen vogels in september. In de zuidelijke helft van de Noordzee is normaal een scherpe scheidslijn te zien tussen de wateren met zeer lage dichtheden (Zuidelijke Bocht, Duitse Bocht, Deense westkust) en de matige tot hoge dichtheden in de centrale Noordzee (figuur 3). Zeetrekwaarnemers die tellingen verrichten vanaf de Nederlandse, Duitse en Deense kust, kennen de Noordse Stormvogel daarom vooral als een onregelmatige verschijning, waarvan grote aantallen alleen in perioden met storm worden gezien (Noer & Sørensen 1974, Camphuysen & Van Dijk 1983, Temme 1989, Durinck & Lausten 1990, Platteeuw *et al.* 1994).

De Zeekoet is in de winter een wijd verspreide en zeer talrijke zeevogelsoort in zo goed als de gehele Noordzee, maar 's zomers trekt het grootste deel van deze populatie zich terug in het gebied rondom de broedplaatsen. Spectaculair is de jaarlijkse armada van zeekoetenkuikens die in gezelschap van volwassen ♂♂ vanuit de Schotse kolonies de Noordzee oversteekt. In juli en augustus raakt de Noordzee in hoog tempo bedekt met Zeekoeten en al



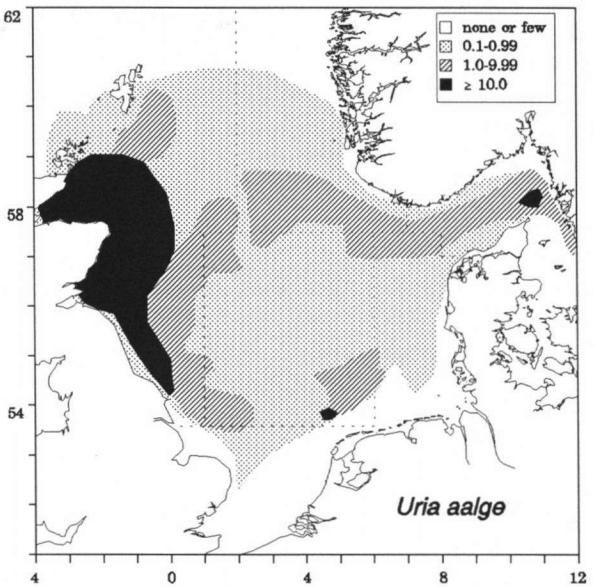
Figuur 3. Verspreiding van Noordse Stormvogels in de Noordzee in de periode augustus-oktober (naar Skov et al. *1995). De arceringen illustreren de dichtheden vogels op zee (n/km²).*

Figure 3. Distribution of Fulmars in the North Sea in August-October (Skov et al. *1995). The shadings indicate densities of birds at sea (n/km²).*

in augustus worden belangrijke pleisterplaatsen in Deense en Noorse wateren bereikt (figuur 4). Naar schatting 2 miljoen Zeekoeten verbleven in augustus en september op zee. Hierbij werden de meeste (ruiende) ♀♀ en onvolwassen vogels in enorme concentraties voor de Britse oostkust aangetroffen, terwijl de eerder genoemde kuikens onder begeleiding van adulte ♂♂ (*'father-chick combinations'*) zich over een enorm gebied verspreidden en in oostelijke richting verplaatsten. Het karakteristieke geluid van bedelende jongen was in augustus in grote delen van de Noordzee vrijwel voortdurend hoorbaar. Ook het Friese Front bleek een belangrijke pleisterplaats voor Zeekoeten met jongen te zijn (Camphuysen & Leopold 1994).

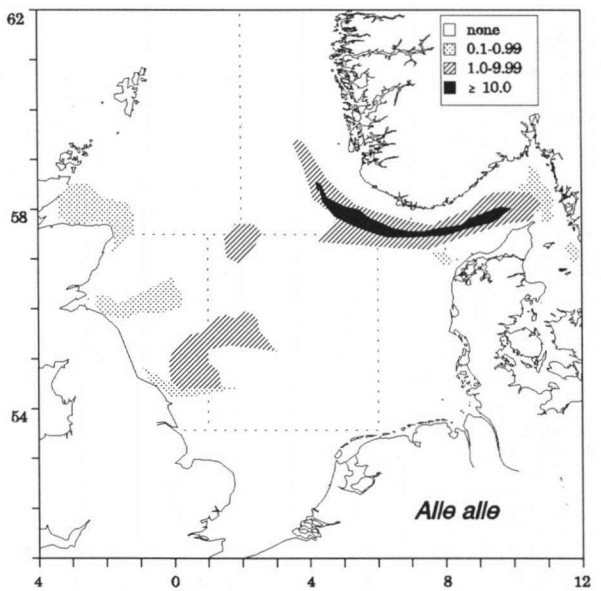
Een spectaculaire vondst van de inventarisaties op zee was het overwinteringsgebied van bijna een miljoen Kleine Alken *Alle alle* ten zuiden van Noorwegen (figuur 5). In vrijwel alle landen rond de Noordzee was de Kleine Alk bekend als een invasiegast van het hoge noorden en alleen langs de Schotse oostkust en bij Zuidwest-Noorwegen kon de soort een min of meer geregelde doortrekker genoemd worden. Bij tellingen in het Skagerrak en ten westen daarvan (tussen Denemarken en Noorwegen) bleken zich elke winter geweldige concentraties Kleine Alken op te houden. Gemiddeld overwinteren in de Noordzee *c.* 800 000 Kleine Alken, waarvan 700 000 exemplaren in het in figuur 5 zwart gekleurde gebied voorkwamen. Rond de Doggersbank overwinteren gemiddeld overigens ook bijna 100 000 van deze vogels, waarvan een flink deel in het Nederlandse deel van de Noordzee (Camphuysen & Leopold 1994).

Het is verleidelijk, maar niet zinvol, om meer voorbeelden te geven van de grote hoeveelheid resultaten die de uitgebreide tellingen op de Noordzee hebben opgeleverd. De gezamenlijke waarnemingsinspanning was zo groot, en de dekking van het Noordzeegebied in de loop der jaren zo volledig, dat een aantal generalisaties mogelijk is. Zo kan bijvoorbeeld het totale aantal zeevogels op zee berekend worden, van maand tot maand en in de verschillende deelgebieden. De ICES studiegroep voor 'zeevogel-vis interacties' had een groot belang bij deze cijfers, omdat zo een indruk kan worden verkregen hoeveel vis in elk van de verschillende gebieden door vogels wordt geconsumeerd en hoe deze hoeveelheid zich bijvoorbeeld verhoudt tot de menselijke visvangst in de Noordzee en tot de predatie van jonge vis door grotere roofvissen (Anon. 1994). Op grond van de ESAS database werd door hen voor 12 talrijke visetende zeevogelsoorten de gemiddelde dichtheid per maand in elk van de zes deelgebieden berekend. Deze dichtheid werd vervolgens geëxtrapoleerd naar de totale oppervlakte van elk deelgebied. Het resultaat is een ruimtelijke indruk van de aantallen zeevogels (totaal per deelgebied van



Figuur 4. Verspreiding van de Zeekoet in augustus (naar Skov et al. *1995). De arceringen illustreren de dichtheden vogels op zee (n/km²).*

Figure 4. Distribution of Guillemots in August (Skov et al. *1995). The shadings indicate densities of birds at sea (n/km²).*



Figuur 5. Verspreiding van Kleine Alken in de periode december-februari (Skov et al. *1995). De arceringen illustreren de dichtheden vogels op zee (n/km²).*

Figure 5. Distribution of Little Auks, December to February (Skov et al. *1995). The shadings indicate densities of birds at sea (n/km²).*

maand tot maand; figuur 6a) en een indruk van het seizoenpatroon van elk van de soorten (totaal per soort per maand in de Noordzee; figuur 6b). Het is duidelijk dat deze berekening een grove indruk geeft van de aantallen zeevogels op zee (de betrouwbaarheids-intervallen zijn groot), maar voor het eerst onstond zo een indicatie van de relatieve talrijkheid van de verschillende groepen zeevogels op de Noordzee in de loop van het jaar.

Bij het in figuur 6 gepresenteerde totaal zijn de duikers, pijlstormvogels, stormvogeltjes, aalscholvers, Eidereend *Somateria mollissima*, zeeëenden en IJseend *Clangula hyemalis*, kleinere jagers, schaarse meeuwen, sterns en de Kleine Alk niet inbegrepen. De meeste van deze soorten leveren geen wezenlijke bijdrage aan het totaal, maar de ongeveer 50 000 Kuifaalscholvers *Phalacrocorax aristotelis* in de Noordzee (standvogels), de 250 000 Zwarte Zeeëenden *Melanitta nigra* (winter), enkele tienduizenden sterns (zomer) en de 800 000 Kleine Alken (winter) vormen althans gedurende een deel van het jaar een wezenlijk onderdeel van de Noordzee-avifauna. Onverlet blijft, dat zowel de soortenrijkdom als het totaal aantal vogels in de Noordzee, in de nazomer en herfst hun maximum bereiken.

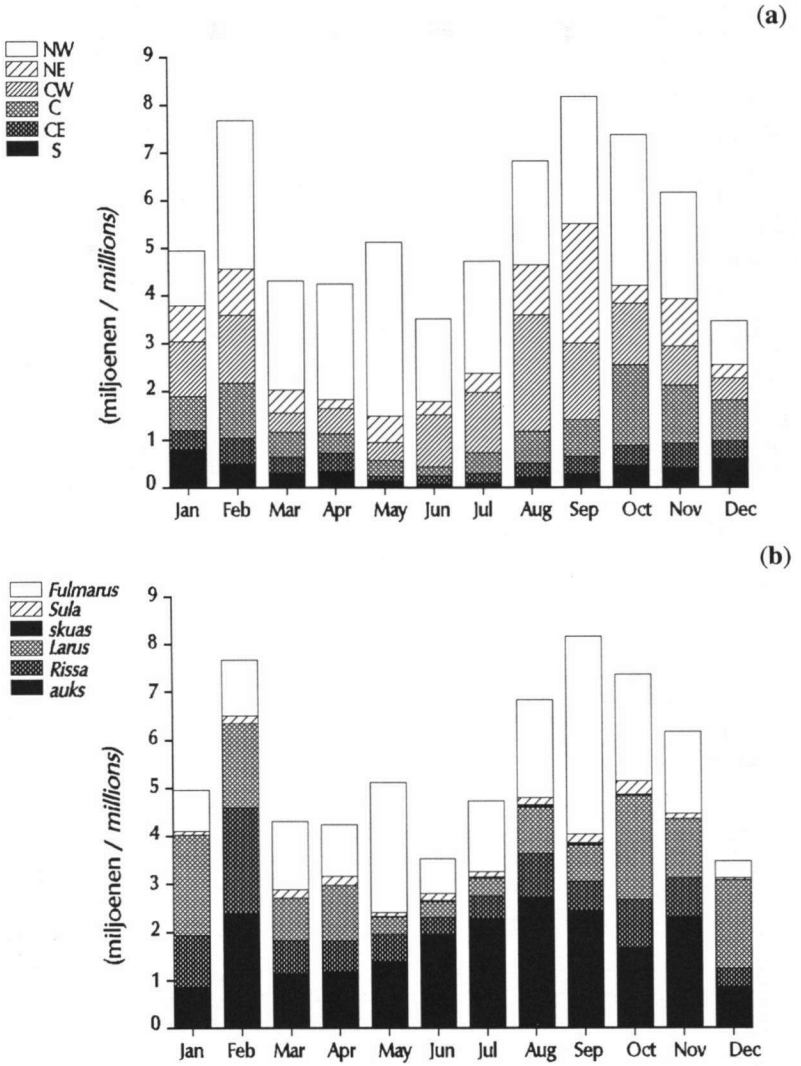
GESCHATTE CONSUMPTIE VAN VIS

Uitgaande van de tijdens deze tellingen gevonden aantallen zeevogels in de Noordzee zijn nu veel nauwkeuriger berekeningen van de totale visconsumptie uit te voeren dan tot dusverre het geval was. Twee belangrijke aspecten dienen dan wel eerst uitgezocht te worden: de prooikeuze en de energetische behoefte van zeevogels.

De variatie in zeevogels is groot, waar het gaat om de afmetingen, het fourageergedrag en de prooikeuze. In lichaamsgewicht lopen de Noordzeesoorten uiteen van ongeveer 25 gram (Stormvogeltje *Hydrobates pelagicus*) tot meer dan drie kilogram (IJsduiker *Gavia immer*, Jan van Gent *Sula bassana*; tabel 2). Bryant & Furness (1995) bepaalden de energetische behoefte van 11 algemene zeevogels in het Noordzeegebied en vonden een verband met het lichaamsgewicht (Gew). Het basaalmetabolisme (BMR; het energieverbruik in rust in een thermoneutrale omgeving) op ongeveer 56°NB kan worden berekend aan de hand van:

$$BMR = 2.30\ Gew^{0.774}\ kJ/dag\ (a \approx 1.36\ s.e.,\ b \approx 0.047\ s.e;\ r = 0.98,\ p < 0.0001)$$

Met deze formule kan de energetische behoefte van alle zeevogels worden berekend en in dit verhaal wordt de uitdrukking in Watt (W= J/s) geprefe-



Figuur 6. Totaal aantallen visetende zeevogels in de Noordzee (12 algemene soorten) op grond van gemiddelde dichtheden per deelgebied (naar Anon. 1994). (a) totaal aantal per deelgebied (Sk uitgezonderd), (b) aantal per groep vogels.

Figure 6. Total numbers of piscivorous seabirds in the North Sea (12 common spe cies) based on mean densities per subregion (Sk excluded; after Anon. 1994). (a) total numbers of seabirds, (b) breakdown for different groups of birds.

Tabel 2. Gewicht (g), basaal- (BMR; kJ/d en Watt) en veldmetabolisme (FMR; Watt) van zee- en kustvogels in de Noordzee en de voornaamste prooien (zie tekst).
Table 2. Weight (g), basal (BMR; kJ/day and Watt) and fieldmetabolic rate (FMR; Watt) of seabirds in the North Sea, and their main prey.

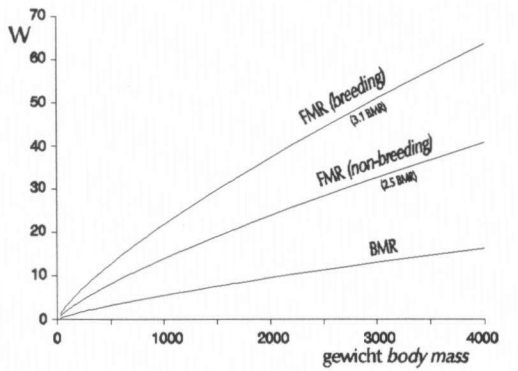
Species	gewicht *weight (g)*	BMR kJ/d	BMR W	FMR (W) (1)	FMR (W) (2)	voedsel/*main prey* Fish	Cru	Squ	Mol	Ins	Dis	Bds
Gavia stellata	1600	695	8	31	20	●						
Gavia arctica	2500	981	11		28	●						
Gavia immer	4000	1412	16		41	●	•		•	•		
Podiceps cristatus	880	437	5		13	●	•			•		
Podiceps griseigena	830	418	5		12	●				●		
Podiceps auritus	450	260	3		8	•				●		
Fulmarus glacialis	820	414	5	19	12	●	●	●			●	
Puffinus griseus	790	402	5		12	●	●	●			•	
Puffinus puffinus	450	260	3	12	8	●	•	•			•	
Hydrobates pelagicus	25	28	0	1	1	●	●	●			•	
Oceanodroma leucorhoa	45	44	1	2	1	●	●				•	
Sula bassana	3000	1130	13	51	33	●					●	
Phalacrocorax carbo	2750	1056	12	48	31	●					•	
Phalacrocorax aristotelis	2000	826	10	37	24	●						
Aythya marila	1200	556	6		16				●			
Somateria mollissima	2200	889	10	40	26	•	•		●			
Clangula hyemalis	720	374	4		11		●		●			
Melanitta nigra	1275	583	7	26	17				●			
Melanitta fusca	1650	711	8		21				●			
Bucephala clangula	960	468	5		14		●		●	●		
Mergus serrator	1090	516	6	23	15	●						
Mergus merganser	1640	708	8	32	20	●						
Stercorarius pomarinus	700	366	4		11	●					•	•
Stercorarius parasiticus	460	265	3	12	8	●					•	
Stercorarius longicaudus	320	200	2		6	●?						
Stercorarius skua	1430	637	7	29	18	●					●	●
Larus melanocephalus	270	175	2	8	5	●						
Larus minutus	110	87	1	(4)	3	●	●			●		
Larus sabini	185	131	2		4	●	•					
Larus ridibundus	300	190	2	9	6	●	•				•	
Larus canus	390	233	3	11	7	●			•	•	•	
Larus fuscus	860	430	5	19	12	●	●				●	
Larus argentatus	1150	538	6	24	16	●	●		●		●	•
Larus hyperboreus	1675	720	8		21	●				•	●	•
Larus marinus	1830	771	9	35	22	●					●	●
Rissa tridactyla	405	240	3	11	7	●	●				●	
Sterna sandvicensis	240	160	2	7	5	●						
Sterna hirundo	125	97	1	4	3	●	●				•	
Sterna paradisaea	110	87	1	4	3	●	●					
Sterna albifrons	55	51	1	2	1	●	•			•		
Chlidonias niger	75	65	1		2	●	•			•		
Uria aalge	860	430	5	19	12	●						
Alca torda	710	370	4	17	11	●						
Cepphus grylle	375	226	3	10	7	●						
Alle alle	150	111	1		3	●	●					
Fratercula arctica	380	228	3	10	7	●						

FMR (1)= 3.9 BMR (broedtijd/*breeding season*), FMR (2)= 2.5 BMR (buiten broedtijd/*non-breeding season*; volgens aannames in Anon. (1994) *according to assumptions in Anon. (1994)*.
Fish= fish Cru= crustacea Squ= squid Mol= mollusca Ins= insects Dis=discards Bds= birds

reerd boven een weergave in kJ/dag (tabel 2). Het veldmetabolisme (FMR; het energieverbruik op zee) wordt hier in navolging van Anon. (1994) geschat op 3.1 BMR in de broedtijd en op 2.5 BMR in de rest van het jaar (figuur 7). Zo wordt het FMR van een ongeveer twee kilo zware Kuifaalscholver in de maanden mei-juli geschat op 37 W en in de rest van het jaar op 24 W. Opgemerkt moet hierbij worden, dat aannames van een FMR in de orde van grootte van 2.5-3.1 BMR in vergelijking met andere onderzoeksresultaten aan de lage kant zijn (Birt-Friesen *et al.* 1989, Cairns *et al.* 1990).

Wanneer ook de aantallen vogels bekend zijn, kan vervolgens worden afgeleid hoe groot de totale consumptie van vogels in de Noordzee ongeveer moet zijn. Noordse Stormvogels en Zeekoeten, die een relatief hoog lichaamsgewicht met zeer grote aantallen individuen op jaarbasis combineren, nemen zo samen meer dan de helft van de jaarlijkse energetische behoefte van 18 algemene zeevogels in de Noordzee voor hun rekening (tabel 3). De belangrijke voedselbronnen zijn vis, inktvis, zoöplankton, schaal- en schelpdieren, waarbij elk van de soorten op eigen wijze, een eigen specifiek deel opeist (de belangrijkste bestanddelen van hun voedsel zijn in tabel 2 aangeduid met ●, minder belangrijke met •; Cramp & Simmons 1977, 1983, Cramp 1985). Vrijwel alle in de tabellen genoemde zeevogels zijn tijdens hun verblijf in de Noordzee, althans gedeeltelijk, piscivoor. De ICES werkgroep 'zeevogel-vis interacties' doet een groot aantal aannames (Anon. 1994), waarin zelfs de betekenis van verschillende soorten vis (zandspiering *Ammodytes* spp., Sprot *Sprattus sprattus* en jonge Haring *Clupea harengus*, kabeljauwachtigen, Makreel *Scomber scombrus* en overboord gezette bijvangst) als fracties van het dieet van 18 belangrijke visetende zeevogels in de Noordzee wordt verdisconteerd. Hiermee liep de werkgroep, zoals later zal blijken, een flink eind voor de muziek uit, want zo goed is het dieet van de verschillende soorten niet bekend. Maar om in elk geval tot een grove benadering te komen van de jaarlijkse consumptie van zeevogels was het een nuttige exercitie. Het is de vraag of de andere getallen die in dergelijke modellen worden gebruikt en waarmee het resultaat kan worden vergeleken (menselijke visvangst, totale biomassa aan vis in de Noordzee, visconsumptie door roofvissen) veel betere benaderingen zijn.

Uit de ICES berekeningen bleek dat de 18 belangrijkste zeevogels te zamen jaarlijks ongeveer 600 000 ton vis consumeren, waarvan een derde uit de commercieel niet interessante zandspiering bestaat en 30% uit bijvangst en snijafval (tabel 4). In vergelijking daarmee consumeren de grote vissen ruim het tienvoudige. Opvallend is de grote betekenis van zandspiering voor zeevogels, vooral in de zomermaanden. Het is wrang om te realiseren dat de in



Figuur 7. Relatie tussen lichaamsgewicht en basaalmetabolisme (BMR) en veldmetabolisme (FMR; zie tekst; naar Anon. 1994 en Bryant & Furness 1995).
Figure 7. Relationship between body mass (g) and basal metabolic rate (BMR) and field metabolic rate (FMR; see summary, after Anon. 1994 and Bryant & Furness 1995).

Tabel 3. Jaarlijkse energetische behoefte van 18 algemene soorten visetende zeevogels in de Noordzee, aan de hand van aantalsschattingen op grond van onderzoek op zee (ESAS database; naar Anon. 1994).
Table 3. Annual energy requirements of 18 common piscivorous seabirds in the North Sea, based on abundance estimates derived from surveys at sea (ESAS database; after Anon. 1994).

Species	**kJ x 10^9**	**%**
Fulmarus glacialis	1094.90	28.1
Sula bassana	273.22	7.0
Phalacrocorax carbo	6.15	0.2
Phalacrocorax aristotelis	46.94	1.2
Stercorarius skua	21.08	0.5
Larus ridibundus	39.37	1.0
Larus canus	44.18	1.1
Larus fuscus	69.52	1.8
Larus argentatus	451.40	11.6
Larus marinus	301.29	7.7
Rissa tridactyla	307.01	7.9
Sterna sandvicensis	2.38	0.1
Sterna hirundo	2.75	0.1
Sterna paradisaea	2.70	0.1
Uria aalge	1024.86	26.3
Alca torda	99.54	2.6
Cepphus grylle	7.86	0.2
Fratercula arctica	108.02	2.8
Totaal	3903.17	100

Tabel 4. Jaarlijkse consumptie (ton x 1000) van 18 visetende zeevogels in de Noordzee per kwartaal, op basis van aantalsschattingen van de aantallen zeevogels op zee (ESAS database; naar Anon. 1994) en in vergelijking met de consumptie door roofvissen.

Table 4. Annual consumption (tonnes x 1000) of main foods of 18 species of common seabirds in the North Sea per quarter, based on abundance estimates of seabirds derived from surveys at sea (ESAS database; after Anon. 1994) in comparison with consumption by predatory fish.

Voedselsoort *food type*	jan-mrt *Jan-Mar*	apr-jun *Apr-Jun*	jul-sep *Jul-Sep*	okt-dec *Oct-Nov*	totaal *totaal*	roofvissen *predatory fish*
zandspiering *sandeel*	22	91	66	18	197	624
Sprot, jonge Haring *Sprat, small Herring*	6	7	8	9	30	190
kabeljauwachtigen *live gadid*	6	1	5	9	22	1191
Makreel *Mackerel*	2	4	4	2	13	-
grote Haring *large Herring*	2	4	4	2	13	173
snijafval *offal*	19	19	26	7	71	-
bijvangst *discards*	26	26	29	29	109	-
ander voedsel *other food*	27	49	46	24	146	4443
totaal *total*	110	201	189	100	600	6621

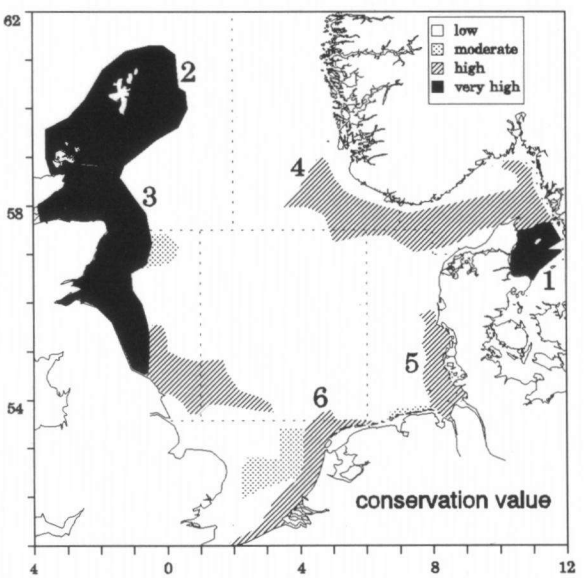
dustriële visserij tegenwoordig jaarlijks ruim één miljoen ton zandspiering opvist, het vijfvoudige van wat zeevogels consumeren, terwijl het totale bestand aan zandspiering en dus de draagkracht van die vispopulatie in de Noordzee niet goed bekend is (Anon. 1989).

Dank zij het werk op zee zijn zeevogels nu plotseling een factor van betekenis bij de ecologische modellen zoals die tegenwoordig bij de ICES worden ontwikkeld (Anon. 1994). Tot dusverre werd de visconsumptie door zeevogels binnen de ICES als een onbeduidende en verwaarloosbare component beschouwd, in vergelijking met die van roofvissen of de visserij.

KWETSBARE GEBIEDEN

Een ander voorbeeld van het gebruik van de op zee verzamelde gegevens is de beoordeling van verschillende zeegebieden in termen van zeevogelrijkdom.

Niet alleen is de verzamelde informatie van cruciaal belang wanneer advies wordt verlangd in geval van een olie-incident op een willekeurige plek in de Noordzee, maar ook kan nu worden nagegaan of er bepaalde gebieden aanwijsbaar zijn die vanwege de aantallen daar voorkomende zeevogels van nationale of internationale betekenis zijn. De Britse onderzoekers en ESAS partners hebben getracht om de 'kwetsbaarheid' van verschillende gebieden te meten aan de hand van een voor de verschillende vogelsoorten 'kwetsbaarheidsindex' (*vulnerability index*) voor olie en andere lipofiele stoffen aan de wateroppervlakte (Williams *et al.* 1995). Door de vermenigvuldiging van deze index met het aantal aanwezige individuen van de verschillende soorten konden verschillende zeegebieden 'gewogen' worden. Verscheidene zogenaamde '*vulnerability atlasses*' verschenen, waarin door verschillende arceringen op kaarten voor elke maand van het jaar de kwetsbaarheid van de verschillende gebieden werd aangegeven (Tasker & Pienkowski 1987, Carter *et al.* 1993, Webb *et al.* 1995). De achterliggende gedachte bij deze atlassen was, dat een incident in een 'gevoelig' of 'kwetsbaar' gebied onmiddellijke actie vereiste, terwijl een olievlek in een gebied van geringe betekenis in eerste instantie aan zijn lot zou kunnen worden overgelaten.



Figuur 8. Gebieden van grote internationale betekenis voor zeevogels in de Noordzee (Skov et al. *1995).*

Figure 8. Areas of international importance for seabirds in the North Sea (Skov et al. *1995).*

(1) Kattegat
(2) Orkney & Shetland
(3) Moray Firth - Tees
(4) Skagerrak / N Deep
(5) E German Bight
(6) Cap Gris Nez-Schiermonnikoog

De Deense ESAS partners construeerden in opdracht van Birdlife International een overzicht van de belangrijke zeevogelgebieden waaruit een 'top zes' kon worden gedistilleerd (Skov *et al.* 1995). In figuur 8 zijn de belangrijkste zeevogelgebieden in de Noordzee weergegeven:

(1) Noordelijk deel van het Kattegat
(2) Orkney en Shetland
(3) Moray Firth - Aberdeen Bank - Tees
(4) Skagerrak - zuidwestelijk deel van het Noorse Diep
(5) Oostelijk deel van de Duitse Bocht
(6) Cap Gris Nez - Schiermonnikoog

De '*conservation value*' van elk van de gebieden werd bepaald door een eenvoudige optelsom van het percentage van de biogeografische populaties van elk van de daar voorkomende vogelsoorten waarvan internationaal belangrijke concentraties werden aangetroffen. De in totaal 20 geselecteerde gebieden in de Noordzee, het Kanaal (niet in figuur 8) en het Kattegat werden vervolgens gerangschikt van hoog naar laag. In tabel 5 zijn de waarderingen van de zes belangrijkste gebieden samengevat, met daarbij de scores van de soorten zee- en kustvogels die daartoe leidden. Omdat Roodkeelduikers en Parelduikers dikwijls niet van elkaar konden worden onderscheiden, zijn deze beide soorten samengenomen.

Het Kattegat (1) is vooral van betekenis door de aanwezigheid van grote concentraties overwinterende zeeëenden en Alken *Alca torda*. Van november tot maart werden hier gemiddeld 396 000 Zwarte Zeeëenden *Melanitta nigra* en 223 000 Alken aangetroffen. De Orkney-Shetland regio (2) is bekend vanwege de grote aantallen klifbroedende zeevogels, maar het gebied is vooral zo hoog geëindigd omdat hier ruim de helft van de wereldpopulatie van de Grote Jager *Stercorarius skua* voorkomt in het zomerhalfjaar (gemiddeld 15 600 exemplaren). Langs de Schotse oostkust (3) werden in augustus gemiddeld 1 219 000 Zeekoeten en 142 000 Alken aangetroffen. In deze periode maken beide soorten de slagpenrui door, hetgeen ze het vliegvermogen ontneemt en bijzonder kwetsbaar maakt voor olievervuiling.

Ook het gebied ten zuiden van Noorwegen (4) is van betekenis voor Grote Jagers, maar het zijn de gemiddeld 705 000 overwinterende Kleine Alken waardoor deze regio op de vierde plaats in de lijst eindigde. De ongeveer 24 000 kleine duikers en 190 000 Zwarte Zeeëenden die gemiddeld overwinterden in de oostelijke Duitse Bocht (5) waren bepalend voor de internationale betekenis voor dit deel van de Noordzee. Het Nederlandse en Belgische kustgebied (6) was vooral van betekenis door de 10 500 Futen *Podiceps cristatus* die hier gemiddeld overwinterden.

Tabel 5. De zes belangrijkste zeevogelgebieden in de Noordzee (zie figuur 8). De waardering en rangschikking is gebaseerd op de 'conservation value', de som van de percentages van de biogeografische populatie van elk van de soorten waarvan (gemiddeld) internationaal belangrijke concentraties voorkomen, op grond van tellingen in de jaren 1980-93 (ESAS database; naar Skov et al. *1995).*

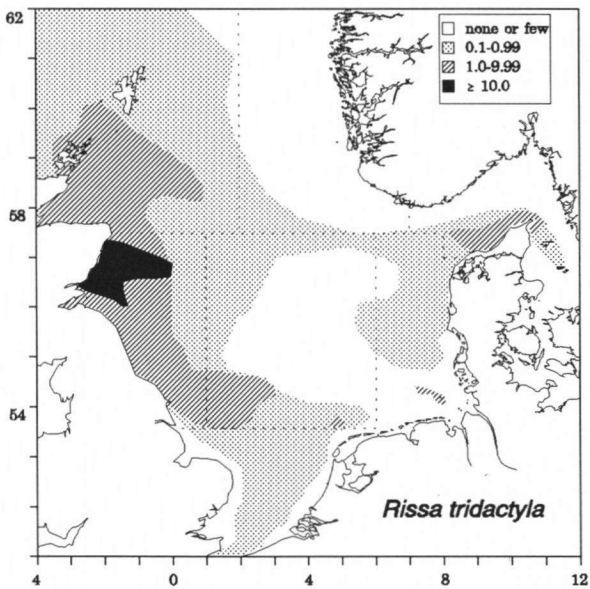
Table 5. Top six areas of international importance in the North Sea (see figure 8). The ranking is based on 'conservation values', being the sum of the percentages of the total biogeographic population of each species of which (on average) internationally important concentrations occur, based on surveys during 1980-93 (ESAS database; after Skov et al. *1995).*

Species	1	2	3	4	5	6
Gavia stellata	}1.0	-	-	-	}21.8	}2.8
Gavia arctica		-	-	-		
Gavia immer	-	10.3	2.2	-	-	-
Podiceps cristatus	-	-	-	-	-	10.5
Podiceps griseigena	10.7	-	-	-	1.2	-
Sula bassana	-	8.1	4.2	3.0	-	-
Phalacrocorax aristotelis		3.0	1.0	-	-	-
Aythya marila	3.1	-	-	-	-	-
Somateria mollissima	9.7	-	-	-	-	-
Melanitta nigra	30.5	-	-	-	14.6	5.8
Melanitta fusca	14.8	-	-	-	-	-
Stercorarius skua	-	55.8	7.9	11.8	-	-
Larus minutus	-	-	-	-	3.9	8.9
Larus canus	-	-	-	-	1.3	-
Larus fuscus	-	-	-	-	-	2.4
Larus argentatus	1.1	2.3	-	1.2	-	1.9
Larus marinus	1.3	-	5.7	-	-	-
Sterna sandvicensis	2.0	-	4.7	-	4.5	3.4
Uria aalge	-	1.2	30.5	1.2	-	-
Alca torda	22.5	-	14.3	4.5	-	-
Cepphus grylle	-	12.3	1.2	-	-	-
Alle alle	-	-	-	25.6	-	-
Totaal	96.7	93.0	71.7	47.3	47.3	35.4

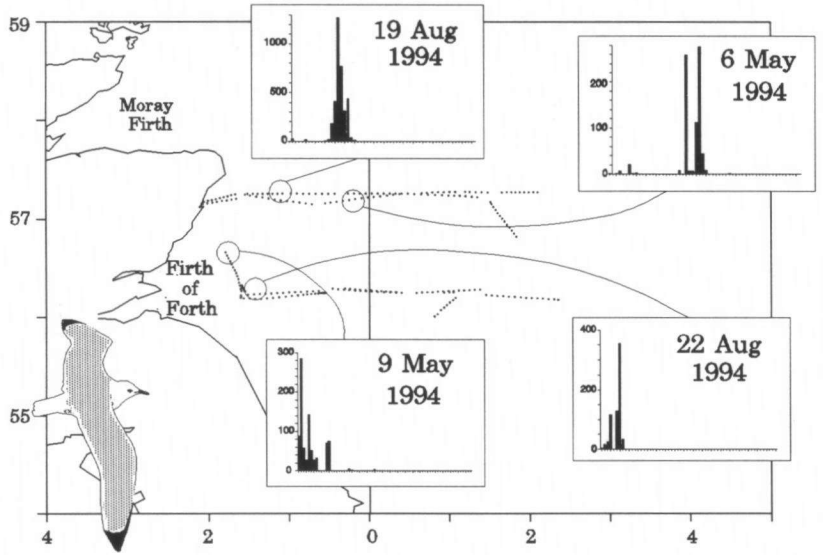
ONREGELMATIGE ZEEVOGELVERSPREIDING

Het lijkt verbazingwekkend, maar tot dusverre is nog maar een klein deel van het tijdens de tellingen op zee verzamelde materiaal geanalyseerd. De genoemde atlassen geven de opgestapelde resultaten van vele jaren van onderzoek, terwijl er van jaar tot jaar opvallende verschillen gevonden werden die nog lang niet allemaal zijn uitgewerkt. De gecombineerde resultaten geven bovendien wel de mooiste kaarten (de waarnemingsinspanning strekt zich uit over het gehele gebied), maar het gevaar bestaat dat de kaartbeelden 'schijnpatronen' presenteren. De meeste zeevogels komen plaatselijk en tijdelijk in

zeer hoge dichtheden voor, terwijl grote delen van de zee dan verlaten zijn. Dergelijke *'patches'* tekenen ook na vele jaren van 'negatieve waarnemingen' in hetzelfde gebied nog steeds duidelijk af. Indien deze plekken bovendien van jaar tot jaar op verschillende plaatsen worden aangetroffen, kan op een gecombineerde kaart een aaneengesloten gebied ontstaan met matige tot hoge dichtheden. Gemiddeld is zo'n kaartbeeld misschien juist, maar de voorspellende waarde in een specifiek geval is gering. Een voorbeeld van een dergelijke vertekening kan gegeven worden voor een algemene soort als de Drieteenmeeuw. In de zomer verblijven de grootste aantallen in een brede strook langs de voornaamste broedgebieden aan de Engelse en Schotse oostkust (figuur 9). Van mei tot augustus komen in de Noordzee ongeveer 500 000 tot 900 000 Drieteenmeeuwen voor, waarvan minstens twee derde in de deelgebieden CW en NW werd aangetoond. Het kaartbeeld suggereert dat een vaartocht in de westelijke helft van de Noordzee door een uitgestrekt gebied matige tot hoge dichtheden te zien zou geven. De resultaten van vier afzonderlijke surveys in mei en augustus 1994 tonen echter dat het grootste deel van de tijd helemaal geen Drieteenmeeuwen gezien werden, terwijl er lokaal buitengewoon hoge dichtheden kunnen worden aangetroffen. In figuur 10 zijn deze vier surveys, feitelijk raaien haaks op de Britse oostkust, uitgezet in



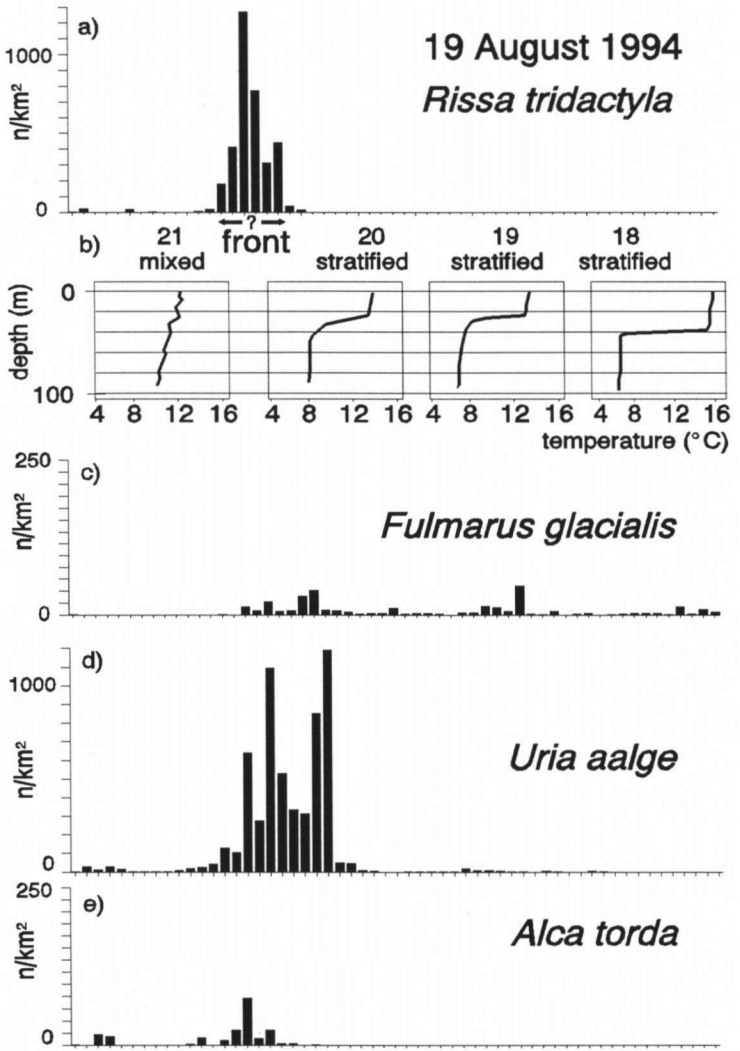
Figuur 9. Verspreiding van Drieteenmeeuwen in de zomer (mei tot augustus; Skov et al. *1995).*
De arceringen illustreren de dichtheden vogels op zee (n/ km²).
Figure 9. Distribution of Kittiwakes in May-August (Skov et al. *1995).*
The shadings indicate densities of birds at sea (n/km²).



Figuur 10. Gepiekt voorkomen van Drieteenmeeuwen op vier raaien dwars op de Britse oostkust in mei en augustus 1994. De routes zijn weergegeven als stippeltjes op de kaart, terwijl voor de gehele telperiode de aantallen Drieteenmeeuwen per km² zijn weergegeven in een staafdiagram (Camphuysen 1995a).

Figure 10. Kittiwake patches off the British east coast, May and August 1994. Observation routes are indicated by small dots, densities of Kittiwakes (n/km²) are shown in bar diagrams (Camphuysen 1995a).

een kaartbeeld. Op open zee (het rechter deel van de staafdiagrammen) waren de aantallen Drieteenmeeuwen 's zomers te verwaarlozen, dicht bij land konden de aantallen plaatselijk oplopen tot meer dan 1000/km². Op dergelijke '*patches*' werd 99% van de Drieteenmeeuwen tijdens deze vier tellingen gezien en een snelle inspectie van de gegevens die in de ESAS database zijn opgeslagen, leert dat deze situatie verre van uniek is. Kortom, aan het uitgestrekte gebied van matige tot hoge dichtheden in figuur 9 liggen talloze van dergelijke '*patches*' ten grondslag. Een kritiekloze vergelijking van het gegeneraliseerde verspreidingsgebied van de Drieteenmeeuw in de zomer met (vermoedelijk eveneens gegeneraliseerde) gegevens over het voorkomen van de prooidieren van deze meeuw zal niet snel tot zinvolle conclusies kunnen leiden. Indien we willen begrijpen welke factoren van betekenis zijn bij de verspreiding van Drieteenmeeuwen op zee op een gegeven moment, dan zullen deze '*patches*' allereerst ontrafeld moeten worden: wat beweegt Drieteen-



Figuur 11. Waargenomen dichtheden Drieteenmeeuwen (a), Noordse Stormvogels (c), Zeekoeten (d) en Alken (e) en het diepteverloop van watertemperatuur (b) op 19 augustus 1994 voor de Schotse oostkust (bewerkt, naar Camphuysen 1995a).

Figure 11. Observed densities of Kittiwakes (a), Fulmars (c), Guillemots (d), and Razorbills (e) and thermoclines (b) on 19 August 1994 off the Scottish east coast (after Camphuysen 1995a, modified).

meeuwen om in zulke grote aantallen op zo'n plek te gaan zitten?

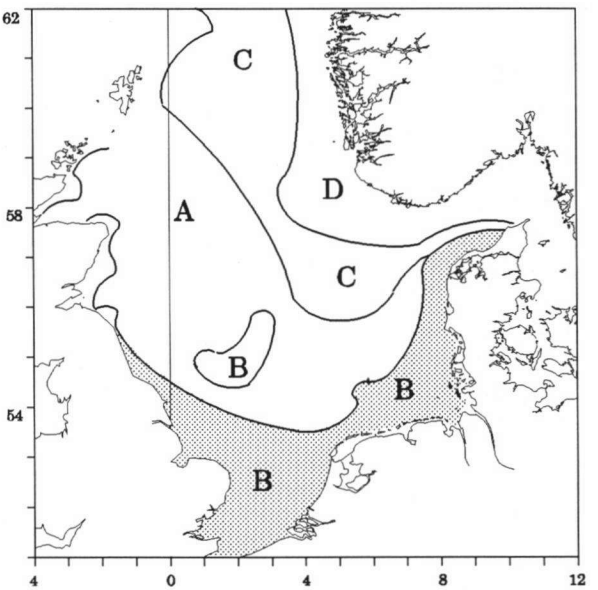
Om een stap te zetten in de richting van verder onderzoek, is het aardig om één zo'n gebied eens wat nauwkeuriger onder de loupe te nemen. Op 19 augustus 1994 werd loodrecht op de kust een raai gevaren vanuit een positie op 250 km uit de kust (2° OL) tot in de haven van Aberdeen. Gedurende het grootste deel van deze raai waren Drieteenmeeuwen schaars, tot dat op een klein gebied op ongeveer 110 km uit de kust de dichtheden Drieteenmeeuwen plotseling opliepen tot bijna 1300 vogels per km² (figuur 11). Over een afstand van ongeveer 15 km bevonden zich grote compacte groepen druk fouragerende (volwassen) Drieteenmeeuwen. Ongeveer tegelijkertijd liepen de dichtheden Alken en Zeekoeten op tot 'duizelingwekkende' hoogte. Watermonsters op drie posities langs deze raai toonden aan dat voordat het gebied met zeevogelconcentraties werd bereikt, het Noordzeewater thermisch gestratificeerd was (een temperatuursprong van ongeveer 8-9°C op 30-40 meter diepte). Een meting kort nadat de zeevogels gepasseerd waren, gaf aan dat het water ineens volledig gemengd was (vrijwel geen temperatuurverschil tussen bovenlaag en bodemwater). Ofschoon directe metingen in het vogelgebied ontbraken, geven deze bepalingen aan dat de vogelconcentraties op of nabij het *Aberdeen-front* (de overgang van gestratificeerd naar gemengd water) optraden (Pingree & Griffiths 1978). In figuur 11 zijn behalve de waargenomen dichtheden Drieteenmeeuwen ook de posities van de hydrografische bepalingen, de aanwezigheid van stratificatie, de vermoedelijke positie van het front en ter vergelijking de dichtheden aan Alken, Zeekoeten en Noordse Stormvogels uitgezet. Het is duidelijk dat de overgang in watermassa's voor elk van de soorten een iets andere betekenis heeft. De Noordse Stormvogel kwam regelmatig, maar in lage dichtheden voor in het gebied met een thermische stratificatie, concentreerde zich niet rondom het front, maar ontbrak aan de landzijde ervan. Alk, Zeekoet en Drieteenmeeuw piekten alle rond het front, zij het op iets verschillende posities. Deze en talloze eerdere waarnemingen die op zee werden gedaan, tonen aan dat het zin heeft om de zeevogelverspreiding in verband te brengen met hydrografische condities, zodat wellicht verschillende habitats kunnen worden onderscheiden. De volgende stap zou dan zijn om uit te zoeken wat die eventuele habitats dan zo aantrekkelijk maakt.

HABITATS OP ZEE: BATHYMETRIE EN HYDROGRAFIE

De Noordzee is een ondiepe randzee, zonder bijzondere verschillen in waterdiepte. Alleen in het noorden (ten noorden van de Shetland Eilanden en in het

Noorse Diep rond de Noorse zuidwestkust) is de Noordzee meer dan 200 meter diep. In het zuidoosten, vooral langs de Nederlandse en Duitse kust, oefenen de grote rivieren een grote invloed uit op de watersamenstelling (relatief zoet en troebel water). De instroom vanuit de Atlantische Oceaan bepaalt de samenstelling van het water in het noorden (relatief helder en zout water). Metingen van de temperatuurverschillen tussen het zeeoppervlak en de bodem toonden aan dat de Zuidelijke Bocht en de Duitse Bocht het gehele jaar door verticaal homogeen zijn (figuur 12; Dietrich 1957). Het water is daar ondiep en de stroomsnelheid is relatief hoog. In de centrale en noordelijke Noordzee bestaat 's zomers een groot temperatuurverschil tussen oppervlakte en bodem met een thermocline of spronglaag van gemiddeld 8°C. Parallel aan verschillen in watersamenstelling (saliniteit en het voorkomen van thermische stratificatie) verschilt ook de avifauna op zee van plaats tot plaats.

Veel onderzoekers relateren, al dan niet met succes, zeevogelverspreiding aan allerlei oceanografische processen (Joiris 1978, 1983, Harrison *et al.* 1994). Belangrijke aspecten zijn bijvoorbeeld het zoutgehalte (saliniteit), watertemperatuur, diepte, bodemsoort, troebelheid, stroomsnelheid, opwel-



Figuur 12. Hydrografische karakteristieken van bepaalde delen van de Noordzee (naar Dietrich 1957). B (gearceerd) geen thermische stratificatie, in de rest van de Noordzee komt vooral 's zomers wel stratificatie voor.

Figure 12. Hydrographical regions of the North Sea (Dietrich 1957).

A= whole year homohaline, seasonal or whole year thermally stratified

B= whole year homohaline and homothermal

C= seasonal or whole year haline stratified, annual changes in salinity are small in the surface layers

D= seasonal or whole year haline stratified, annual changes are pronounced in surface layers

ling van nutriëntenrijk bodemwater en dergelijke. Veel vogels blijken steevast bepaalde gebieden op zee op te zoeken die eenvoudig kunnen worden gekarakteriseerd aan de hand van enkele oceanografische bijzonderheden. Zo is de betekenis voor zeevogels van oceanografische fronten en opwellingsgebieden al lang duidelijk. Er bestaat dan ook een uitvoerige literatuur over dit onderwerp (Salomonsen 1965, Schneider 1982, Haney & McGillivray 1985, Haney 1986ab, Ainley *et al.* 1987, Schneider *et al.* 1988, Follestad 1990, Harrison *et al.* 1990, Schneider 1990, Haney 1991, Hunt 1991, Garthe & Hüppop 1995, Skov & Durinck 1995). Fronten en opwellingsgebieden worden dikwijls gekenmerkt door een verhoogde primaire productie, waardoor zoöplankton tot een snellere groei kan komen en uiteindelijk alle grotere predatoren, inclusief vogels en zeezoogdieren, een voorspelbare en goede voedselbron hebben (Haney 1986a, Kiørboe & Johansen 1986, Brown 1988, De Gee *et al.* 1991).

Soms zijn de verbanden tussen vogelvoorkomen en watermassa's echter aanzienlijk minder evident. Zo kan er over de redenen van het geconcentreerde voorkomen van kleine duikers in de troebele, snelstromende, relatief zoete kustwateren in de Duitse Bocht slechts gespeculeerd worden. Vergelijken we het niet-gearceerde deel van de Noordzee in figuur 12 met het verspreidingspatroon van de Noordse Stormvogel (figuur 3), dan blijkt deze soort vooral in gebieden voor te komen waarin thermische stratificatie

Tabel 6. Gemiddelde aantallen Noordse Stormvogels en Larus *meeuwen, aangetrokken door vissende onderzoeksschepen in de Noordzee in gebieden met verschillende hydrografische karakteristieken, zomer 1994 (Camphuysen & Garthe in prep.). Parameters zijn het voorkomen van thermische stratificatie (stratif./mixed), het zoutgehalte (salinity) en de afstand tot de dichtstbijzijnde kust (km).*

Table 6. Mean numbers of Fulmars and Larus *gulls, attracted by fishing research vessels in the North Sea in areas with different hydrographical characteristics, summer 1994 (Camphuysen & Garthe in prep.). Parameters used are the occurrence of thermal stratification (stratif./mixed), salinity, and distance to nearest coast (km).*

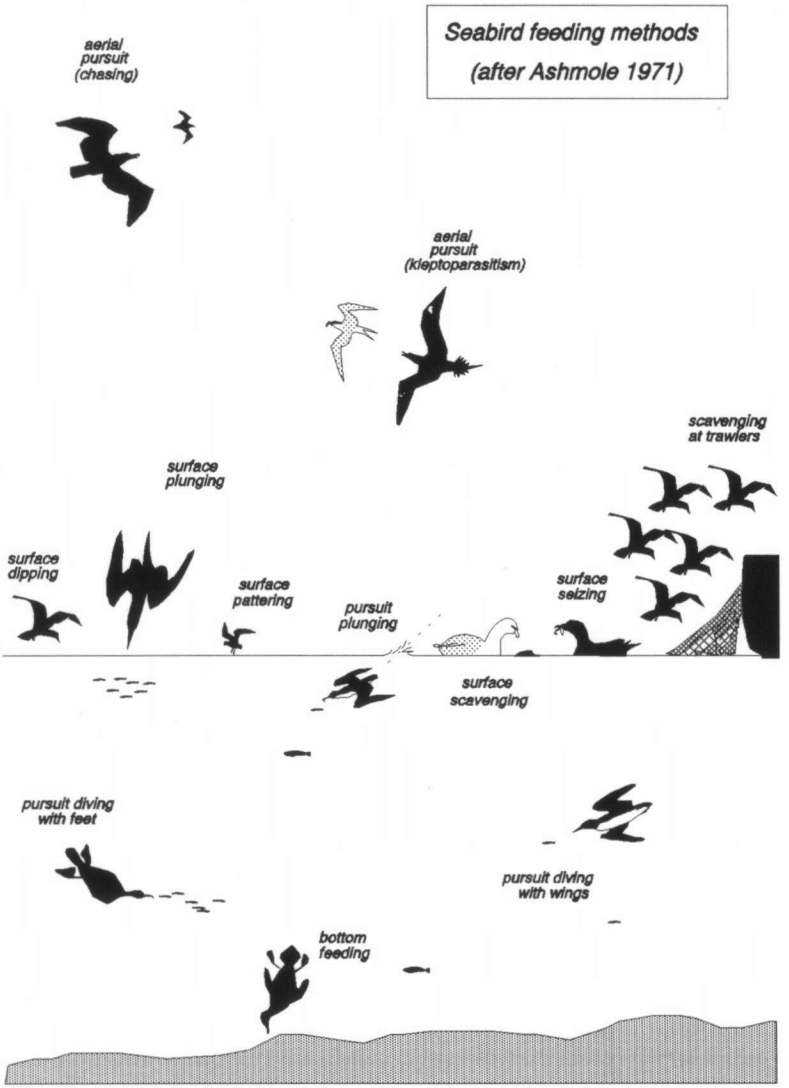
Therm.strat *Therm.strat.*	saliniteit *salinity*	afstand *distance*	mei 1994 *Fulmarus*	 *Larus*	augustus 1994 *Fulmarus*	 *Larus*
stratif	≥34.5 ‰	>100 km	109.9	16.5	147.8	12.1
stratif	≥34.5 ‰		93.4	15.6	100.4	16.7
stratif	<34.5 ‰	>100 km	26.9	16.3	43.3	22.3
mixed	≥34.5 ‰	>100 km	35.5	27.3	36.7	64.0
mixed	<34.5 ‰	>100 km	2.0	38.0	24.7	38.0
mixed	<34.5 ‰	<100 km	9.0	110.1	2.7	115.8

voorkomt. Inderdaad is de aanwezigheid van Noordse Stormvogels op zee vrij nauwkeurig te voorspellen aan de hand van deze parameter. Camphuysen & Garthe (*in prep.*) onderzochten de invloed van visserij op het voorkomen van een aantal scheepsvolgende zeevogelsoorten en analyseerden daarbij de aantrekkingskracht van vissende onderzoeksschepen op Noordse Stormvogels in het gehele Noordzeegebied. Hierbij bleek dat de grootste aantallen Noordse Stormvogels verschenen in noordelijk (>56°N), offshore (>100 km uit de kust) en thermisch gestratificeerd water met een relatief hoge saliniteit (>34.5 ‰), terwijl bij *Larus* meeuwen precies het omgekeerde werd gevonden (tabel 6). Van beide groepen werd tot dan toe verondersteld dat vooral de visserij-intensiteit bepalend was voor hun verspreiding op zee, terwijl nu blijkt dat vissersboten alleen benaderd werden indien die visten in de natuurlijke habitat van deze vogels.

Noordse Stormvogels eten geen zout, maar prooien die in de Noordzee kennelijk vooral in gebieden met een relatief hoge saliniteit voorkomen. Uiteindelijk is dan ook niet de oceanografie, maar de beschikbaarheid van voedsel onder deze condities bepalend. Het onderscheiden van verschillende habitats is alleen dan zinvol, indien tegelijk getracht wordt om te doorgronden wát de ene watermassa wel en de andere niet aantrekkelijk maakt. Op dit vlak is de kennis van zeevogels gering, zeker in vergelijking met de vorderingen die inmiddels op het land gemaakt zijn. Geen enkele serieuze vogelaar is nog tevreden is met de conclusie dat Goudvinken *Pyrrhula pyrrhula* vooral in 'het bos' voorkomen, terwijl met de wetenschap dat Zeekoeten op 'open zee' bivakkeren al snel wordt volstaan.

FOURAGEERGEDRAG, VISGROOTTE-SELECTIE EN VOEDSELKEUZE

De verschillende zeevogels in de Noordzee zijn zeer uiteenlopend waar het gaat om lichaamsbouw, grootte, snavelvorm en fourageermethode. Ashmole (1971) onderscheidde een groot aantal verschillende fourageermethoden voor zeevogels en daarvan komen vrijwel alle varianten ook in de Noordzee voor (tabel 7). Kenmerkend voor de groep van jagers zijn de achtervolgingen door de lucht (*aerial pursuit*), die bedoeld zijn om de slachtoffers zojuist gevangen prooien prijs te doen geven of om de vogel zelf te grazen te nemen. Een aantal meeuwen en sterns vliegt laag over het water en pikt voedsel op zonder verder contact te maken met het oppervlak (*surface dipping*), stormvogeltjes zijn de fraaiste voorbeelden van 'watertrappende' zeevogels die kleine partikels van het oppervlak oppikken (*surface pattering*). Een aantal meeuwen en sterns en natuurlijk de Jan van Gent is bekend als plonsduikers vanuit de



Figuur 13. Fourageermethodes van zeevogels in de Noordzee (naar Ashmole 1971).
Figure 13. Feeding methods of North Sea seabirds (after Ashmole 1971).

lucht (*surface plunging*). De laatstgenoemde soort bereikt daarbij een diepte van ten minste 10, maar vermoedelijk wel 15 meter (pers. obs). Een aantal soorten zoals de Noordse Stormvogel, zwemt veel en pikt daarbij voedsel om zich heen op (*surface seizing*) of consumeert daarbij vooral aas (dode vogels, vissen of zeezoogdieren; *surface scavenging*). De meeste pijlstormvogels zijn uitstekende duikers en zij vallen vanuit de lucht in zee of duiken onder vanaf het wateroppervlak (*pursuit plunging*). Aalscholvers, zeeduikers en zeeeenden zijn voorbeelden van met de poten voortbewegende 'duikvogels' (*pursuit diving with feet*), terwijl de alkachtigen onder water voor de voortstuwing van hun vleugels gebruik maken (*pursuit diving with wings*). De Eidereend en de zeeëenden zijn de beste voorbeelden naar de bodem duikende kustbewoners (*bottom feeding*). Ongeveer 25 soorten zijn afhankelijk van voedsel dat zich op of zeer nabij de oppervlakte bevindt, de resterende 20 soorten kunnen . p eigen kracht gemakkelijk een tiental meters of dieper duiken. Buitengewoon grote diepten kunnen alleen de Alk (140 m) en de Zeekoet (180 m) bereiken (Nettleship & Birkhead 1985, Piatt & Nettleship 1985, Jury 1988).

Tabel 7. Het voorkomen van verschillende fourageermethoden onder zeevogels in de Noordzee (het aantal soorten per gebied). Uitgangspunt waren de 45 soorten uit de tabellen 1 en 2, maar voor sommige soorten is meer dan één methode of habitat van belang (classificaties methodiek naar Ashmole 1971).

Tabel 7. Occurrence of feeding methods among North Sea seabirds (number of species per zone). Basis of this frequency table were the 45 species listed in tables 1 and 2, but some species have more than one method or feeding habitat as being of importance (classification of feeding methods according to Ashmole 1971).

Fourageermethode *Feeding method*	**intergetijde** *intertidal*	**kust** *coastal*	**offshore** *offshore*	Σ
aerial pursuit		2	4	6
surface dipping (aerial)	3	4	2	9
surface pattering (aerial)			2	2
surface plunging (aerial), <1m depth	4	5	1	10
surface plunging (aerial), 2-5m depth		1	1	2
surface plunging (aerial), >5m depth		1	1	2
surface scavenging (swimming)		3	3	6
surface seizing (swimming)	3	7	11	21
pursuit plunging (swimming)		1	5	6
pursuit diving with feet		5		5
pursuit diving with wings		4	4	8
bottom feeding	1	4		5
scavenging at trawlers		10	9	19
Totaal *total*	11	47	43	101

Alkachtigen, zoals de Zeekoet *Uria aalge*, maken bij het duiken voor de voortstuwing gebruik van de vleugels. *Auks, such as the Guillemot, use their wings for 'underwater flight'.*
(photo B. Aggenbach, NIOZ)

Toegevoegd aan de indeling van Ashmole (1971) is een categorie van bijvangst en snijafval consumerende zeevogels (*scavenging at trawlers*), omdat een groot aantal soorten een belangrijk deel van de tijd achter vissersschepen doorbrengt en daarbij doorgaans een aangepaste fourageertechniek hanteert.

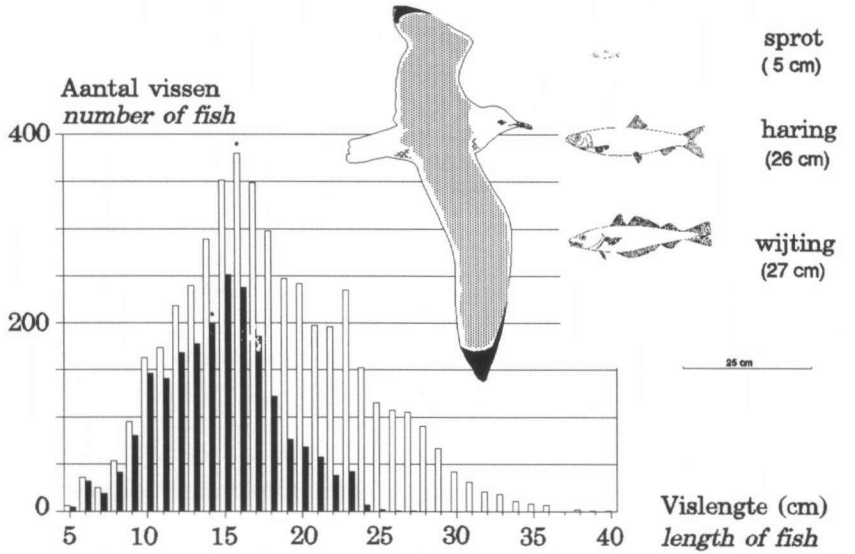
Het voedsel van zeevogels is globaal wel bekend, maar de informatie is in meeste gevallen verzameld in de broedgebieden. Van de 45 soorten zeevogels hadden ten minste 41 soorten vis als één van de voornaamste voedselcomponenten, Crustacea waren van belang voor ten minste 14 soorten, inktvis voor vijf en benthische schelpdieren voor zes soorten. Voor tien soorten vormt de overboord gezette bijvangst een belangrijke aanvulling op het dieet (Camphuysen *et al.* 1995a). In detail is het voedsel van geen van de soorten voldoende bekend om een sluitend overzicht van de prooikeuze door het jaar

heen te kunnen opstellen.

Zo zijn over Noordse Stormvogels verscheidene publicaties verschenen over het voedsel in de broedtijd op de Noordzee of in het Noordoostatlantische gebied (Stott 1936, Furness & Todd 1984 Fowler & Dye 1987, Hudson & Furness 1988, Okill 1989, Camphuysen 1990a, Harvey *et al.* 1990). Over onvolwassen vogels (niet op de kolonie aanwezig), noch over de gehele 'winterperiode' (augustus-april) is kwantitatieve informatie beschikbaar. Recent werd het resultaat van enig maagonderzoek gepubliceerd van Noordse Stormvogels die tijdens het *Braer*-incident op de Shetland Eilanden waren omgekomen (Furness 1994). Van andere delen van de wereld is wel enige informatie beschikbaar over het voedsel van Noordse Stormvogels op open zee en buiten de broedtijd, maar het meeste is tamelijk anecdotisch van aard (Baltz & Morejohn 1977, Bradstreet 1977, Harrison 1984, Hunt *et al.* 1988, Erikstad 1990, Camphuysen *et al.* 1995a). De soort heeft een buitengewoon uitgebreide voedselkeus en blijkt in staat om handig in te spelen op veranderende situaties op zee. Behalve vis en visafval spelen vooral crustacea en cephalopoda een belangrijke rol. Toch is de Noordse Stormvogel niet zo'n generalist dat hij ook overal op zee verwacht kan worden.

Ook bij de Jan van Gent gaat het vrijwel uitsluitend om gegevens over het voedsel in de broedtijd, aangevuld met informatie over de consumptie van vis bij vissersschepen (Boddington 1959, Nelson 1966, Wanless 1984, Kirkham *et al.* 1985, Montevecchi 1986, Hudson & Furness 1988, Montevecchi *et al.* 1988, Martin 1989, Okill 1989, Furness 1990, Harvey *et al.* 1990, Camphuysen *et al.* 1995a). Op de Shetland Eilanden bleek de Jan van Gent in de broedtijd voornamelijk zandspiering te consumeren, maar het wegvallen van deze voedselbron leidde tot een eenvoudige shift naar een andere, veel grotere vissoort, zonder dat er merkbare problemen ontstonden. Camphuysen *et al.* (1995b) beschreven het samen fourageren van dolfijnen en Jan van Genten op grote afstand van de kust.

Veel studies van in de Noordzee broedende Drieteenmeeuwen tonen het belang van zandspiering aan voor deze soort (Pearson 1968, O'Connor 1974, Furness 1982, Galbraith 1983, Harris 1989, Heubeck 1989, Harris & Wanless 1990, Harvey *et al.* 1990, Swann *et al.* 1991, Monaghan *et al.* 1992, Hamer *et al.* 1993). Vooral op Helgoland, waar een kleine kolonie gevestigd is, zijn ook 's winters enkele studies gedaan. Deze en een aantal recentere onderzoeken wezen op het belang van bijvangst en snijafval voor Drieteenmeeuwen (Vauk & Jokele 1975, Vauk-Hentzelt & Bachmann 1983, Prüter 1989, Camphuysen *et al.* 1995a). Zoals alle scheepsvolgende zeevogelsoorten is van de Drieteenmeeuw aan de hand van experimenten aan boord van visse-



Figuur 14. Grootteselectie door Drieteenmeeuwen van rondvis tijdens experimenten aan boord van visserijonderzoeksschepen. Het aanbod (wit) bestaat uit rondvis die in de door het schip geproduceerde stroom 'discards' werd geworpen, de in zwart weergegeven vissen werden door Drieteenmeeuwen geconsumeerd. De drie vissen in de figuur, waaronder de grootste (wijting) die door Drieteenmeeuwen werden ingeslikt, zijn op schaal met de vogel weergegeven (naar Camphuysen et al. *1995a).*

Figure 14. Size selection by Kittiwakes of roundfish offered during experimental discarding onboard fishery research vessels. The offer is shown in white bars, the fish taken by Kittiwakes are shown in black. The fish drawn, among which the largest prey swallowed by Kittiwakes (whiting), are on the same scale as the bird.

rijonderzoeksschepen vastgesteld welke vissen uit het aanbod geselecteerd worden door deze soort (Camphuysen *et al.* 1995a). De grootste rondvissen die door Drieteenmeeuwen werden ingeslikt, hadden een lengte van 27 cm, maar de soort was vooral behendig in het oppikken van kleine, 12-18 cm lange rondvisjes bij deze schepen (figuur 14). Niet verbazend, maar met een anders niet te bewerkstelligen nauwkeurigheid, kon een verband worden gevonden tussen de grootteselectie en het lichaamsgewicht van de predatoren (tabel 8).

De Zeekoet is een gunstige uitzondering waar het gaat om kennis van het voedsel buiten de broedtijd, maar ook bij deze soort is de informatie verre van toereikend. Het voedsel van Zeekoeten in de winter werd onderzocht aan

Tabel 8. Grootteselectie door scheepsvolgende zeevogels van rondvis, aangeboden tijdens experimenten aan boord van visserijonderzoeksschepen in relatie tot lichaamsgewicht. Gegeven zijn de soort, het lichaamsgewicht (g, range) de mediane lengte van de geconsumeerde vis, de kleinste en grootste waargenomen prooien en het aantal geconsumeerde prooien per soort (Camphuysen 1995a).

Table 8. Size selection by scavenging seabirds of roundfish offered during experimental discarding onboard fishery research vessels in relation to body mass. Shown are species, weight (g, range), median length or prey, range and sample size (number of fish taken) (Camphuysen 1995a).

Species	gewicht (g)	median (cm)	range (cm)	n=
Rissa tridactyla	300-500	15	5-34	5675
Larus canus	300-500	14	6-22	71
Fulmarus glacialis	700-900	16	6-33	4594
Larus fuscus	700-1000	18	6-32	1218
Larus argentatus	800-1200	19	7-38	1813
Stercorarius skua	1300-1800	25	10-36	176
Larus marinus	1100-2000	24	6-38	1083
Sula bassana	2800-3200	25	6-55	3083

de hand van olieslachtoffers of tijdens *wrecks* omgekomen, gestrande exemplaren (Blake 1983, 1984, Camphuysen & Keijl 1994, Leopold & Camphuysen 1992, Furness 1994), van Zeekoeten die in visnetten verdronken (Durinck *et al.* 1991), of, veel belangrijker, van gezonde vogels die op zee voor dit doel werden verzameld (Blake *et al.* 1985, Geertsma 1992). Toch valt deze informatie in het niet bij hetgeen op kolonies werd vergaard (Pearson 1968, Harris 1970, Bradstreet & Brown 1985, Harris & Wanless 1985, 1986, 1988, Heubeck 1989, Vader *et al.* 1989, Swann *et al.* 1991, Leopold *et al.* 1992, Monaghan *et al.* 1994, Uttley *et al.* 1994) en het hoeft dan ook geen verbazing te wekken dat hiernaar (te) vaak wordt teruggegrepen. Uit de 'winterstudies' blijkt voorlopig dat er door het jaar heen voornamelijk rondvis wordt geconsumeerd, maar dat de precieze samenstelling van het menu (ongetwijfeld als gevolg van het aanbod) aanzienlijk verschilt (tabel 9). Omdat hier zoveel vogels van 'dubieuze' herkomst bij zitten (gestrande vogels), omdat de steekproeven over het algemeen zeer klein zijn en gezien de variatie, is het nog maar de de vraag in hoeverre we de voedselkeuze van overwinterende Zeekoeten nu bekend mogen veronderstellen. De vlotte indeling in percentages geconsumeerde zandspiering, haring- en kabeljauwachtigen door Zeekoeten in de loop van het jaar, zoals die door de werkgroep 'zeevogel-vis interacties' werd uitgevoerd, is in elk geval grotendeels gebaseerd op dit soort materiaal (Anon. 1994). De gegevens, zeker in samenhang

Tabel 9. Het voedsel van Zeekoeten in de Noordzee (frequentie van voorkomen (%); vereenvoudigde weergave van de vier voornaamste prooien) door het jaar heen.
Table 9. Diet of Guillemots in the North Sea (frequencies of occurrence (%), simplified to four main prey only), throughout the year.

maand *month*	jun[3]	aug[3]	sep[3]	sep-okt[6]	okt[3]	nov[8]
deelgebied *subreg*	NW	CW	CW	C	CW	S
plaats *place*	Shetl	Buchan	Buchan	FrFront	Buchan	NHoll
Clupeoids	0	20	58	40	72	68
Gadoids	11	10	42	8	10	18
Ammodytes	93	90	77	0	38	18
Gobies	1			0	7	0
Steekproef *sample*	83	14	32	25	29	22

maand *month*	dec[3]	dec[1]	dec[1]	dec[1]	dec[1]	dec[9]
deelgebied *subreg*	CW	Sk	Sk	Sk	NE	S
plaats *place*	Aberd	Hvaler	Sweden	Agder	Trondh	Walch
Clupeoids	35	25	62	72	0	75
Gadoids	35	34	40	35	100	5
Ammodytes	24	7	21	1	0	15
Gobies	24	78	57	79	0	15
Steekproef *sample*	17	265	111	79	16	20

maand *month*	jan[3]	jan-feb[5]	feb[7]	feb[3]	feb[3]	feb[2]
deelgebied *subreg*	NW	Sk	S	NW	CW	CW
plaats *place*	Shetl	Denmark	Texel	Shetl	FoForth	Anglia
Clupeoids	2	91	63	43	81	75
Gadoids	83	47	35	48	39	11
Ammodytes	24	18	19	68	29	24
Gobies	2	6	7	18	2	9
Steekproef *sample*	41	65	54	130	31	80

maand *month*	feb[2]	feb[2]	mrt[3]	mrt[3]	apr[3]	apr-mei[4]
deelgebied *subreg*	CW	CW	CW	CW	CW	S
plaats *place*	MorayF	Newcastle	FoForth	Buchan	Aberdeen	NHoll
Clupeoids	31	41	0	2	0	10
Gadoids	38	12	18	19	0	13
Ammodytes	17	66	98	96	94	64
Gobies	3	10	20	0	6	0
Steekproef *sample*	29	73	44	49	17	39

Bronnen / *Sources*: Blake 1983[1] (*oiled birds*), 1984[2] (*wrecked*), Blake *et al.* 1985[3] (*shot*), Camphuysen 1990b[4] (*oiled*), Durinck *et al.* 1991[5] (*drowned*), Geertsma 1992[6] (*shot*), Leopold & Camphuysen 1992[7] (*oiled*), Camphuysen & Keijl 1994[8] (*oiled*), Camphuysen 1995b[9] (*oiled*).

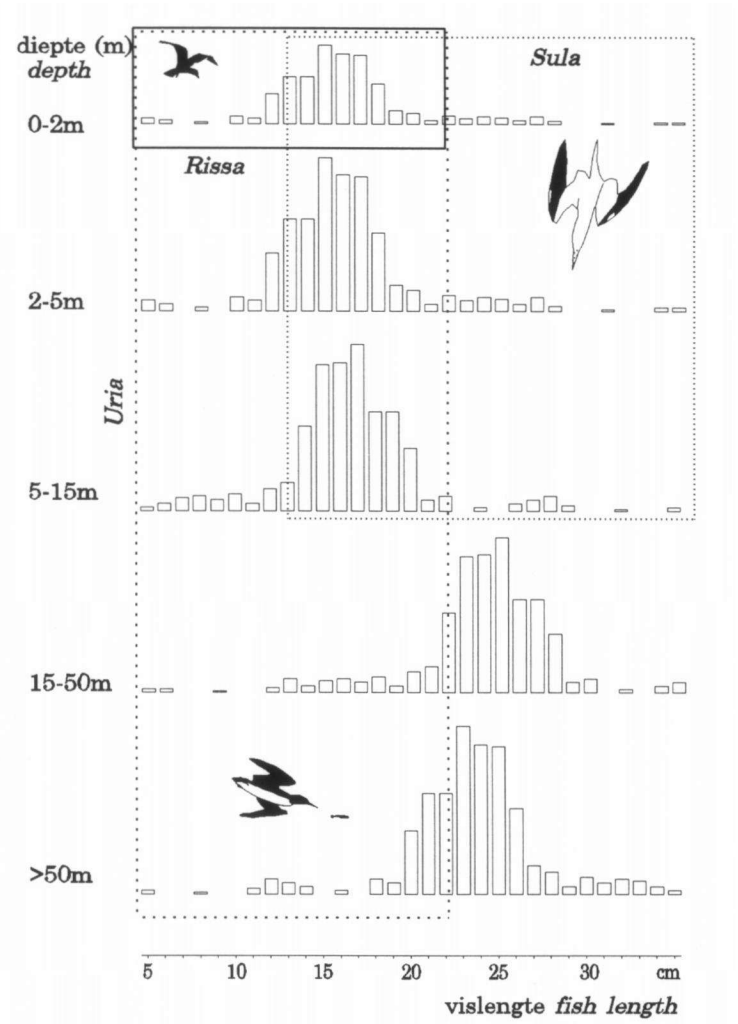
met op de kolonies verzameld materiaal, suggereren in elk geval een intensievere predatie op zandspiering in de zomer dan in de winter en een grotere betekenis van haring- en kabeljauwachtigen buiten de broedtijd.

DE BESCHIKBAARHEID VAN VIS

Gewapend met kennis over de ruimtelijke verspreiding van vogels op zee, het fourageergedrag en de mogelijkheden *c.q.* beperkingen die de verschillende soorten hebben bij het bemachtigen van vis, de prooikeuze (soort- en grootteselectie) zouden vergelijkingen met het prooiaanbod (de aanwezigheid van vis) getrokken kunnen worden. Veel belangrijker dan de aanwezigheid is echter de *beschikbaarheid* van prooidieren. Minder nog dan over de prooikeuze is er bekend over de factoren die uitmaken of een individuele vis wel of niet een potentiële prooi is van een bepaalde zeevogel. Alvorens in meer detail in te gaan op de beschikbaarheid is het nuttig om eerst een sterk versimpelde situatie te schetsen en te vergelijken voor drie soorten zeevogels met een overlappende prooikeuze en verspreiding op zee, maar met een sterk verschillende strategie en capaciteit.

Van zowel de Jan van Gent, de Drieteenmeeuw als de Zeekoet wordt een belangrijk deel van het voedsel gevormd door rondvis. Voor elk van deze soorten geldt dat 's winters een belangrijk deel van het voedsel uit haringachtigen bestaat. De mediane lengte van door Drieteenmeeuwen en Zeekoeten geconsumeerde haringachtigen wordt geschat op ongeveer 15 cm (range beide <5-22 cm). De grootste rondvissen (in beide gevallen Wijting *Merlangius merlangus*) die nog door deze soorten konden worden ingeslikt hadden een lengte van ongeveer 27 cm, maar deze waarden worden als extremen beschouwd (Camphuysen 1990, Camphuysen *et al.* 1995a). De mediane lengte van haringachtigen die door de Jan van Gent worden geconsumeerd ligt op ongeveer 25 cm en zelfs exemplaren van 35 cm lengte hoeven voor deze soort geen probleem te zijn (Camphuysen *et al.* 1995a). Ofschoon de soort fysiek in staat is om ook zeer kleine visjes te consumeren, worden exemplaren van minder dan 10-12 cm lengte normaliter genegeerd. Vastgesteld is een maximale duikdiepte van respectievelijk 2, 15 en 180 m voor de Drieteenmeeuw, de Jan van Gent en de Zeekoet, zodat bij een zeker bestand aan vis (aantal vissen per waterlaag met een bepaalde lengteverdeling) een *potentiële* prooibeschikbaarheid kan worden ingeschat (figuur 15).

Uitgaande van dit uiterst simpele model zou het voldoende zijn om bestandsgegevens te verzamelen over vissen van de juiste soort, de geprefereerde lengteklassen en in de juiste waterlaag. In feite ligt het met die '*be-*



*Figuur 15. Voorstelling van verschillende visbestanden in vijf waterlagen (aantal vissen per lengtklasse) en de potentiële beschikbaarheid van vis voor de Jan van Gent (*Sula*), Drieteenmeeuw (*Rissa*) en Zeekoet (*Uria*) op grond van bekende prooikeuze (grootteselectie) en duikdiepte.*

*Figure 15. Suggestion of fish stocks in five water layers (number of fish per size class) as potential prey for Gannets (*Sula*), Kittiwake (*Rissa*) en Guillemot (*Uria*), considering known size selection and diving capabilities.*

schikbaarheid' echter aanzienlijk ingewikkelder. Fourageren is een arbeidsintensieve en dus energetisch dure onderneming. Het vermogen om meer dan 100 meter diep te duiken, betekent niet dat Zeekoeten het zich kunnen permiteren om twee of drie keer tevergeefs onder water te verdwijnen. De zoektijd voor een fouragerende vogel moet kort zijn en de trefkans hoog. Het is dus goed voorstelbaar, dat een vis van de juiste soort en met de juiste lengte en in de juiste waterlaag niet alleen talrijk moet zijn, maar ook in een voldoende hoge dichtheid of in een bepaalde concentratie moet voorkomen waardoor de duikende vogel een goede kans maakt om prooi te bemachtigen (aantal vissen per m^3 water, schoolgedrag). In de broedtijd moet de vis ook niet zo ver van de broedkolonie af zitten dat een fourageervlucht een heilloze onderneming wordt (afstand tot de kust). De vis moet ook opgespoord kúnnen worden met de middelen die een predator ten dienste staan (zicht, reukvermogen, tastzin). Deze aspecten, gecombineerd met aspecten als de doorzicht van het water, weersomstandigheden, de mogelijke variaties die een vissoort met betrekking tot schoolstructuur en diepte in de loop van de dag of een seizoen laat zien, maakt dat de beschikbaarheid afhankelijk is van een hele lijst van factoren die deels gemakkelijk te voorzien en deels moeilijk te doorgronden zijn.

Verschillende vis- en zoöplanktonsoorten komen overdag in dieper water voor dan 's nachts, waardoor ze overdag geen prooi van betekenis zijn, of waardoor een vogelsoort vooral in de schemering of 's nachts fourageert (Digby 1961, Croxall *et al.* 1985, Clark & Levy 1988, Piersma *et al.* 1988, Ohman 1990). Veel zeevogels profiteren van door roofvissen of zeezoogdieren naar het oppervlak gejaagde scholen vis en zoeken daarom bijvoorbeeld doelbewust jagende groepen dolfijnen op om te kunnen fourageren (Bruce 1952, Boddington 1959, Ash 1969, Evans 1982, Au & Pitman 1986, Perry 1987, Pierotti 1988ab, Camphuysen *et al.* 1995b). Verschillende zeevogels komen opvallend vaak in elkaars onmiddellijke omgeving voor en lijken bij het fourageren op een of andere manier van elkaar profijt te hebben (Scott 1972, Kennedy & Paterson 1983, Wolf 1988, Evans 1989, Skov *et al.* 1991, Van Eerden & Voslamber 1995). Van Noordse Stormvogels, fouragerend in de honderden kilometers lange fjorden van Spitsbergen, werd het duidelijk dat de dieren elke dag een ingewikkeld programma afwerkten, waarbij voortdurend werd ingespeeld op de steeds veranderende omstandigheden waardoor dan eens de ene en dan weer de andere prooi voor korte tijd beschikbaar kwam (Stott 1936, Camphuysen 1993). Ook van andere omgevingen zijn frappante voorbeelden van het snel inspelen op veranderende situaties met betrekking tot het voedselaanbod bekend (Leopold & Platteeuw 1987, Ainley *et al.* 1995, Crawford & Dyer 1995). Anderzijds zijn er talloze situaties

bekend waarbij een massale sterfte (*wreck*) of een invasie erop wees dat de beschikbaarheid van voedsel onvoldoende was in de gebieden waar de vogels normaal verbleven en dat daarvoor geen, of niet tijdig, een alternatief gevonden kon worden (Boyd 1954, Snijder 1960, Bond 1971, Crockett & Reed 1976, Blake 1984, Underwood & Stowe 1984, Oka & Maruyama 1986, Ryan *et al.* 1989).

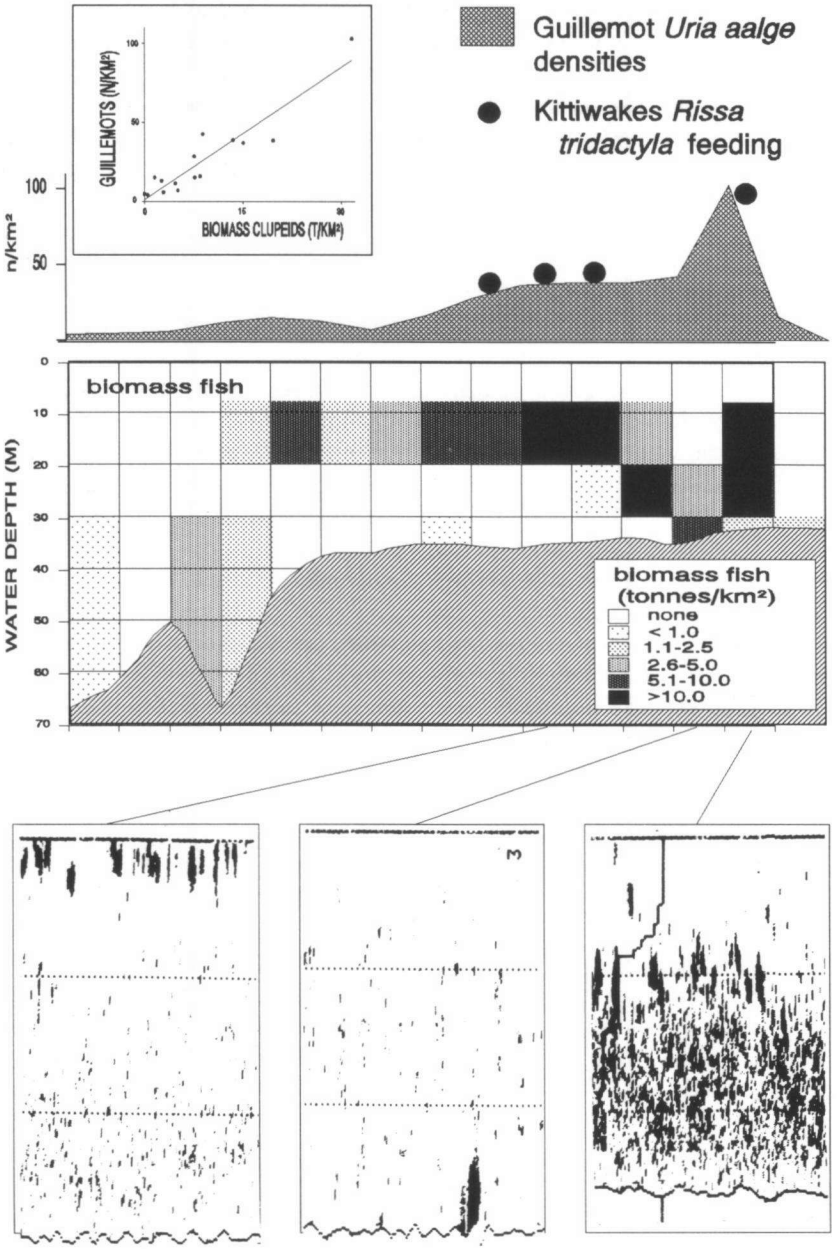
DISCUSSIE

Wrecks en invasies hebben altijd veel aandacht gekregen in de ornithologische literatuur, maar er is nog steeds geen goed overzicht van de achterliggende factoren bij dergelijke evenementen. Het zijn ook juist deze gebeurtenissen die het chronische gebrek aan kennis over zeevogels zo pijnlijk duidelijk maken. Hoe kan immers een bijzondere, afwijkende situatie verklaard worden wanneer de eisen die zeevogels stellen aan hun 'normale' leefomstandigheden en -gebieden onbekend zijn? Analoog daaraan, hoe kan een (kennelijke) afwijking van het gevonden verspreidingspatroon op zee of een bijzondere piek in een seizoenpatroon onderzocht worden, zolang het normale beeld niet volledig wordt begrepen? Wat weten Zeekoeten, op welke (voorspelbare) voedselbronnen rekenen zij, wanneer zij in juli en augustus met hun donsjongen doelbewust koers zetten in oostelijke richting en de Noordzee op zijn breedste punt zwemmend oversteken? Met het overzicht in dit artikel wordt getracht om duidelijk te maken dat dergelijke vragen niet alleen door tellingen en inventarisaties beantwoord kunnen worden. De ecologie van zeevogels op open zee is nog een goeddeels braakliggend terrein. We weten "precies" hoeveel duikers er in de Duitse Bocht overwinteren, wanneer in de herfst de eerste exemplaren verschijnen en de laatste in het voorjaar weer verdwijnen, maar we hebben geen flauw idee wat dit gebied nu zo geschikt maakt voor deze vogels. Sterker nog, het vervuilde, troebele, druk bevaren water van de Duitse Bocht is op het eerste gezicht bij uitstek ongeschikt voor een schuwe, oogjagende duikvogel zoals de Roodkeelduiker (Eriksson & Sundberg 1991, Eriksson 1994).

Er zijn drie belangrijke aspecten waardoor het onderzoek aan zeevogels in de Noordzee weer een snelle, verdere ontwikkeling zou kunnen doormaken. Ten eerste is het hoog tijd om tot een integratie te komen van de verschillende disciplines. Onderzoek op de broedplaatsen moet niet los worden gezien van onderzoek op open zee. Zeetrektellers en de onderzoekers van zeevogelstrandingen beschikken over belangwekkende informatie, die alleen maar interessanter wordt wanneer ze in een ruimer kader, met gebruikmaking

van kennis van dezelfde vogels in de broed- en overwinteringsgebieden, kan worden geanalyseerd. Ten tweede is het dringend noodzakelijk om meer inzicht te verwerven in de voedselkeuze van gezonde, vrij levende zeevogels op open zee. Welke prooien worden geprefereerd, welke voldoen als alternatief en wat zijn de specifieke eisen die aan de verschillende soorten gesteld worden om dergelijke prooien te bemachtigen. Ten derde zou in samenwerking met bijvoorbeeld visserijbiologen en oceanografen een veel doelgerichter onderzoek moeten worden opgezet naar patronen in en verbanden tussen bijvoorbeeld het voorkomen van vis (vangsten, akoestische surveys), oceanografische karakteristieken (opwelling, fronten, stratificatie, saliniteit, turbiditeit) en fouragerende zeevogels en zeezoogdieren.

Zeetrekgegevens worden in alle landen rond de Noordzee liefst op telpostniveau uitgewerkt. Op zijn best ontstaan overzichten over de trek van kust- en zeevogels in een land over een reeks van jaren, maar zelden worden de gegevens van bijvoorbeeld alle landen rondom de Noordzee gekoppeld. Ook zeevogelstrandingen worden veelal van nationale betekenis geacht en vergelijkingen tussen landen blijven dikwijls achterwege. In het begin van de jaren tachtig vonden enkele omvangrijke '*wrecks*' plaats waarbij vijf achtereenvolgende jaarklassen Zeekoeten geconfronteerd werden met een flinke extra sterfte in de winter. Er zijn verbrokkelde aanwijzingen dat deze bijzondere omstandigheden geregistreerd werden bij alle zeetrektellers rondom de Noordzee, bij de onderzoekers op het strand in alle Noordzeelanden en bij verschillende onderzoekers in broedkolonies (Camphuysen 1990a). Toch werden er geen serieuze pogingen gedaan om deze gegevens te koppelen en om zodoende de omvang van de sterfte en de effecten daarvan op de broedpopulatie in kaart te brengen. Wanneer er al getracht wordt om de gegevens te vergelijken, dan gaat het vaak om marginale aspecten, zoals een wat verhoogd aantal van de één of andere bijzondere soort die normaal niet in zulke aantallen langs de kust wordt gezien of gevonden (Sergeant 1952, Pashby & Cudworth 1969, Camphuysen & Van IJzendoorn 1988). Een uitvoerige analyse van de verplaatsingen van de 'gewone' soorten duikers, futen, zeeënden, jagers, meeuwen en sterns op een Noordzeeschaal zal ongetwijfeld tal van boeiende patronen opleveren. Gecombineerd met de gegevens die al vele jaren door de tellers van gestrande vogels worden verzameld kan hier een ontrafeling van allerlei aspecten van de trek en het overwinteren van zee- en kustvogels over een periode van meer dan dertig jaar verwacht worden. Wanneer de strandingen en de kusttrek vervolgens in verband gebracht kunnen worden met de huidige kennis van de verspreiding van zeevogels op zee, dan wordt een wezenlijke stap voorwaarts gezet op weg naar een beter begrip van


Guillemot *Uria aalge* densities
Kittiwakes *Rissa tridactyla* feeding
GUILLEMOTS (N/KM²)
BIOMASS CLUPEIDS (T/KM²)
n/km²
100
50
biomass fish
WATER DEPTH (M)
0
10
20
30
40
50
60
70
biomass fish (tonnes/km²)
none
< 1.0
1.1-2.5
2.6-5.0
5.1-10.0
>10.0

het leven van zeevogels buiten de broedtijd. Opgemerkt moet worden dat dit niet in de eerste plaats een oproep is voor nieuw veldonderzoek. Er ligt een ware goudmijn aan gegevens opgeslagen in alle landen rondom de Noordzee. Er zijn voorlopig meer gegevens dan ideeën om ze te bewerken.

Over de prooikeuze en het dieet van zeevogels buiten de broedtijd is buitengewoon weinig bekend. De schaarse studies hebben duidelijk gemaakt dat er in het algemeen sprake is van 'geprefereerd' voedsel, waarvoor dikwijls de specifieke kwaliteiten van de verschillende soorten zeevogels moeten worden aangewend (*high skill/high quality food*), en een soort van tweede keus, dat gemakkelijker te krijgen is maar minder in trek (*low skill/low quality food*). Zo zijn er aanwijzingen dat de Kleine Mantelmeeuwen van Terschelling (alweer een studie in de broedtijd) een redelijk broedsucces kennen wanneer er veel Haring of Sprot kan worden aangevoerd, terwijl de broedresultaten achterblijven wanneer het menu voor een belangrijk deel uit bij trawlers gemakkelijk verkrijgbare ondermaatse ponen en kabeljauwachtigen (Camphuysen 1995c, Spaans *et al.* 1994). Over het gebruik van visafval door deze meeuwen wordt al jaren gerapporteerd, terwijl de specifieke kwaliteiten van Kleine Mantelmeeuwen als zelfstandig vissende zeevogels nauwelijks onder de aandacht worden gebracht.

Ook van Noordse Stormvogels wordt algemeen verondersteld dat vooral het snijafval dat beschikbaar komt op vissersschepen van cruciale betekenis is geweest voor 'het succes' van de soort in deze eeuw (Fisher 1952, Hudson & Furness 1988). Uit een vluchtige inspectie van de recent bijeen gebrachte verspreidingsgegevens op zee blijkt echter, dat de verspreiding van stormvogels niet door visserij-intensiteit, maar door een aantal oceanografische

Figuur 16. Voorbeeld van de resultaten van een akoestische survey in het Doggersbank gebied gecombineerd met een vogeltelling. Geconstateerd werd een bijna lineaire toename aan dichtheden Zeekoeten bij een toenemende biomassa haringachtigen, ongeacht schoolstructuur en de diepte waarop de vis voorkwam. In contrast daarmee werden fouragerende Drieteenmeeuwen uitsluitend waargenomen op plaatsen waar haringachtigen hoog in de waterkolom zaten. Deze vogels fouragerden alleen in de onmiddellijke omgeving van Zeekoeten en profiteerden kennelijk van vis die naar de oppervlakte werd gejaagd (informatie akoestische survey A. Corten, RIVO).

Figure 16. Example of results of an acoustic survey in the Dogger Bank area combined with a bird survey. Densities of Guillemots increased with increasing biomass of clupeoids, irrespective of shoaling structure and depth at which the fish occurred. In contrast, feeding Kittiwakes were only observed in close association with feeding auks at places where fish occurred relatively near the surface. The gulls appeared to profit from fish chased towards the surface by the diving auks (information on fish abundance courtesy A. Corten, RIVO).

aspecten gekarakteriseerd kan worden, op grond waarvan verondersteld mag worden dat het afval van vissersschepen hooguit een aanvulling op het natuurlijke voedsel vormt (tabel 6; Camphuysen & Garthe *in prep.*). Over dit 'natuurlijke voedsel' (waarmee bedoeld wordt het op eigen kracht opgespoorde en gevangen voedsel) van Noordse Stormvogels tasten we evenwel grotendeels in het duister. Een betere kennis van het voedsel van zeevogels is een eerste vereiste, voordat er oorzakelijke verbanden aangetoond kunnen worden tussen de waargenomen verschijnselen (verspreiding, sterfte, wegtrek) en hun achtergronden.

Tenslotte is het nuttig om, veel meer dan tot dusverre het geval was, vogeltellingen op zee doelgericht te combineren met metingen van voedselrijkdom en oceanografische parameters. In afwachting van gedetailleerde gegevens over het voedsel van zeevogels op zee (directe bepalingen) is het heel goed mogelijk om waardevolle, indirecte informatie te verzamelen. Een belangrijke ingang daarvoor wordt gevormd door de akoestische surveys die bedoeld zijn om visbestanden op te sporen en te kwantificeren (bijvoorbeeld Edwards & McKay 1984, Forbes & Hutcheon 1984, Fréon *et al.* 1993, Gerlotto 1993, Marchal & Petitgas 1993, Petitgas 1993, Scalabrin & Massé 1993, Simard *et al.* 1993, Elliott & Kloser 1994). Het voorkomen van bepaalde dichtheden zeevogels kan dan in verband gebracht worden met het voorkomen van scholen vis of concentraties zooplankton in bepaalde waterlagen (Piersma *et al.* 1988, Ryan & Cooper 1989, Van Eerden *et al.* 1993, Hunt *et al.* 1995, Ostrand & Maniscalco 1995). Naast het simpel tellen van zeevogels moet tijdens dergelijke surveys veel nadrukkelijker gekeken worden naar het (interspecifieke) fourageergedrag van de dieren om zodoende concentraties vogels zinvol in verband te kunnen brengen met bepaalde karakteristieken onder water. Veel te vaak worden patronen van verschillende surveys vergeleken zoals die op kaartbeelden naar voren komen, soms zelfs op basis van informatie die in verschillende jaren werd verzameld. Experimenten aan boord van de RV *Tridens* in 1994 en 1995, waarbij vogeltellingen direct gekoppeld werden met akoestische informatie over het voorkomen van scholen vis, waren veelbelovend (figuur 16) en in samenwerking met Britse onderzoekers zal gestreefd worden naar een perfectionering van de methode in het veld en de analyse van het materiaal naderhand.

Bij een bespreking van de tekortkomingen van een onderzoek dreigen de verworvenheden er vaak bekaaid af te komen. Het onderzoek naar zeevogels in de Noordzee heeft natuurlijk een belangrijke vlucht genomen sinds de jaren zeventig. Er bestaat een gemeenschappelijke database en er wordt op zee gewerkt volgens gestandaardiseerde methoden (Tasker *et al.* 1984, Kom-

deur *et al.* 1992). Meer dan in menige andere discipline wordt internationale samenwerking gezocht. De Noordzee, eens een witte plek op de kaart waar het om vogels ging, is in hoog tempo 'ingekleurd' en als gevolg hiervan kunnen zeevogels ook buiten de broedtijd veel beter beschermd worden. De toekomst zal moeten uitwijzen of ook de ecologische mechanismen die de gevonden patronen aansturen, ontrafeld en in kaart gebracht kunnen worden.

DANKWOORD

NIOZ PUBLICATIE NR. 3037. Dit artikel is een verbeterde en aangepaste weergave van een op 16 november 1995 op het Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee gehouden colloquium. Mardik Leopold, Jaap van der Meer en Theunis Piersma gaven nuttig en gewaardeerd commentaar op deze voordracht.

Sinds 1987 zijn talloze vrijwilligers, al dan niet tegen betaling van een geringe onkostenvergoeding, bereid geweest om tellingen op zee te verrichten. Zeker in de beginperiode was daarbij allerminst duidelijk waartoe dit inspannende, dikwijls zeer koude en monotone werk zou leiden. Zonder de inspanning van hen zou nooit de hoeveelheid gegevens zijn verzameld die ten grondslag heeft gelegen aan de verschillende atlassen die de laatste jaren zijn verschenen. Bij het werk op zee aan boord van het onderzoeksvaartuig *Tridens* waren de veelvuldige en geanimeerde discussies met Frans van Beek, Niels Daan, Ad Corten, Henk Heessen, Gerrit van der Kamp, Arie Krijgsman (kapitein) en Adriaan Rijnsdorp een voortdurende stimulans. Mardik Leopold leverde veruit de grootste bijdrage bij de organisatie van tellingen vanaf schepen vanuit Nederland en de samenwerking met hem is altijd vruchtbaar gebleken. Henk Offringa en Chris Winter speelden een belangrijke en gewaardeerde rol bij de 'discards-projecten' in 1993 en 1994. Kenny Ensor, Arne Follestad, Bob Furness, Stefan Garthe, Ommo Hüppop, Genevieve Leaper, Henrik Skov, Mark Tasker, Andy Webb en James Williams waren inspirerende collega's binnen ESAS database en de 'discards-projecten'. Allix Brenninkmeijer, Ad Corten, Theunis Piersma, Maarten Platteeuw, Arie Spaans en Eric Stienen namen de tekst kritisch door en dank zij hun aanmerkingen konden nog aanmerkelijke verbeteringen worden aangebracht.

SUMMARY

The spatial distribution of seabirds at sea in the North Sea area has been studied systematically since the late 1970s. In the middle of the 1990s, the combined effort of ten institutions in seven countries finally led to the publication of eight atlasses on seabird distribution. Some 80 seabirds and coastal birds frequently occur within the North Sea, over 60 of which are common and 40 are breeding birds (table 1). Both diversity and total numbers of seabirds were found to peak in autumn (c. 8-9 million individuals). Distribution patterns and total numbers of seabirds in the North Sea were used for some gross generalisations, from which total fish consumption of North Sea seabirds was assessed. The annual consumption of c. 600 000 tonnes of fish, including c. 200 000 tonnes of sandeel, estimated for the 18 most abundant seabirds in the North Sea is compared to the c. 6 600 000 tonnes consumed by predatory fish (table 4; Anon. 1994). On the basis of the same data, six areas of high international importance were identified on the basis of their conservation value (figure 8, table 5; Skov et al. *1995).*

Now that spatial distribution patterns and total numbers of seabirds at sea are much better known, the lack of information on aspects underlying these patterns is even more obvious than before. Feeding strategies of seabirds at sea, particularly outside the breeding season, are very poorly known and specific information on seabird diets is lacking in many cases. The paper reviews the work that has been conducted since the late 1970s and offers suggestions for further, co-operative studies in the North Sea which should lead to a better understanding of distribution patterns and relationships between feeding seabirds and other top-predators at sea. Important steps in a better knowledge of seabirds at sea should be (1) the integration of information collected in colonies (recruitment, total numbers), from the coast (seawatching; migration

patterns, trends in wintering numbers), on the beach (beached bird surveys; mortality patterns, wrecks) and at sea (distribution patterns, total numbers), (2) more detailed studies of diets and prey selection at sea outside the breeding season, and (3) ship-based surveys during which seabird numbers, seabird feeding behaviour, associations between seabirds and marine mammals, fish abundance (acoustic surveys, catches) and oceanographic parameters (e.g. depth, salinity, temperature, stratification, turbidity, fronts, upwelling) are collected simultaneously.

REFERENTIES

Ainley D.G., Fraser W.R. & Ribic C.A. 1987. AMERIEZ 1986: Oceanic factors affecting the occurence of seabirds in the Scotia and Weddell Seas. Antarctic Journal U.S. 22: 172- 173.

Ainley D.G., Spear L.B. & Allen S.G. 1995. Seasonal and spatial variation in the diet of Cassin's Auklet reveals occurrence patterns of coastal Euphausiids off California. Abstracts of the Joint Conference of the Colonial Waterbird Society and the Pacific Seabird Group, 8-12 November 1995: 30. Victoria, B.C.

Anonymous 1989. Report of the Industrial Fisheries working Group. ICES C.M. 1989/Ass: 13.

Anonymous 1994. Report of the study group on seabird/fish interactions. ICES C.M. 1994/L 3.

Anonymous 1995. An atlas of seabird distribution in North-west European waters - Electronic version 2.1. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough.

Ash J.S. 1969. Black Terns feeding around surfacing fish and dolphins. Seabird Rep. 1969: 48.

Ashmole N.P. 1971. Sea bird ecology and the marine environment. In: Farner D.S. & King J.R. (eds). Avian Biology, 1: 223-286. Academic Press, London/New York.

Au D.W.K. & Pitman R.L. 1986. Seabird interactions with dolphins and tuna in eastern tropical Pacific. Condor 88: 304-317.

Baltz D.M. & Morejohn G.V. 1977. Food habits and niche overlap of seabirds wintering on Monterey Bay, California. Auk 94: 526-543.

Baptist H.J.M. & Wolf P.A. 1993. Atlas van de vogels van het Nederlands Continentaal Plat. Rapport DGW-93.013, Dienst Getijdewateren, Rijkswaterstaat, Middelburg.

Birt-Friesen V.L. Montevecchi W.A. Cairns D.K. & Macko S.A. 1989. Activity-specific metabolic rates of free-living Northern Gannets and other seabirds. Ecology 70: 357-367.

Blake B.F. 1983. A comparative study of the diet of auks killed during an oil incident in the Skagerrak in January 1981. J.Zool., London 201: 1-12.

Blake B.F. 1984. Diet and fish stock availability as possible factors in the mass death of auks in the North Sea. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 76: 89-103.

Blake B.F., Dixon T.J., Jones P.H. & Tasker M.L. 1985. Seasonal changes in the feeding ecology of Guillemots (*Uria aalge*) off North and East Scotland. Est., Coastal & Shelf Sc. 20: 559-568.

Boddington D. 1959. Feeding behaviour of Gannets and Great Black-backed Gull with Mackerel shoals. Brit. Birds 52: 383-384.

Bond S.I. 1971. Red Phalarope mortality in southern California. Calif. Birds 2: 97.

Boyd H. 1954. The 'wreck' of Leach's Petrels in the autumn of 1952. Brit. Birds 47: 137-163.

Bradstreet M.S.W. 1977. The pelagic, summer, feeding ecology of northern Fulmars in Lancaster Sound. *In:* Anonymous 1978. The Changing Seabird Populations of the North Atlantic. Abstr. pap. Conf. Aberdeen Univ., March 1977, Ibis 120: 102-136.

Bradstreet M.S.W. & Brown R.G.B. 1985. Feeding Ecology of the Atlantic Alcidae. *In:* Nettleship D.N. & T.R. Birkhead (eds). The Atlantic Alcidae: 264-318. Academic Press, London/ New York.

Brown R.G.B. 1988. Zooplankton patchiness and seabird distributions. *In:* Ouellet H. (ed.). Acta XIX Congressus Intern. Ornith., Ottawa 1986, vol 1. Proc. Int. Orn. Congr. 19: 1001-1016.

Bruce A.J. 1952. Gannets associating with Basking Sharks and making shallow dives. Brit. Birds 45: 420-421.

Bryant D.M. & Furness R.W. 1995. Basal metabolic rates of North Atlantic seabirds. Ibis 137: 219-226.

Cairns D.K., Montevecchi W.A., Birt-Friesen V.L. & Macko S.A. 1990. Energy expenditure, activity budgets, and prey harvest of breeding Common Murres. *In:* Sealy S.G. (ed.). Auks At Sea. Studies in Avian Biology No. 14: 84-92.

Camphuysen C.J. 1990a. Fish stocks, fisheries and seabirds in the North Sea. Techn. Rapport Vogelbescherming nr. 5, Vogelbescherming Nederland, Zeist.
Camphuysen C.J. 1990b. Dieet, leeftijd en geslacht van de Zeekoet *Uria aalge* in de Nederlandse Noordzee in het voorjaar. Sula 4: 41-53.
Camphuysen C.J. 1993. Birds and (marine) mammals in Svalbard, 1985-1991. Sula 7 (special issue): 3-44.
Camphuysen C.J. 1995a. Kittiwakes *Rissa tridactyla* in the North Sea: pelagic ecology, fisheries relationships and feeding strategies. Abstracts NOU/ESAS symposium Seabirds at sea in the North Sea, Texel, 8 October 1994. Limosa 68: 123.
Camphuysen C.J. 1995b. Voedsel van Zeekoeten *Uria aalge* voor de Zeeuwse kust, december 1991. Sula 9: 164-166.
Camphuysen C.J. 1995c. Herring Gull *Larus argentatus* and Lesser Black-backed Gulls *Larus fuscus* feeding at fishing vessels in the breeding season: competitive scavenging versus efficient flying. Ardea 83: 365-380.
Camphuysen C.J., Calvo B., Durinck J., Ensor K., Follestad A., Furness R.W., Garthe S., Leaper G., Skov H., Tasker M.L. & Winter C.J.N. 1995a. Consumption of discards by seabirds in the North Sea. Final report to the European Comm., study contr. BIOECO/93/10, NIOZ-Report 1995-5, Netherlands Institute for Sea Research, Texel.
Camphuysen C.J. & Dijk J. van 1983. Zee- en kustvogels langs de Nederlandse kust, 1974-79. Limosa 56: 81-230.
Camphuysen C.J., Ensor K., Furness R.W., Garthe S., Hüppop O., Leaper G., Offringa H. & Tasker M.L. 1993. Seabirds feeding on discards in winter in the North Sea. Final report to the European Comm., study contr. 92/3505, NIOZ-Report 1993-8, Netherlands Institute for Sea Research, Texel.
Camphuysen C.J. & Garthe S. *in prep.* Fulmars *Fulmarus glacialis* as scavengers at fishing vessels in the North Sea: is fishery waste really that important? Manuscript.
Camphuysen C.J., Heessen H.J.L. & Winter C.J.N. 1995b. Distant feeding and associations with cetaceans of Gannets *Morus bassanus* from the Bass Rock in May 1994. Seabird 17: 36-43.
Camphuysen C.J. & IJzendoorn E.J. van 1988. Influx of Pomarine Skua in northwestern Europe in autumn 1985. Dutch Birding 10: 66-70.
Camphuysen C.J. & Keijl G.O. 1994. Leeftijd, geslacht, conditie en voedsel van Zeekoeten *Uria aalge* betrokken bij de massastranding op de Hollandse kust, november 1990. Sula 8: 257-268.
Camphuysen C.J. & Leopold M.F. 1994. Atlas of seabirds in the southern North Sea. IBN Research report 94/6, NIOZ-Report 1994-8, Institute for Forestry and Nature Research, Netherlands Institute for Sea Research and Dutch Seabird Group, Texel.
Carter I.C., Williams J.M., Webb, A. & Tasker M.L. 1993. Seabird concentrations in the North Sea: an atlas of vulnerability to surface pollutants. Joint Nature Conservation Committee, Aberdeen.
Clark C.W. & Levy D.A. 1988. Diel vertical migration by juvenile sockeye salmon and the antipredation window. Am. Nat. 131: 272-290.
Cramp S. (ed.) 1985. The Birds of the Western Palearctic, 4. Oxford Univ. Press, Oxford.
Cramp S. & Simmons K.E.L. (eds) 1977. The Birds of the Western Palearctic, 1. Oxford Univ. Press, Oxford.
Cramp S. & Simmons K.E.L. (eds) 1983. The Birds of the Western Palearctic, 3. Oxford Univ. Press, Oxford.
Crawford R.J.M. & Dyer B.M. 1995. Responses by four seabird species to a fluctuating availability of Cape Anchovy *Engraulis capensis* off South Africa. Ibis 137: 329-339.
Crockett D.E. & Reed S.M. 1976. Phenomenal Antarctic Fulmar wreck. Notornis 23: 250-252.
Croxall J.P., Everson I., Kooyman G.L., Rickets C. & Davis R.W. 1985. Fur seal diving behaviour in relation to vertical distribution of krill. J. of Anim. Ecol. 54: 1-8.
Dietrich G. 1957. Allgemeine Meereskunde. Gebr. Borntraeger, Berlin.
Digby P.S.B. 1961. The vertical distribution and movements of marine plankton under midnight-sun conditions in Spitsbergen. J. Anim. Ecol. 30: 9-25.
Durinck J. & Lausten M. 1990. Effekt af observationindsats på beskrivelsen af havfugles træk, Blåvandshuk 1978-1988. Pelagicus 5: 8-16.

Durinck J., Skov H. & Danielsen F. 1991. Fødevalg hos overvintrende Lomvier *Uria aalge* i Skagerrak. Dansk Orn. Foren. Tidsskr. 85: 145-150.
Edwards J.I. & McKay D.W. 1984. Sprat acoustic surveys. Scott. Fish. Bull. 48: 36-40.
Eerden M.R. van, Piersma T. & Lindeboom R. 1993. Competitive food exploitation of Smelt *Osmerus eperlangus* by Great Crested Grebes *Podiceps cristatus* and Perch *Perca fluviatilis* at Lake IJsselmeer, The Netherlands. Oecologia 93: 463-474.
Eerden M.R. van & Voslamber B. 1995. Mass fishing by Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* at Lake IJsselmeer, The Netherlands: a recent and successful adaptation to a turbid environment. Ardea 83: 199-212.
Elliott N.G. & Kloser R.J. 1994. Comparison of acoustic and trawl results of the 1989 CSIRO Deepwater survey in Southeastern Australian waters. Report 216, CSIRO Marine Laboratories, Hobart, Tasmania.
Eriksson M.O.G. 1994. Susceptibility of freshwater acidification by two species of loon: Red-throated Loon *Gavia stellata* and Arctic Loon *Gavia arctica* in south-west Sweden. Hydrobiologia 279/280: 439-444.
Eriksson M.O.G. & Sundberg P. 1991. The choice of fishing lakes by the Red-throated Diver *Gavia stellata* and Black-throated Diver *G. arctica* during the breeding season in south-west Sweden. Bird Study 38: 135-144.
Erikstad K.E. 1990. Winter diets of four seabird species in the Barents Sea after a crash in the capelin stock. Polar Biol. 10: 619-627.
Evans C. 1989. Little Gull associating with auks in winter. Brit. Birds 82: 373.
Evans P.G.H. 1982. Associations between seabirds and cetaceans: a review. Mammal Rev. 12: 187-206.
Fisher J. 1952. The Fulmar. Collins New Naturalist Series, Facsimile 1984, Collins, London.
Follestad A. 1990. The pelagic distribution of Little Auk *Alle alle* in relation to a frontal system off central Norway, March/April 1988. Polar Res. 8: 23-28.
Forbes S.T. & Hutcheon J.R. 1984. Acoustic surveys for Blue Whiting. Scott. Fish. Bull. 48: 40-42.
Fowler J.A. & Dye A.P. 1987. Sandeels *Ammodytes marinus* in the diet of the Fulmar *Fulmarus glacialis* in Shetland, Scotland. Seabird 10: 71-74.
Fréon P., Soria M., Mullon C. & Gerlotto F. 1993. Diurnal variation in fish density estimate during acoustic surveys in relation to spatial distribution and avoidance reaction. Aquat. Liv. res. 6: 221-234.
Furness R.W. 1982. Population, breeding biology and diets of seabirds on Foula in 1980. Seabird 6: 5-12.
Furness R.W. 1990. A preliminary assessment of the quantities of Shetland sandeels taken by seabirds, seals, predatory fish and the industrial fishery in 1981-83. Ibis 132: 205-217.
Furness R.W. 1994. Gizzard contents of seabirds collected after the Braer oil spill. Seabird Group Newsl. 67: 5-6.
Furness R.W. & Todd C.M. 1984. Diets and feeding of Fulmars *Fulmarus glacialis* during the breeding season: a comparison between St Kilda and Shetland colonies. Ibis 126: 379-387.
Galbraith H. 1983. The diet and feeding ecology of breeding Kittiwakes *Rissa tridactyla*. Bird Study 30: 109-120.
Garthe S. & Hüppop O. 1995. The distribution of Fulmars *Fulmarus glacialis* in the German Bight: do fisheries or hydrography explain the pattern? Abstracts NOU/ESAS symposium Seabirds at sea in the North Sea, Texel, 8 October 1994. Limosa 68: 123-124.
Gee A. de, Baars M.A. & Veer H.W. van der 1991. De Ecologie van het Friese Front. NIOZ-Report 1991-2, Netherlands Institute for Sea Research, Texel.
Geertsma M. 1992. Dieet van de Zeekoet *Uria aalge* op het Friese Front in het najaar van 1989; een vergelijkend voedselonderzoek. Doctoraalverslag Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, Texel en Rijksuniversiteit, Groningen.
Gerlotto F. 1993. Identification and spatial stratification of tropical fish concentrations using acoustic populations. Aquat. Liv. res. 6: 243-254.
Hamer K.C., Monaghan P., Uttley J.D., Walton P. & Burns M.D. 1993. The influence of food supply on the breeding ecology of Kittiwakes *Rissa tridactyla* in Shetland. Ibis 135: 255-263.
Haney J.C. 1986a. Seabird affinities for Gulf Stream frontal eddies: Responses of mobile marine

consumers to episodic upwelling. J. Mar. Res. 44: 361-384.
Haney J.C. 1986b. Seabird segregation at gulf stream frontal eddies. Mar. Ecol. Progr. Ser. 28: 279-285.
Haney J.C. 1991. Influence of pycnocline topography and water-column structure on marine distributions of alcids (Aves: Alcidae) in Anadyr Strait, Northern Bering Sea, Alaska. Mar. Biol. 110: 419-435.
Haney J.C. & McGillivary A. 1985. Aggregations of Cory's Shearwaters (*Calonectris diomedea*) at Gulf Stream fronts. Wilson Bull. 97: 191-200.
Harris M.P. 1970. Differences in the diet of British auks. Ibis 112: 540-541.
Harris M.P. 1989. Isle of May seabird studies 1989. NCC Chief Sc. Dir. comm. res. report no. 989, Nature Conservancy Council, Aberdeen.
Harris M.P. & Wanless S. 1985. Fish fed to young Guillemots, *Uria aalge*, and used in display on the Isle of May, Scotland. J.Zool., Lond. (A) 207: 441-458.
Harris M.P. & Wanless S. 1986. The food of young Razorbills on the Isle of May and a comparison with that of young Guillemots and Puffins. Orn. Scand. 17: 41-46.
Harris M.P. & Wanless S. 1988. The breeding biology of Guillemots *Uria aalge* on the Isle of May over a six year period. Ibis 130: 172-192.
Harris M.P. & Wanless S. 1990. Breeding success of British kittiwakes *Rissa tridactyla* in 1986-88: evidence for changing conditions in the northern North Sea. J. appl. Ecol. 27: 172-187.
Harrison N.M. 1984. Predation on jellyfish and their associates by seabirds. Limnol. Oceanogr. 29: 1335-1337.
Harrison N.M., Hunt G.L. & Cooney R.T. 1990. Front affecting the distribution of seabirds in the northern Bering Sea. Pol. Res. 8: 29-31.
Harrison N.M., Webb A. & Leaper G.M. 1994. Patterns in seabird distribution west of Scotland. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems 4: 21-30.
Harvey P.V., Harris M.P., Osborn K., Riddiford N. & Silcocks A.F. 1990. The breeding success and diet of Fair Isle's seabirds in 1986-1989. Fair Isle Bird Obs. Rep. No. 42: 47-54.
Heubeck M. (ed.) 1989. Seabirds and sandeels: proceedings of a seminar held in Lerwick, Shetland, 15-16th October 1988. Shetland Bird Club, Lerwick.
Hudson A.V. & Furness R.W. 1988. Utilization of discarded fish by scavenging seabirds behind white fish trawlers in Shetland. J. Zool., Lond. 215: 151-166.
Hunt G.L. Jr. 1991. Occurrence of polar seabirds at sea in relation to prey concentrations and oceanographic factors. Polar Res. 10: 553-559.
Hunt G.L. Jr., Harrison N.M., Hamner W.M. & Obst B.S. 1988. Observations of a mixed-species flock of birds foraging on Euphausiids near St. Matthew Island, Bering Sea. Auk 105: 345-349.
Hunt Jr G.L., Russell R.W., Coyle K.O. & Weingartner T. 1995. Foraging ecology of planktivorous auklets in an Aleutian islands' pass. Abstracts of the Joint Conference of the Colonial Waterbird Society and the Pacific Seabird Group, 8-12 November 1995: 58-59. Victoria, B.C.
Jury J.A. 1988. Deep-diving auk: Razorbill at 140 metres. *In:* Anderson A. (ed.). North Sea Bird Club Report for 1986: 54. NSBC, Aberdeen.
Joiris C. 1978. Seabirds recorded in the northern North Sea in July: the ecological implications of their distribution. Gerfaut 68: 419-440.
Joiris C. 1983. Winter distribution of seabirds in the North Sea: an oceanological interpretation. Gerfaut 73: 107-123.
Kennedy P. & Paterson A.M. 1983. Apparent feeding association between gannet and Cory's shearwater. Brit. Birds 76: 573.
Kiørboe T. & Johansen K. 1986. Studies of a larval herring (*Clupea harengus* L.) patch in the Buchan area, IV. Zooplankton distribution and primary productivity in relation to hydrographic features. Dana 6 (special issue): 37-51.
Kirkham I.R., McLaren P.L. & Montevecchi W.A. 1985. The food habits and distribution of Northern Gannets, *Morus bassanus*, off eastern Newfoundland and Labrador. Can. J. Zool. 63: 181-188.
Komdeur J., Bertelsen J. & Cracknell G. (eds) 1992. Manual for Aeroplane and Ship Surveys of

Waterfowl and Seabirds. IWRB Special Publ. No. 19, National Environmental Research Institute, Kalø.
Leopold M.F. & Camphuysen C.J. 1992. Olievogels op het Texelse strand, februari 1992. NIOZ-Report 1992-5, Netherlands Institute for Sea Research, Texel, 29 pp.
Leopold M.F. & Platteeuw M. 1987. Talrijk voorkomen van Jan van Genten *Sula bassana* bij Texel in de herfst: reactie op lokale voedselsituatie. Limosa 60: 105-110.
Leopold M.F., Wolf P.A. & Hüppop O. 1992. Food of young and colony-attendance of adult guillemots *Uria aalge* on Helgoland. Helgol. Meeresunters. 46: 237-249.
Marchal E. & Petitgas P. 1993. Precision of acoustic fish abundance estimates: separating the number of schools from the biomass in the schools. Aquat. Liv. res. 6: 211-219.
Martin A.R. 1989. The diet of Atlantic Puffin Fratercula arctica and Northern Gannet Sula bassana chicks at a Shetland colony during a period of changing prey availability. Bird Study 36: 170-180.
Monaghan P., Uttley J.D., Walton P., Wanless S., Hamer K. & Burns M.D. 1992. The influence of changes in sandeel availability on breeding seabirds. *In:* Tasker M.L. (ed). Proc. Seabird Group Conference 'European Seabirds', Glasgow 27-29 March 1992: 17-18.
Monaghan P., Walton P., Wanless S., Uttley J.D. & Burns M.D. 1994. Effects of prey abundance on the foraging behaviour, diving efficiency and time allocation of breeding Guillemots *Uria aalge*. Ibis 136: 214-222.
Montevecchi W.A. 1986. What Northern Gannet chicks can tell fisherman about fishing conditions in Newfoundland, Canada. Abstracts XVIII Int. orn. Congr. Ottawa, 22-29 June 1986.
Montevecchi W.A., Birt V.L. & Cairns D.K. 1988. Dietary changes of seabirds associated with local fisheries failures. Biol. Ocean. 5: 153-161.
Nelson J.B. 1966. The breeding biology of the Gannet *Sula bassana* on the Bass Rock, Scotland. Ibis 108: 584-626.
Nettleship D.N. & Birkhead T.R. 1985. The Atlantic Alcidae. Academic Press, London.
Noer H. & Sørensen B.M. 1974. Forekomsten af stormfugle Procellariae, Thorshane *Phalaropus fulicarius* og Sabinemåge *Xema sabini* ved Blåvandshuk 1963-1971. Dansk Orn. Foren. Tidsskr. 68: 15-24.
O'Connor R.J. 1974. Feeding behaviour of the Kittiwake. Bird Study 21: 185-192.
Offringa H., Seys J., Bossche W. van den & Meire P. 1995. Seabirds on the Channel doormat. Rapp. IN 95.12, Instituut voor Natuurbehoud, Hasselt.
Ohman M.D. 1990. The demographic benefits of diel vertical migration by zooplankton. Ecol. Monogr. 60: 257-281.
Oka N. & Maruyama N. 1986. Mass mortality of Short-tailed Shearwaters along the Japanese coast. Tori Bull. Ornithol. Soc. Jpn. 34: 97-104.
Okill D. 1989. Breeding success of Shetland's seabirds: Red-throated Diver, Fulmar, Gannet, Cormorant and Shag. *In:* Heubeck M. (ed.). Seabirds and sandeels: Proc. Seminar Lerwick, Shetland, 15-16 Oct 1988. Shetland Bird Club, Lerwick.
Ostrand W.D. & Maniscalco J.M. 1995. Seabird/forage fish interactions in Prince William Sound: preliminary results. Abstracts of the Joint Conference of the Colonial Waterbird Society and the Pacific Seabird Group, 8-12 November 1995: 73. Victoria, B.C.
Pashby B.S. & Cudworth J. 1969. The Fulmar 'wreck' of 1962. Brit. Birds 62: 97-109.
Pearson T.H. 1968. The feeding biology of sea-bird species breeding on the Farne Islands, Northumberland. J. Anim. Ecol. 37: 521-552.
Perry P. 1987. Gulls feeding near humpback whale. Brit. Birds 80: 575-576.
Petitgas P. 1993. Use of a disjunctive kriging to model areas of high pelagic fish density in acoustic fisheries surveys. Aquat. Liv. res. 6: 201-209.
Pierotti R. 1988a. Associations between marine birds and mammals in the Northwest Atlantic Ocean. *In:* Burger J. (ed.). Seabirds & Other Marine Vertebrates: Competition, Predation and Other Interactions: 31-58. Columbia Univ. Press, New York.
Pierotti R. 1988b. Interactions between gulls and Otariid Pinnipeds: Competition, commensalism, and cooperation. *In:* Burger J. (ed.). Seabirds & Other Marine Vertebrates: Competition, Predation and Other Interactions: 213-239. Columbia Univ. Press, New York.
Piatt J.F. & Nettleship D.N. 1985. Diving depths of four alcids. Auk 102: 293-297.
Piersma T., Lindeboom R. & Eerden M.R. van 1988. Foraging rhythm of great crested grebes *Podiceps cristatus* adjusted to diel variations in the vertical distribution of their prey

Osmerus eperlangus in a shallow eutrophic lake in The Netherlands. Oecologia 76: 481-486.
Pingree R.D. & Griffiths D.K. 1978. Tidal fronts on the shelf seas around the British Isles. J. Geoph. Res. 83 C9: 4615-4622.
Platteeuw M., Ham N.F. van der & Ouden J.E. den 1994. Zeetrektellingen in Nederland in de jaren tachtig. Sula 8: 1-203.
Prüter J. 1989. Phänologie und Ernährungsökologie der Dreizehnmöwen (*Rissa tridactyla*) - Brutpopulation auf Helgoland. Ökol. Vögel 11: 189-200.
Ryan P.G,. Avery G., Rose B., Ross G.J.B., Sinclair J.C. & Vernon C.J. 1989. The southern ocean seabird irruption to South African waters during winter 1984. Cormorant 17: 41-55.
Ryan P.G. & Cooper J. 1989. The distribution and abundance of aerial seabirds in relation to Antarctic krill in the Prydz Bay region, Antarctica, during late summer. Polar Biol. 10: 199-209.
Salomonsen F. 1965. The geographical variation of the Fulmar (*Fulmarus glacialis*) and the zones of marine environment in the North Atlantic. Auk 82: 327-355.
Scalabrin C. & Massé J. 1993. Acoustic detection of the spatial and temporal distribution of fish shoals in the Bay of Biscay. Aquat. Liv. res. 6: 269-283.
Schneider D. 1982. Fronts and seabird aggregations in the south eastern Bering Sea. Mar. Ecol. Progr. Ser. 10: 101-103.
Schneider D.C. 1990. Seabirds and fronts: a brief overview. Pol. Res. 8: 17-21.
Schneider D.C., Duffy D.C. & Hunt G.L. 1988. Cross-shelf gradients in the abundance of pelagic birds. *In:* Ouellet H. (ed.). Acta XIX Congressus Intern. Ornith., Ottawa 1986, vol I. Ottawa Univ. Press, pp 976-981.
Scott R.E. 1972. Little Gulls associating with feeding Razorbills. Brit. Birds 65: 259.
Sergeant D.E. 1952. Little Auks in Britain, 1948-1951. Brit. Birds 45: 122-131.
Simard Y., Marcotte D. & Bourgault G. 1993. Exploration of geostatical methods for mapping and estimating acoustic biomass of pelagic fish in the Gulf of St. Lawrence: size of echointegration unit and auxialiary environmental variables. Aquat. Liv. res. 6: 185-199.
Skov H. & Durinck J. 1995. Associations between the distribution of Fulmars *Fulmarus glacialis*, Little Auks *Alle alle* and surface hydrography in the North Sea. Abstracts NOU/ESAS symposium Seabirds at sea in the North Sea, Texel, 8 October 1994. Limosa 68: 124.
Skov H., Durinck J., Danielsen F. & Bloch D. 1991. Patterns of co-occurrence of cetaceans and seabirds in the north east Atlantic. ICES C.M. 1991/N:21.
Skov H., Durinck J., Leopold M.F. & Tasker M.L. 1995. Important bird areas for seabirds in the North Sea, including the Channel and the Kattegat. Birdlife International, Cambridge.
Snijder D.E. 1960. Dovekie flights and wrecks. Bull. Mass. Audubon Soc. 44: 117-121.
Spaans A.L., Bukacińska M., Bukaciński D. & Swelm N.D. van 1994. The relationship between food supply, reproductive parameters and population dynamics in Dutch Lesser Black-backed Gulls *Larus fuscus*: a pilot study. IBN Res. Rep. 94/9, Institute for Forestry and Nature Research, Wageningen.
Stone C.J., Webb A., Barton C., Ratcliffe N., Reed T.C., Tasker M.L., Camphuysen C.J. & Pienkowski M.W. 1995. An atlas of seabird distribution in north-west European waters. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough.
Stott F.C. 1936. The marine foods of birds in an inland fjord region in West-Spitsbergen. Part 1. Plankton and Shore Benthos. J. Anim. Ecol. 5: 356-369.
Swann R.L., Harris M.P. & Aiton D.G. 1991. The diet of some young seabirds on Canna, 1981-90. Seabird 13: 54-58.
Tasker M.L., Jones P.H., Dixon T.J. & Blake B.F. 1984. Counting seabirds at sea from ships: a review of methods employed and a suggestion for a standardized approach. Auk 101: 567-577.
Tasker M.L. & Pienkowski M.W. 1987. Vulnerable concentrations of birds in the North Sea. Nature Consery. Council, Peterborough.
Temme M. 1989. Über das Vorkommen von See- und Hochseevogelarten vor der Insel Norderney nach Planbeobachtungen. Vogelk. Ber. Nieders. 21: 54-63.
Underwood L.A. & Stowe T.J. 1984. Massive wreck of seabirds in eastern Britain, 1983. Bird Study 31: 79-88.
Uttley J.D., Walton P., Monaghan P. & Austin G. 1994. The effects of food abundance on

breeding performance and adult time budgets of Guillemots *Uria aalge*. Ibis 136: 205-213.
Vader W., Anker-Nilssen T., Bakken V., Barrett R. & Strann K.B. 1989. Regional and temporal differences in breeding success and population development of fisheating seabirds in Norway after collapses of herring and capelin stocks. Trans. 19th IUGB Congress, Trondheim 1989: 143-150.
Vauk G. & Jokele I. 1975. Vorkommen, Herkunft und Winternahrung Helgoländer Dreizehnmöwen (*Rissa tridactyla*). Veröff. Inst. Meeresf. Bremerhaven 15: 69-77.
Vauk-Hentzelt E. & Bachmann L. 1983. Zur Ernährung nestjungen Dreizehnmöwen (*Rissa tridactyla*) aus der Kolonie des Helgoländer Lummenfelsens. Seevögel 4(3): 42-45.
Wanless S. 1984. The growth and food of young Gannets *Sula bassana* on Ailsa Graig. Seabird 7: 62-70.
Webb A., Stronach A., Tasker M.L., Stone C.J. & Pienkowski M.W. 1995. Seabird concentrations around south and west Britain - an atlas of vulnerability to oil and other surface pollutants. Joint Nature Conservation Committee, Aberdeen, 38pp.
Williams J.M., Tasker M.L., Carter I.C. & Webb A. 1995. A method of assessing seabird vulnerability to surface pollutants. Ibis 137: S147-S152.
Wolf P.A. 1988. Rosse Franjepoot *Phalaropus fulicarius* geassocieerd met Drieteenmeeuw *Rissa tridactyla*. Sula 2: 19-20. □