

Redactie:

Dr. H. M. DEKHUIJZEN (secretaris, p/a, C.P.O. Postbus 52, Wageningen)

Mr. J. H. KLATTE, Prof. Dr. K. H. VOOUS en Dr. W. J. WOLFF

ENKELE GEGEVENS OVER DE BROEDBIOLOGIE VAN DE ZILVERMEEUW *LARUS ARGENTATUS* OP TERSCHELLING

Some data on the breeding biology of the Herring Gull *Larus argentatus* on the Dutch Frisian Island of Terschelling

MARIANNE J. SPAANS en A. L. SPAANS

INLEIDING

Gedurende de twintigste eeuw is de Zilvermeeuw *Larus argentatus* Pont. over zijn gehele noordatlantische verspreidingsgebied aanzienlijk in aantal toegenomen (Voous 1960). Aanvankelijk werd deze toename met vreugde begroet, maar toen de soort zich ontpopte als een geduchte rover van eieren en jonge vogels kwam men spoedig tot andere gedachten. De vrees, dat door deze gewoonte de toename van de Zilvermeeuwen voor andere soorten kustvogels desastreuze gevolgen zou kunnen hebben, leidde zowel in Nederland als elders tot het nemen van intensieve beperkingsmaatregelen tegen deze meeuwen, zoals het rapen, schudden, prikken en in olie dompelen van de eieren, alsmede het schieten en vergiften van de volwassen vogels.

Het geringe effect van de bestrijding en de toename van het inzicht in de wijze waarop de aantallen in populaties van in het wild levende vogels worden gereguleerd, leidden er toe dat in ons land in het midden van de zestiger jaren na bijna 30 jaar aan de intensieve bestrijding een einde kwam. Intussen had de gedachte, dat voor een optimaal beheer een grondiger kennis omtrent de grootte van de nataliteit, mortaliteit en migratie, alsmede van de voedselbiologie noodzakelijk was, steeds meer veld gewonnen. Om deze reden werd reeds in de vijftiger jaren door het Staatsbosbeheer begonnen met een uitgebreid ringonderzoek (Braaksma 1967) en in de zestiger jaren op instigatie van het Rijksinstituut voor Veldbiologisch Onderzoek ten behoeve van het Natuurbehoud (thans Rijksinstituut voor Natuurbeheer) een studie gemaakt van de voedselbiologie (Spaans 1971). Op verzoek van het RIVON startte J. J. C. Tanis in 1962-1964 op Terschelling met een onderzoek naar het reproductiesucces. Dit onderzoek werd van 1966 tot en met 1969 door ons voortgezet en uitgebreid. De resultaten van ons onderzoek zijn in dit artikel samengevat.

De bijdrage aan het onderzoek van de tweede auteur was mogelijk door een subsidie van de Nederlandse organisatie voor zuiver-wetenschappelijk onderzoek (ZWO). Voor de toestemming om dit onderzoek in het afgesloten

gedeelte van de Boschplaat te mogen doen, willen wij het Staatsbosbeheer gaarne bedanken. Onze dank gaat uit naar Ir. J. Vlieger en de technisch ambtenaar H. J. van Petersen voor hun medewerking, alsmede naar de vogelwachters H. Huising, W. Schaap, J. Vis en B. en C. Zorgdrager voor de gastvrijheid die wij in het veld van hen hebben ondervonden.

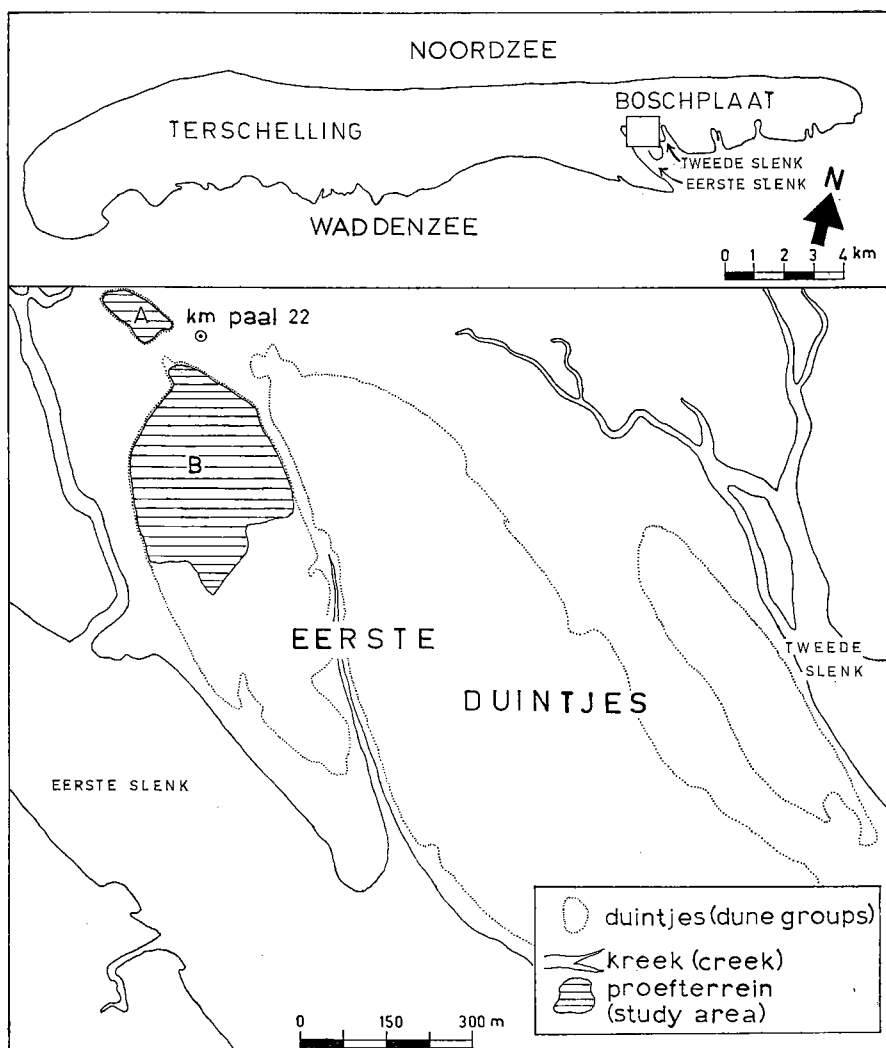


Fig. 1. Ligging van het terrein van onderzoek.
Fig. 1. Situation of the study area.

METHODE

1. Terrein van onderzoek

Het onderzoek werd verricht op het westelijke duincomplex van de Eerste Duintjes op de Boschplaat te Terschelling (Fig. 1). De grootte van het proefterrein (A en B in Fig. 1) bedroeg ruim 6,5 ha. Dit gebied bestond uit lage duintjes, die voornamelijk begroeid waren met Helm *Ammophila arenaria* en Duindoorn *Hippophaë rhamnoides* met hier en daar wat opslag van Vlier *Sambucus nigra* en Bitterzoet *Solanum dulcamara* en die werden afgewisseld met kleinere en grotere grasvlakten. Het terrein was tijdens het onderzoek rijk aan konijneholten, die samen met de dichte duindoornbosjes bij onraad een veel gebruikte schuilplaats voor de jongen vormden. Het proefterrein was aan drie zijden omgeven door een kweldervegetatie, die aan de west- en oostzijde werd begrensd door uitlopers van de Eerste Slenk. In de Eerste Slenk en omgeving hielden zich in juli en augustus gedurende kortere of langere tijd veel vliegvlugge jongen uit het proefterrein op.

2. Werkwijze

In 1966 werden tussen 17 en 24 mei (dit is rond het hoogtepunt van de leg) in terrein A en B aselekt 150 nesten met eieren voor het onderzoek uitgezocht. In 1967-1969 werden alle legfels die in de loop van het seizoen in dit gebied werden gevonden in het onderzoek betrokken.

Het gebied werd in 1966 van half mei tot in de tweede helft van juli, in 1967-1969 van eind april (dit is voordat de eerste eieren waren gelegd) tot ver in augustus (wanneer de laatste jongen het vliegvlugge stadium hebben bereikt) vrijwel dagelijks gecontroleerd. In 1967-1969 werd ieder deel van het proefterrein gedurende het legseizoen¹⁾ (eind april-begin juni) eenmaal in de twee dagen op nieuwe legfels afgezocht. Zolang een legfel nog niet voltallig was, werd het nest dagelijks gecontroleerd. Tijdens de broedperiode werd het legfel slechts enkele malen en dan nog onregelmatig gecontroleerd. Gedurende de periode dat de eieren uitkwamen, werd het nest twee keer op een dag gecontroleerd. Door deze werkmethode zijn van de meeste nesten zowel de data, waarop de eieren zijn gelegd, als de data, waarop de jongen zijn geboren, vrij nauwkeurig bekend of te berekenen²⁾ (sommige legfels werden pas gevonden toen zij reeds 2 of 3 eieren bevatten).

Ten behoeve van het voedselonderzoek van de tweede auteur werden in 1966 en 1967 van een aantal 2- en 3-legfels aselekt 1 resp. 2 eieren geschud of geprikt. In 1968 werden de experimentele broedsels verkregen door 1 resp.

¹⁾ In dit artikel zijn de termen leg- en broedperiode gebruikt voor individuele vogels, de termen leg- en broedseizoen voor groepen vogels.

²⁾ De eieren worden om de andere dag gelegd (Paludan 1951, Drent 1967, Parsons 1972). Het eerste ei komt gemiddeld na ca. 30 dagen uit, het tweede na ruim 28 dagen (wat dus betekent dat a en b meestal binnen 1 dag uitkomen) en het derde ei na ruim 27 dagen (Paludan 1951, Drent 1967).

2 kuikens direct na de geboorte uit het nest weg te nemen en elders in de kolonie onder te brengen.

De nesten werden gemerkt door op korte afstand ervan genummerde houten stokjes te plaatsen. De eieren werden met een viltstift in volgorde van leggen gemerkt met a, b en c. De jongen werden kort na het uitkomen voorzien van individueel verschillende kleurringcombinaties, waaraan in de loop van de opgroeifase een aluminiumring van het Vogeltrekstation werd toegevoegd.

Om een beeld te krijgen van het aantal jongen dat het vliegvlugge stadium bereikte werd in 1967-1969 vanaf half juli (uitvliegen van de eerste jongen) tot eind augustus (wanneer de laatste jongen de kolonie hebben verlaten) vrijwel dagelijks de Eerste Slenk en omgeving met behulp van een 40x60-dialytijkijker afgezocht op jongen met kleurringen. Later werd door ons ook elders op het eiland en op het vasteland naar geringde meeuwen uitgekeken. Een klein aantal vogels werd bovendien via het Vogeltrekstation teruggemeld (de meldingen die na 1 januari 1973 zijn ontvangen konden echter niet meer in dit artikel worden verwerkt).

RESULTATEN

1. LEGSEIZOEN

1a. Begin en einde van het legseizoen

In Fig. 2 is voor ieder nest in terrein A en B, waarvan dit bekend is, de datum ingetekend waarop volgens onze berekening het eerste ei werd gelegd. Daar in 1966 slechts een deel van de legsels in terrein A en B in het onderzoek is betrokken, zijn de gegevens van dat jaar voor de berekening van het begin van de leg niet relevant.

Uit Fig. 2 blijkt dat de eerste eieren in de laatste dagen van april of de eerste dagen van mei werden gelegd. Het hoogtepunt van de leg werd in alle drie jaren aan het einde van de tweede en in het begin van de derde decade van mei bereikt. Daarna nam het aantal dat nog begon snel af. De eieren die na de eerste decade van juni nog werden gelegd betroffen vermoedelijk grotendeels vervolglegsels¹).

De jaarlijkse verschillen in begin, hoogtepunt en einde van het legseizoen zijn klein. De gemiddelde datum, waarop in de onderzochte nesten het eerste ei werd gelegd, was in de jaren 1967-1969 respectievelijk 20,5 mei $\pm$ 9,6 (standaardafwijking) dagen, 18,9 mei $\pm$ 7,1 dagen en 19,0 mei $\pm$ 8,3 dagen en wanneer de legsels gelegd na 10 juni buiten beschouwing worden gelaten, bedraagt deze respectievelijk 19,4 mei $\pm$ 7,8 dagen, 18,5 mei $\pm$ 6,2 dagen en 18,7 mei $\pm$ 7,6 dagen.

¹) De Zilvermeeuw maakt, wanneer het broedseizoen nog niet te ver is gevorderd, na het verlies van de eieren of jongen na gemiddeld 12 dagen een vervolglegsel (Paludan 1951).

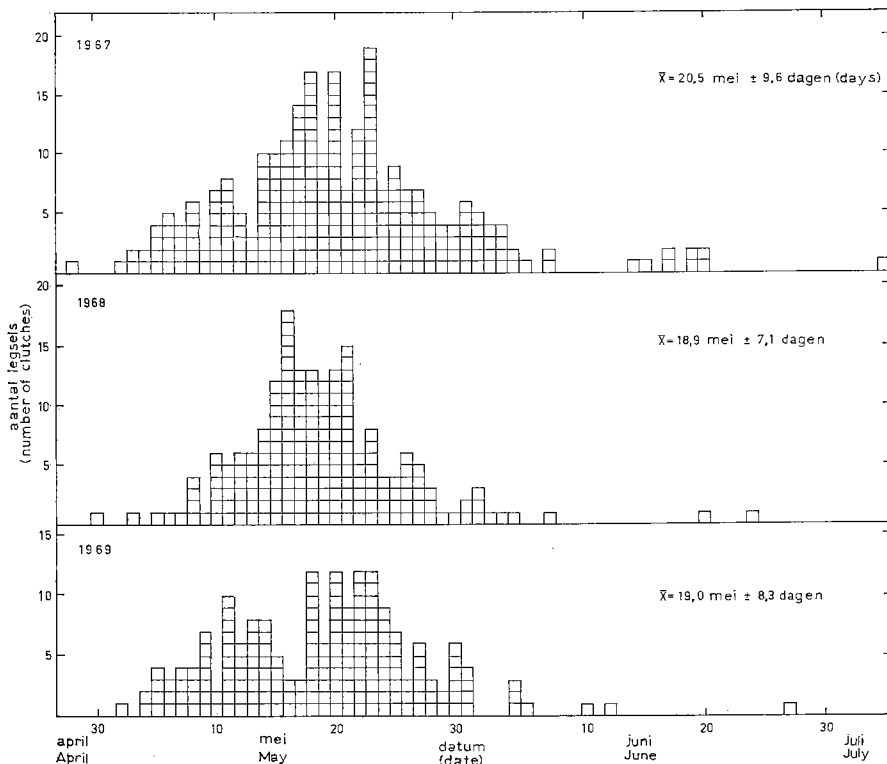


Fig. 2. Eerste-ei data in 1967-1969 in terrein A en B.

Fig. 2. Dates of clutch commencement in the study area in 1967-1969.

Deze gegevens verschillen nauwelijks van de gemiddelde datum van 19 mei die Drent (1967) voor Schiermonnikoog opgeeft.

In vergelijking met andere gebieden in Noordwest-Europa beginnen de Zilvermeeuwen in het Nederlandse Waddengebied laat met broeden (Tabel 1). Het vroegst zijn de meeuwen van Graesholm in de Oostzee (laatste week van april), gevolgd door die van Kristiansand in Zuid-Noorwegen, Tarva in Midden-Noorwegen, Walney in Engeland en Skomer nabij Wales (alle eerste week van mei), terwijl de gemiddelde datum waarop de eerste eieren in Troms, Noord-Noorwegen, worden gelegd zelfs nog enige dagen vroeger valt dan in het Waddengebied. Wij veronderstellen op theoretische gronden dat de verschillen in de eerste plaats met geografische verschillen in de voedselvoorziening van de meeuwen samenhangen.

Evenals op Terschelling zijn in de andere kolonies de jaarlijkse verschillen in de gemiddelde legdatum vrij klein (Tabel 1). De Zilvermeeuwen hebben dat gemeen met de echte zeevogelsoorten. Bij diverse landvogels in de gematigde streken is die spreiding veel groter. De geringe jaarlijkse variatie

Tabel 1. Geografische variatie in de gemiddelde legdatum van het eerste ei in ieder nest in Noordwest-Europa.

Table 1. *Geographic variations in the mean date of clutch commencement of Herring Gulls in north-western Europe.*

Kolonie <i>Colony</i>	Gemiddelde legdatum <i>Mean date</i>	Bron <i>References</i>
Skomer, Wales	6 mei (<i>May</i>)	Harris (1964) berekend door (<i>calculated by</i>) Barth (1967)
Walney Island, Engeland	5 mei	MacRoberts & MacRoberts (1972)
Terschelling, Nederland	19 mei (2x) en (<i>and</i>) 21 mei	Dit artikel (<i>This paper</i>)
Schiermonnikoog, Nederland	19 mei (gemiddelde van drie jaren, <i>mean of three years</i>)	Drent (1967)
Graesholm, Denemarken	24 april (2x)	Paludan (1951) berekend door Barth (1967)
Kristiansand, Zuid-Noorwegen	2 en 7 mei	Barth (1967)
Tarva, Midden-Noorwegen	3 en 6 mei	Barth (1967)
Troms, Noord-Noorwegen	15, 16 en 17 mei	Barth (1967)

bij zeevogels zou volgens Lack (1966) samenhangen met het feit dat het tijdstip, waarop de voedselhoeveelheid in het voorjaar toeneemt, in zee aan veel geringere jaarlijkse variaties onderhevig is dan op het land.

1b. Datum eerste ei voor individuele meeuwen

In de jaren 1967-1969 constateerden wij diverse malen dat de eieren op precies dezelfde plaats waren gelegd als in een voorafgaand jaar. Daar de Zilvermeeuw niet alleen ieder jaar naar dezelfde kolonie terugkeert (Tinbergen 1936, Drost et al. 1961), maar ook vaak vrijwel dezelfde plek als nestplaats uitkiest (Tinbergen 1936) hebben wij aangenomen dat het in deze gevallen steeds om dezelfde vogel(s) ging.

Uit Fig. 3 blijkt dat er een positieve correlatie ($t = + 0,34$; $P = 0,0002$)¹⁾ bestaat tussen de data waarop in de verschillende jaren het eerste ei in deze nesten werd gelegd. Dit maakt het waarschijnlijk dat de verschillen in legdatum binnen de populatie individueel vastliggen, zoals ook gesuggereerd is voor de Kleine Mantelmeeuw *Larus fuscus* (Brown 1967a), *Larus glaucescens* (Vermeer 1963) en verscheidene echte zeevogelsoorten. Vermoedelijk is het een algemeen verschijnsel in deze groep. Volgens Richdale (1957) heeft de individuele variatie in de pinguïn *Megadyptes antipodes* een genetische basis. Brown (1967a) veronderstelt hetzelfde voor de Kleine Mantelmeeuw.

2. NESTDICHTHEID

Voor berekening van de nestdichtheid zijn alleen de gegevens uit de jaren

¹⁾ In dit artikel is als onbetrouwbaarheidsdrempel een waarde van 5% aangehouden.

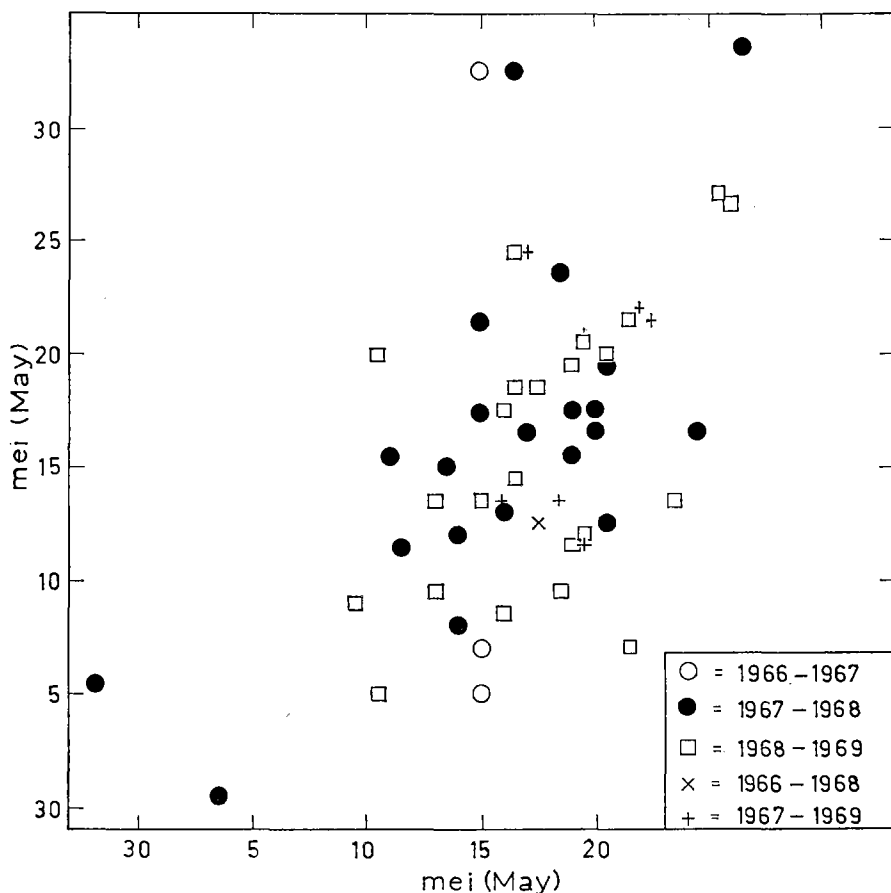


Fig. 3. Verband tussen de eerste-ei data in verschillende jaren voor nesten waarin in twee of meer jaren eieren werden gevonden.

Fig. 3. Relationship between the dates of clutch commencement in different years for Herring Gull nests in which eggs were found in two or more years.

1967-1969 van terrein B (oppervlakte 60.562 m²) gebruikt. Voor 1966 is het totaal aantal nesten in het proefterrein niet bekend. Terrein A is buiten beschouwing gelaten omdat in de diverse jaren een wisselend deel van dit terrein in het onderzoek is betrokken. Een deel van de late legfels betreft vermoedelijk vervollegsels, maar aangezien dit niet met zekerheid bekend is, zijn alle nesten meegeteld, zodat de opgegeven dichtheden vermoedelijk iets aan de hoge kant zijn.

De dichtheid bedroeg in 1967-1969 respectievelijk 33,2, 29,9 en 28,4 (gemiddeld 30,5) nesten per ha, dat wil zeggen dat ieder meeuwenpaar gemiddeld 301, 335 en 352 (gemiddeld 328) m² duin ter beschikking had. In 1967 broedde

tussen de Zilvermeeuwen een paartje Kleine Mantelmeeuwen. Dit broedpaar is bij de berekeningen meegeteld.

De dichtheid van gemiddeld 30,5 paren per ha is hoger dan Drent (1967) opgeeft voor Schiermonnikoog (6,5 nesten per ha). Opgaven van andere gebieden lopen uiteen van 172 nesten per ha (Little Sister Island, Verenigde Staten, Keith 1966) tot 827 nesten per ha (Wilhelmshaven, Duitsland, Drost *et al.* 1961) en liggen dus aanzienlijk hoger dan op Terschelling en Schiermonnikoog.

De verschillen tussen de diverse kolonies hebben waarschijnlijk maar ten dele een biologische achtergrond. In feite heeft het alleen zin nestdichtheden te vergelijken van kolonies waarvan het aantal broedparen stabiel is. Dit is niet voor alle kolonies het geval. Daarnaast is de oppervlakte, waarover de dichtheden zijn berekend, van kolonie tot kolonie verschillend. De statistische betrouwbaarheid van de uitkomst neemt toe naarmate die oppervlakte groter is. Verder varieert de oppervlakte binnen de kolonie die niet door de meeuwen wordt gebruikt tussen de kolonies waarschijnlijk aanzienlijk. Wij menen echter dat de gevonden verschillen slechts ten dele op deze punten kunnen worden teruggevoerd en dat de geringe nestdichtheid in het Nederlandse Wadden-gebied een diepere achtergrond heeft. Volgens een recent onderzoek langs de oostkust van de Verenigde Staten (Drury & Nisbet 1969) zouden de verschillen in nestdichtheid daar vooral gecorreleerd zijn met de biotoop waarin de meeuwen nestelen, ofschoon ook andere factoren, zoals de beschikbare hoeveelheid voedsel, belangrijk leken te zijn.

3. LEGSELGROOTTE

De Zilvermeeuw legt gewoonlijk 3 eieren. 2- en 1-legsels komen veel minder vaak voor.

Tabel 2 geeft een overzicht van de legselgrootte in 1967-1969 in terrein A

Tabel 2. Legselgrootte in 1967-1969.

Table 2. Clutch size of Herring Gulls on Terschelling in 1967-1969.

Legselgrootte Clutch size	Aantal legsels Number of clutches			
	1967	1968	1969	1967-1969
Drie eieren Three eggs	180	147	138	465
Twee eieren Two eggs	47	30	33	110
Eén ei One egg	14	5	5	24
Totaal Total	241	182	176	599
Gemiddelde legselgrootte Mean clutch size	2,69	2,78	2,76	2,74

en B. In 1966 werden voornamelijk legsels in het onderzoek betrokken die rond het hoogtepunt van de leg waren gelegd. Daar de legselgrootte in de loop van het seizoen afneemt (zie blz. 9), zijn de gegevens van 1966 hier buiten beschouwing gelaten.

Het verschil tussen 1967, 1968 en 1969 is niet significant, ofschoon de overschrijdingskans ($0,05 < P < 0,10$) vrij klein is. Dit is vooral het gevolg van het grote aantal 1-legsels in 1967. Het verschil tussen 1967 enerzijds en 1968 en 1969 anderzijds is zeer significant ($P < 0,001$).

De gemiddelde legselgrootte op Terschelling van 2,74 is intermediair tussen waarden die in andere kolonies zijn gevonden. De opgaven van elders lopen uiteen van 2,10 (Summer Isles, Ierse Zee, in 1936, Darling 1938) tot 2,91 (Summer Isles in 1937, Darling 1938; Graesholm, Oostzee, Paludan 1951).

De gemiddelde legselgrootte van andere grote meeuwensoorten ligt in dezelfde orde van grootte als die van de Zilvermeeuw (zie voor de Kleine Mantelmeeuw in Noordwest-Europa Paludan 1951, Harris 1964 en Brown 1967c, voor de Grote Mantelmeeuw *Larus marinus* in Wales Harris 1964, voor *Larus glaucescens* in Canada Vermeer 1963 en voor *Larus dominicanus* in Nieuw-Zeeland Fordham 1964a).

De diverse gegevens zijn echter door verschillen in de gebruikte onderzoeksmethoden onderling niet geheel vergelijkbaar (vgl. ook de opmerkingen van Keith 1966 en Kadlec & Drury 1968). Het is dan ook zeer de vraag of de legselgrootte van de Zilvermeeuw en die der andere soorten inderdaad zo'n sterke regionale variatie vertoont.

3a. Fluctuaties in de loop van het seizoen

Tabel 3 laat het verband zien tussen de legdatum en de legselgrootte. Daartoe werd het legseizoen in vijf perioden verdeeld en voor iedere periode de gemiddelde legselgrootte berekend van de legsels waarvan volgens onze berekening het eerste ei in de betrokken periode was gelegd.

Uit de Tabel blijkt dat de gemiddelde legselgrootte op Terschelling tot 20 mei (het hoogtepunt van de leg) nagenoeg constant bleef en daarna afnam, gedurende de eerste 5-dagen periode met 0,09 ei en na 25 mei nog eens met 0,53 ei.

Een afname van de gemiddelde legselgrootte in de loop van het seizoen is ook gevonden door Brown (1967c) bij de Zilvermeeuw en Kleine Mantelmeeuw op Walney Island, Engeland, door Parsons (1969) bij de Zilvermeeuw op het eiland May, Schotland, door Vermeer (1971) bij de Zilvermeeuw in Manitoba, Canada, door Vermeer (1963) bij *Larus glaucescens* in Canada en door Fordham (1964a) bij *Larus dominicanus* in Nieuw-Zeeland. Daarentegen vermeldt Harris (1969) dat de legselgrootte bij de Zilvermeeuw op Skomer, Wales, in 1962 constant bleef uitgezonderd in enkele vermoedelijke vervollegsels. Zowel op Walney Island als op het eiland May nam de legselgrootte van de Zilvermeeuw vanaf het begin van het seizoen af, in tegenstelling dus

Tabel 3. Seizoenvariaties in legselgrootte in 1966-1969.

Table 3. Seasonal variations in mean clutch size of Herring Gulls on Terschelling in 1966-1969.

Jaar Year	Datum eerste mei Date of laying of first egg				
	Vóór 11 mei To 11 May	11-15 mei 11-15 May	16-20 mei 16-20 May	21-25 mei 21-25 May	Vanaf 26 mei After 25 May
1966	3,00 (8)	2,92 (66)	2,91 (65)	2,67 (6)	—
1967	2,82 (34)	2,83 (35)	2,89 (65)	2,74 (53)	2,22 (54)
1968	2,93 (15)	2,92 (36)	2,81 (69)	2,92 (36)	2,23 (26)
1969	2,96 (26)	2,89 (35)	2,89 (36)	2,73 (49)	2,30 (30)
1966-1969	2,90 (83)	2,90 (172)	2,87 (235)	2,78 (144)	2,25 (110)

Opm. De getallen tussen haakjes geven het aantal legfels aan waarop ieder gemiddelde is gebaseerd.

Note. The figures between parentheses show the number of clutches on which each mean is based.

tot de situatie op Terschelling, waar de afname pas na het hoogtepunt van de leg inzette. Dit vond Brown (1967c) ook bij de Kleine Mantelmeeuw op Walney Island.

De afname van de gemiddelde legselgrootte begint zich op Terschelling pas laat in het seizoen af te tekenen, zodat eventuele vervolglegels zeker kunnen hebben bijgedragen tot de afname van de gemiddelde legselgrootte (Paludan 1951 vond op Graesholm in twee verschillende jaren een verschil van 0,45 en 0,16 ei tussen eerste en vervolglegels). Het is echter ook mogelijk dat de afname aan het einde van het seizoen teweeg wordt gebracht door jonge vogels. Drieteenmeeuwen *Rissa tridactyla* die voor de eerste keer broeden leggen gemiddeld niet alleen later in het seizoen dan oudere c.q. meer ervaren meeuwen (Coulson & White 1958, 1960), maar in overeenkomstige tijdsperiodes ook een kleiner aantal eieren dan deze (Coulson & White 1961), hetgeen resulteert in een afname van de gemiddelde legselgrootte in de loop van het seizoen. Dit vond Mills (1973) ook bij *Larus novaehollandiae*.

Volgens Lack (1966) zijn de variaties in legselgrootte in de loop van het seizoen waarschijnlijk een aanpassing aan het aantal jongen dat kan worden grootgebracht. Klomp (1970) meent daarentegen dat de evidentie hiervoor nog steeds gering is en stelt dat de afname mogelijk helemaal geen aanpassing is, maar „een direct gevolg is van het feit dat laat leggende vogels minder energie tot hun beschikking hebben voor de productie van eieren”.

4. EIGROOTTE

Gedurende de laatste jaren valt een toenemende belangstelling waar te

nemen in het onderzoek naar de factoren die de variaties in eigrootte bij in het wild levende vogels veroorzaken en naar de oecologische implicaties van deze variaties voor individu en populatie. Geïnspireerd door het onderzoek aan diverse zeevogelsoorten in Engeland hebben wij in 1969 de lengte en breedte van een groot aantal eieren in terrein A en B bepaald. De metingen werden midden in het broedseizoen verricht, dus voor de meeste legsels niet direct na het leggen van de eieren. De eieren werden gemeten met een schuifmaat met nonius. Het volume werd berekend met behulp van de formule $V = kLB^2$ (zie Harris 1964, Stonehouse 1966, Barth 1967), waarin V het volume is, L de grootste lengte, B de grootste breedte en k een constante, waarvoor wij bij 12 eieren waarvan het volume bekend was¹⁾ een gemiddelde waarde van 0,5035 (0,4789-0,5127) vonden. Deze waarde verschilt nauwelijks van de waarde die Barth (1967) voor k (0,5084) vond, maar is aanzienlijk hoger dan Harris' (1964) waarde van 0,476.

In dit hoofdstuk worden alleen de factoren die van invloed zijn op de variaties in eigrootte besproken. De oecologische implicaties komen verderop ter sprake.

4a. Variaties in eivolume tussen a-, b- en c-eieren

In 73 3-legsels, waarvoor de volgorde waarin de drie eieren zijn gelegd bekend is, was het c-ei (gemiddeld 83,74 cc) aanzienlijk kleiner dan het a-ei (gemiddeld 89,39 cc) en b-ei (gemiddeld 89,15 cc). Het c-ei was in 61 gevallen het kleinst, het b-ei 4 keer en het a-ei 8 maal. Het c-ei was slechts één keer groter dan de a- en b-eieren; het b-ei was 35 keer het grootst en het a-ei 37 keer.

Dit beeld komt overeen met gegevens van elders (Goethe 1937, Paludan 1951, Harris 1964, Barth 1967, Vermeer 1971, Parsons 1972) en is eveneens bekend van diverse andere meeuwensoorten (zie voor literatuuroverzicht Vermeer 1969 en verder Fordham 1964a en Barth 1967). Paludan (1951), Drent (1967) en Parsons (1972) toonden aan dat de Zilvermeeuw reeds met broeden begint voordat het legsel voltallig is, zij het niet voor 100% effectief. Parsons (1972) vond dat door het contact van het lichaam met het a-ei niet alleen de vierde follikel degenereert, zoals ook al door Paludan (1951) was gevonden, maar tevens de hoeveelheid dooier en eiwit die nog wordt gevormd geringer wordt, hetgeen resulteert in een kleiner c-ei.

4b. Eivolume in relatie tot de legselgrootte

Voor 388 eieren afkomstig uit 3-legsels bedroeg het volume gemiddeld 87,15 cc, voor 60 eieren afkomstig uit 2-legsels gemiddeld 85,10 cc en voor 4 eieren uit 1-legsels gemiddeld 78,85 cc. Hieruit blijkt dat de 2- en 1-legsels

¹⁾ Volume in ml = gewicht in gr wanneer het ei in water blijft zweven. De 12 eieren werden thuis in een eenvoudige incubator bebroed, twee maal per dag in een emmer met water getest en, wanneer zij bleven zweven, gewogen.

gemiddeld iets kleinere eieren hadden dan de 3-legsels ($0,01 < P < 0,025$). Dit verschil kan ten dele in verband worden gebracht met de afname van het eivolume aan het einde van het seizoen (zie blz. 13) en de toename van het aantal 2- en 1-legsels in die periode (zie blz. 9), maar wanneer het gemiddeld eivolume van de 2- en 1-legsels vergeleken wordt met dat van 3-legsels van overeenkomstige data blijft er een verschil (Tabel 4). De eieren uit de 2-legsels zijn 0,65 tot 2,06 cc kleiner dan de eieren uit de 3-legsels die in een overeenkomstige periode zijn gelegd. De 4 1-legsels (alle gelegd na 25 mei) zijn zelfs 5,99 cc kleiner dan de eieren uit de 3-legsels die in dezelfde periode zijn gelegd.

Theoretisch zouden de 2- en 1-legsels oorspronkelijke 3-legsels kunnen betreffen, waarvan het a-ei en/of b-ei, die gemiddeld groter zijn dan het c-ei (p. 11), gepredeerd zijn. Dit is echter niet waarschijnlijk, omdat de kans op predatie in het proefterrein voor alle drie eieren gelijk was (p. 19). Het is aannemelijker te veronderstellen dat de legsels met kleine eieren afkomstig zijn geweest van jonge meeuwen. Drieteenmeeuwen die voor de eerste keer broeden leggen gemiddeld later in het seizoen dan oudere c.q. meer ervaren meeuwen (Coulson & White 1958, 1960) en produceren in overeenkomstige perioden gemiddeld niet alleen een kleiner aantal (Coulson & White 1961), maar ook kleinere eieren dan deze (Coulson *et al.* 1969). Het kan evenwel niet geheel worden uitgesloten dat de kleine eieren bij ons van vervolglegsels afkomstig zijn geweest.

4c. Eivolume in relatie tot de legdatum

Om een mogelijke invloed van de legdatum op de grootte van de eieren na te gaan werd het legseizoen weer verdeeld in vijf perioden en voor iedere periode het gemiddelde eivolume berekend (Tabel 4).

Uit de Tabel blijkt dat bij de 3-legsels het eivolume het grootst is voor de eieren uit nesten, waarin het eerste ei vóór 11 mei is gelegd, en het kleinst voor de eieren die na 25 mei zijn gelegd. Het verschil bedraagt voor de a-eieren gemiddeld 2,68 cc, voor de b-eieren 3,75 cc en voor de c-eieren 7,29 cc, respectievelijk een verschil van 3,0%, 4,1% en 8,4%. De eivolumes in de drie middengroepen zijn intermediair en onderling niet verschillend. Bij de 2-legsels waren de eieren uit de late groep gemiddeld 3,33 cc (3,9%) kleiner dan de eieren uit de vroege groep. Het volume van de laatste was echter niet verschillend van het volume van de eieren uit de middengroepen.

Parsons (1972) vond op het eiland May bij 3-legsels voor alle eieren een min of meer constante afname in de loop van het seizoen. De afname was op May, net als op Terschelling, het kleinst voor het a-ei en het grootst voor het c-ei. Volgens Harris (1969) waren er in 1962 op Skomer geen verschillen in eivolume tussen vroege en late legsels. Gegevens van Barth (1967) uit Noorwegen wijzen echter eveneens op een afname van de eigrootte gedurende het seizoen.

Tabel 4. Seizoenvariaties in eivolume (cc) in 1969.

Table 4. Seasonal variations in egg volume (cc) in Herring Gulls on Terschelling in 1969.

	Datum eerste ei Date of laying of first egg				
	Vóór 11 mei To 11 May	11-15 mei 11-15 May	16-20 mei 16-20 May	21-25 mei 21-25 May	Vanaf 26 mei After 25 May
3-legsels:					
c/3:					
a ei	90,82	89,14	88,93	89,24	88,14
a egg					
b ei	90,99	88,51	88,71	89,22	87,24
b egg					
c ei	86,43	83,86	83,19	83,40	79,14
c egg					
gemiddelde mean	89,41 (45)	87,17 (54)	86,94 (42)	87,29 (60)	84,84 (18)
	88,29				
2-legsels:					
c/2:					
gemiddelde mean	86,23 (10)		85,22 (7)	86,64 (22)	82,90 (21)
1-legsels:					
c/1:					78,85 (4)

Opm. De getallen tussen haakjes geven het aantal eieren aan.

Note. The numbers between parentheses show the numbers of eggs.

Een afname van het eivolume in de loop van het seizoen is bij diverse zeevogelsoorten in de gematigde streken van het noordelijk halfrond vastgesteld. Uit het onderzoek van Coulson *et al.* (1969) in geringde populaties van Drieteenmeeuwen en Kuifaalscholvers *Phalacrocorax aristotelis* in Engeland blijkt dat minstens twee factoren tot deze afname bijdragen, namelijk de leeftijd van de vogels (oudere c.q. meer ervaren vogels leggen eerder en grotere eieren dan jonge vogels) en de datum waarop de eieren worden gelegd. Volgens Coulson *et al.* (1969) zouden de verschillen in eigrootheid tussen vroege en late broedvogels terug te voeren zijn op individuele verschillen in de fysiologie van de vogels.

5. HET LOT DER EIEREN

Tabel 5 geeft een overzicht van het lot van de 1374 eieren (506 legsels) in 1967-1969. De gegevens van 1966 zijn buiten beschouwing gelaten omdat het uitkomstpercentage van de eieren in de loop van het seizoen afneemt (zie blz. 17). De resultaten van de schudnesten (1967) zijn eveneens wegge-
laten.

In 1967-1969 kwam gemiddeld 76,5% van de eieren uit (1967: 75,5%; 1968: 77,9% en 1969: 75,9%). Dit percentage is intermediair tussen waarden

die elders zijn gevonden. Voor de subspecies *argentatus* in Noordwest-Europa lopen de percentages uiteen van 25 à 30% in 1952-1956 in een kolonie in Kent, waarvan het aantal broedparen voortdurend afnam (Brown 1967c), tot 96% in 1937 op de Summer Isles in de Ierse Zee (Darling 1938). De meeste opgaven voor de afzonderlijke jaren liggen echter tussen de 64 en 90%. Voor de subspecies *smithonianus* in Noord-Amerika vond Paynter (1949) een uitkomstpercentage van 71%. Voor een populatie in de Verenigde Staten, die met een hoge concentratie DDT was belast, vond Keith (1966) echter een percentage van slechts 41%. De waarden voor andere grote meeuwen liggen in dezelfde orde van grootte als voor de Zilvermeeuw (zie voor de Kleine Mantelmeeuw in Noordwest-Europa Darling 1938, Paludan 1951, Harris 1964 en Brown 1967c, voor de Grote Mantelmeeuw in Wales Harris 1964, voor *Larus glaucescens* in Canada Vermeer 1963 en Drent *et al.* 1964 en voor *Larus dominicanus* in Nieuw-Zeeland Fordham 1964b en 1970).

De regionale verschillen in uitkomstsucces bij de Zilvermeeuw zijn gecorreleerd met verschillen in predatie. Embryonale sterfte die niet duidelijk samenhangt met een catastrofe (slecht weer, extreem hoge waterstanden, pesticiden) blijkt niet gecorreleerd te zijn met het uitkomstsucces der eieren.

Uit Tabel 5 blijkt dat op Terschelling de categorie „onbevuchte eieren en embryonale sterfte” het belangrijkste aandeel vormde in de categorie niet-uitgekomen¹⁾.

Slechts een klein deel van de eieren verdwijnt op Terschelling, dat wil zeggen wordt opgegeten door de ouders, soortgenoten of andere predatoren, maar alleen predatie van eieren door soortgenoten werd door ons waargenomen. Hierbij moet evenwel worden opgemerkt dat roof door andere predatoren zonder speciaal onderzoek moeilijk is vast te stellen. Op Schiermonnikoog werd door Drent (1967) naast predatie door soortgenoten ook roof van eieren door de Bruine Rat *Rattus norvegicus* waargenomen. Dit zoogdier komt evenwel op Terschelling niet voor (van Wijngaarden 1964). Als potentiële eipredatoren komen op de Boschplaat verder alleen de Egel *Erinaceus europaeus*, Hermelijn *Mustela erminea* (beide diersoorten zijn vroeger vanaf de vaste wal op het eiland ingevoerd) en Kleine Mantelmeeuw in aanmerking.

De overige oorzaken van het niet-uitkomen van de eieren (buiten nest geraakt, doodgegaan tijdens het uitkomen) komen op Terschelling zo weinig voor dat deze geen rol van betekenis spelen in het totale uitkomstsucces.

¹⁾ Onbevuchte eieren en embryonale sterfte in een zeer vroeg stadium zijn in de praktijk niet altijd te scheiden en in de Tabellen met latere embryonale sterfte bij elkaar genomen. In het merendeel van de gevallen in deze rubriek gaat het echter om onbevuchte eieren en/of zeer vroege embryonale sterfte. In 1966-1969 was in 132 van de 208 eieren die na ruim 30 dagen bebroed te zijn geweest niet waren uitgekomen geen kiemontwikkeling zichtbaar. In 24 gevallen was er wel een duidelijk embryo aanwezig en in 3 gevallen was dit waarschijnlijk het geval. Van de 49 overige eieren was dit niet duidelijk of is dit niet gespecificeerd genoteerd.

Tabel 5. Het lot van de eieren in 1967-1969.

Table 5. Hatching success and causes of egg loss in Herring Gulls on Terschelling in 1967-1969.

	Oorspronkelijke legselgrootte <i>Initial clutch size</i>						Totaal	
	3-legsels <i>c/3</i>		2-legsels <i>c/2</i>		1-legsels <i>c/1</i>		<i>Total</i>	
	Gem. <i>Mean</i>	Spreiding <i>Range</i>	Gem. <i>Mean</i>	Spreiding <i>Range</i>	Gem. <i>Mean</i>	Spreiding <i>Range</i>	Gem. <i>Mean</i>	Spreiding <i>Range</i>
Uitgekomen <i>Hatched</i>	78,8%	77,5-79,5%	69,6%	68,2-71,3%	19,0%	8,3-40,0%	76,5%	75,5-77,9%
Onbevrukt en embryonale sterfte <i>Infertility and embryonic death</i>	12,5%	10,3-14,0%	18,1%	12,1-22,7%	0,0%		13,2%	11,7-15,1%
Doodgegaan tijdens uitkomen <i>Died during hatching</i>	1,2%	0,9- 1,7%	0,0%		14,3%	8,3-25,0%	1,2%	1,0- 1,5%
Buiten nest geraakt <i>Outside nest</i>	1,0%	0,5- 1,7%	0,0%		0,0%		0,8%	0,4- 1,3%
Verdwenen <i>Disappeared</i>	6,4%	6,0- 7,0%			66,7%	40,0-83,3%	8,2%	6,8- 9,9%
Beschadigd door onderzoeker <i>Destroyed by observer</i>	0,1%	0,0- 0,2%	0,0%		0,0%		0,1%	0,0- 0,2%
Totaal aantal eieren <i>Total numbers of eggs studied</i>		1149		204		21		1374

5a. Invloed van de legselgrootte op het uitkomstsucces

In Tabel 5 zijn het uitkomstsucces en de oorzaken van het niet-uitkomen der eieren gesplitst naar de oorspronkelijke legselgrootte.

Uit de Tabel blijkt dat het uitkomstsucces in 1967-1969 het grootst was voor de 3-legsels (gemiddeld 78,8%), het kleinst voor de 1-legsels (gemiddeld 19,0%) en intermediair voor de 2-legsels (gemiddeld 69,6%). De verschillen tussen de jaren onderling waren voor de 3- en 2-legsels klein. Voor de 1-legsels waren de verschillen groter. Het aantal 1-legsels is echter klein, zodat aan deze verschillen geen grote waarde gehecht mag worden.

Verschillen in uitkomstsucces tussen legsels van verschillende grootte werden ook gevonden door Harris (1964) en Brown (1967c) voor de Zilvermeeuw en Kleine Mantelmeeuw in Wales en Engeland, door Paynter (1949) en Vermeer (1971) voor de Zilvermeeuw in Canada, door Fordham (1964b) voor *Larus dominicanus* in Nieuw-Zeeland en door Coulter (1973) voor *Larus*

occidentalis in Californië, maar niet door Kadlec & Drury (1968) voor de Zilvermeeuwen langs de oostkust van de Verenigde Staten.

Uit Tabel 5 blijkt dat de lagere uitkomstpercentages van de 2- en 1-legsels op Terschelling, evenals dit het geval was op Kent Island, Canada (Paynter 1949), het gevolg zijn van een toename van de predatie. Een mogelijke toename van het percentage eieren dat onbevruucht was of waarvan het embryo was gestorven wordt echter vertroebeld door de grote predatie van de 1-legsels. Opmerkelijk is het relatief hoge percentage 1-legsels dat niet uitkomt doordat het kuiken tijdens het uitkomen sterft. Dit was ook het geval in de kolonie op Kent Island (Paynter 1949). Wij vonden hetzelfde fenomeen ook voor de b- en c-eieren in 3-legsels (zie blz. 19).

De verschillen tussen de legsels van verschillende grootte kunnen gedeeltelijk worden teruggevoerd op een toename van het aantal 2- en 1-legsels in de tweede helft van het seizoen (zie blz. 9) en een afname van het uitkomstsucces respectievelijk een toename van de mate van predatie en van het percentage onbevruichte eieren c.q. embryonale sterfte in de loop van het seizoen (zie blz. 17), maar wanneer de gegevens van de 2- en 1-legsels worden vergeleken met die van 3-legsels die in een overeenkomstige periode zijn gelegd (Tabel 6), lijkt er, althans voor de latere legsels, toch een verschil te blijven bestaan.

Harris (1964) veronderstelt dat de lagere uitkomstpercentages van 2- en 1-legsels (volgens Harris meestal oorspronkelijke 3-legsels waarvan reeds 1 of 2 eieren zijn verdwenen — dit is voor Terschelling echter niet waarschijnlijk; zie de opmerking op blz. 12) het gevolg zijn van onervarenheid of nonchalance van de ouders. Zowel Paynter (1949) als Brown (1967c) suggereerden als andere mogelijkheid dat van de 2- en 1-legsels mogelijk onvoldoende prikkels uitgaan naar de oudervogels om de eieren regelmatig te bebroeden, waardoor de embryo's eerder zouden sterven of de eieren gemakkelijker zouden worden gepredeerd. Baerends *et al.* (1970) hebben experimenteel aangetoond dat het broedgedrag van de Zilvermeeuw en hierdoor de grootte van de predatie inderdaad sterk wordt beïnvloed door de legselgrootte. Zij vonden dat een legsel met 3 eieren de optimale situatie vormde. Coulter (1973) vond bij *Larus occidentalis* hetzelfde resultaat. Meeuwen hebben drie afzonderlijke broedvlekken op de buik, zodat bij de 2- en 1-legsels niet alle drie broedvlekken volledig contact maken met de eieren, waardoor er kennelijk onvoldoende prikkels uitgaan naar de broedende vogel voor een optimale bebroeding.

5b. Invloed van de legdatum op het uitkomstsucces

Om een mogelijk effect van de legdatum op het uitkomstsucces na te gaan werd het legseizoen weer in vijf perioden verdeeld. Voor iedere periode werd het uitkomstsucces en de grootte van de belangrijkste oorzaken van het niet-uitkomen der eieren berekend van alle legsels in 1966-1969 waarvan het eerste

ei volgens onze berekening in de betrokken periode was gelegd. De gegevens van de prik- en schudnesten (1966 en 1967) zijn echter buiten beschouwing gelaten. De gegevens zijn voor de drie legselgroottes afzonderlijk weergegeven (Tabel 6).

Uit de Tabel blijkt dat het gemiddelde uitkomstsucces voor de 3-legsels afneemt van 85,2% voor de vroege legsels naar 66,7% voor de late. Voor de 2-legsels neemt het gemiddelde uitkomstpercentage af van 91,7% voor de legsels waarvan het eerste ei tussen 11 en 15 mei is gelegd, naar 60,5% voor de late legsels. Het lage uitkomstpercentage van 58,3% voor de 2-legsels waarvan het eerste ei vóór 11 mei is gelegd, komt op rekening van 4 legsels in 1967 waarvan 5 (1x1 en 2x2) eieren niet uitkwamen. In 1968 en 1969 nam het uitkomstsucces wel direct vanaf het begin van het seizoen af. Het aantal 1-legsels is te gering om enige waarde aan het gevonden verloop te hechten.

Uit Tabel 6 blijkt dat de afname van het uitkomstsucces in de loop van het seizoen het gevolg is van een toename van het percentage onbevruchte eieren en/of embryonale sterfte en van het percentage gepredeerde eieren. Het is echter mogelijk dat de toename van de predatie secundair is, omdat wij wel eens de indruk kregen dat vuile eieren eerdere verdwenen dan goede eieren. Wij veronderstellen dat de toename van het aantal vuile eieren het gevolg is van veranderingen in het copulatie- en/of broedgedrag in de loop van het seizoen. Wanneer de toename van de predatie niet secundair is, zou deze zowel aan veranderingen in het broedgedrag van de ouders kunnen liggen als aan een toename van het aantal predatoren en/of van hun activiteit.

In de gemengde kolonie op Walney Island, Engeland, vond Brown (1967c) een geheel ander beeld. Voor de Zilvermeeuwen was het uitkomstsucces van de eieren die rond het hoogtepunt van de leg waren geproduceerd het hoogst. Bij de Kleine Mantelmeeuwen vond Brown alleen een geringer uitkomstsucces voor de late broedvogels. De resultaten van Brown zijn echter niet geheel vergelijkbaar met die van Terschelling, omdat Brown de vuile eieren buiten beschouwing laat en de gegevens niet voor iedere legselgrootte afzonderlijk geeft. Volgens Brown zou de afname van het uitkomstsucces aan het einde van het seizoen een gevolg zijn van de afname van de legselgrootte. Uit Tabel 6 blijkt echter dat op Terschelling het uitkomstsucces zowel voor de 3- als de 2-legsels afnam.

Parsons (1969) en Vermeer (1971) vonden daarentegen voor de Zilvermeeuwen op May, Schotland, respectievelijk in Manitoba, Canada, geen duidelijke trend. Ook in een kolonie van *Larus glaucescens* in Canada vond Vermeer (1970) geen grote verschillen tussen vroege en late legsels. Interessant genoeg vond Harris (1969) op Skomer, Wales, een toename van het uitkomstsucces in de loop van het seizoen.

5c. Invloed van de volgorde waarin de eieren zijn gelegd op het uitkomstsucces

De eieren worden gewoonlijk om de andere dag gelegd (Paludan 1951,

Tabel 6. Seizoenvariëties in het uitkomstsucces en in de grootte van de belangrijkste oorzaken van het verlies van eieren in 1966-1969.

Table 6. Seasonal variations in hatching success and in the main causes of egg loss in Herring Gulls on Terschelling in 1966-1969.

		Datum eerste ei <i>Date of laying of first egg</i>				
		Vóór 11 mei <i>To 11 May</i>	11-15 mei <i>11-15 May</i>	16-20 mei <i>16-20 May</i>	21-25 mei <i>21-25 May</i>	Vanaf 26 mei <i>After 25 May</i>
3-legsels:						
<i>c/3:</i>						
Uitgekomen <i>Hatched</i>	85,2%	81,3%	80,0%	76,4%	66,7%	
Onbevrukt en embryonale sterfte <i>Infertility and embryonic death</i>	8,5%	13,3%	10,7%	13,9%	17,7%	
Verdwenen <i>Disappeared</i>	4,2%	2,9%	7,3%	8,2%	11,5%	
Totaal aantal eieren <i>Total numbers of eggs studied</i>	189	315	411	267	96	
2-legsels:						
<i>c/2:</i>						
Uitgekomen <i>Hatched</i>	58,3%	91,7%	80,0%	66,7%	60,5%	
Onbevrukt en embryonale sterfte <i>Infertility and embryonic death</i>	41,7%	8,3%	14,0%	14,6%	22,4%	
Verdwenen <i>Disappeared</i>	0,0%	0,0%	6,0%	18,8%	17,1%	
Totaal aantal eieren <i>Total numbers of eggs studied</i>	12	24	50	48	76	
1-legsels:						
<i>c/1:</i>						
Uitgekomen <i>Hatched</i>	0,0%	0,0%	—	0,0%	25,0%	
Onbevrukt en embryonale sterfte <i>Infertility and embryonic death</i>	0,0%	0,0%	—	0,0%	0,0%	
Verdwenen <i>Disappeared</i>	100%	100%	—	100%	56,3%	
Totaal aantal eieren <i>Total numbers of eggs studied</i>	1	1	—	3	16	

Drent 1967). Daar de Zilvermeeuw reeds met broeden begint voordat het legsel voltallig is, komen de jongen niet gelijktijdig uit. De mate van bescherming en bebroeding in het begin en aan het einde van het eistadium is dus voor elk der eieren in een 3-legsel verschillend, hetgeen met verschillen in uitkomstsucces gepaard zou kunnen gaan.

Tabel 7 geeft een overzicht van het uitkomstsucces van de eieren in 226 3-legsels in 1967-1969 met betrekking tot de volgorde waarin de eieren zijn gelegd. Uit de Tabel blijkt dat het uitkomstpercentage voor de drie eieren nagenoeg gelijk was; het succes van de c-eieren is niet significant lager dan dat van de a- en b-eieren.

Tabel 7. Het lot van de eieren in 3-legsels in 1967-1969 in relatie tot de volgorde waarin deze zijn gelegd.

Table 7. Hatching success and causes of egg loss in relation to laying sequence of eggs in three-eggs clutches of Herring Gulls on Terschelling in 1967-1969.

	Volgorde eieren Laying sequence of eggs		
	a ei a egg	b ei b egg	c ei c egg
Uitgekomen <i>Hatched</i>	180	179	173
Onbevruucht en embryonale sterfte <i>Intertility and embryonic death</i>	27	24	29
Doodgegaan tijdens uitkomen <i>Died during hatching</i>	0	3	6
Buiten nest geraakt <i>Outside nest</i>	0	4	3
Verdwenen <i>Disappeared</i>	19	15	15
Beschadigd door onderzoeker <i>Destroyed by observer</i>	0	1	0
Totaal aantal eieren <i>Total numbers of eggs studied</i>	226	226	226

Ook met betrekking tot de oorzaken van het niet-uitkomen der eieren zijn er geen grote verschillen tussen de drie eieren, al wijzen de gegevens er mischien op dat de a-eieren minder kans lopen buiten het nest terecht te komen dan de b- en c-eieren, terwijl de kuikens uit de a-eieren mogelijk minder vaak tijdens het uitkomen doodgaan. Een grotere sterfte van de b- en c-eieren tijdens het uitkomen zou samen kunnen hangen met de onregelmatige bebroeding van de eieren door de ouders wanneer het nest zowel eieren als jongen bevat (zie Goethe 1953, Drent 1967).

Parsons (1970) vond op het eiland May, Schotland, eveneens geen verschillen in uitkomstsucces tussen de a-, b- en c-eieren. Volgens Drent (1967) werden daarentegen op Schiermonnikoog de a-eieren significant vaker gepreedeerd

dan de c-eieren. Het verschil tussen a en c was vooral een gevolg van het feit dat de predatie het hoogst was in de legperiode en kort erna.

6. HET LOT DER KUIKENS

Tabel 8 geeft een overzicht van het lot van de jongen in 1967-1969. De gegevens van 1966 zijn buiten beschouwing gelaten omdat wij in dat jaar het veldwerk moesten beëindigen voordat alle jongen vliegvlug waren. Aangezien de broedselgrootte in 1967-1969 geen invloed had op het percentage jongen dat het vliegvlugge stadium bereikte (zie blz. 26), zijn de resultaten van de experimentele 1-broedsels (1967-1968) ook in de Tabel verwerkt.

Tabel 8. Het lot der kuikens in 1967-1969.

Table 8. The fate of Herring Gull chicks on Terschelling in 1967-1969.

	1967	1968	1969	1967-1969
Vliegvlug <i>Fledged</i>	128 (58,2%)	168 (60,4%)	207 (56,4%)	503 (58,2%)
Gestorven <i>Died during the chick stage</i>	30 (13,6%)	16 (5,8%)	39 (10,6%)	85 (9,8%)
Lot onbekend <i>Fate unknown</i>	62 (28,2%)	94 (33,8%)	121 (33,0%)	277 (32,0%)
Totaal aantal kuikens (= 100%) <i>Initial numbers of young</i>	220	278	367	865

Opm. De resultaten van de experimentele 1-broedsels (1967-1968) zijn in de gegevens inbegrepen.

Vliegvlug wil zeggen gezien of teruggemeld (vóór 1 januari 1973) op de leeftijd van 6 weken of ouder.

De categorie „onbekend” kan zowel kuikens omvatten die in de loop van het kuikenstadium zijn doodgegaan, maar waarvan de lijkes niet zijn gevonden, als jongen die het vliegvlugge stadium hebben bereikt, maar daarna niet zijn gezien of teruggemeld. Een deel van deze kuikens is in de loop van het kuikenstadium één of meer keren teruggezien.

Notes. The data of the experimental broods with one young (1967-1968) are included. All young known to have reached the age of 6 weeks are considered to have fledged.

The category „fate unknown” may include both chicks that died during the chick stage but whose corpses were not found by us and young that fledged unobserved (both may have been seen once or more than once during the chick stage).

Uit de Tabel blijkt dat in 1967-1969 gemiddeld 58,2% (1967: 58,2%; 1968: 60,4% en 1969: 56,4%) van de jongen met zekerheid het vliegvlugge stadium bereikte en gemiddeld 9,8% (1967: 13,6%; 1968: 5,8% en 1969: 10,6%) tijdens het kuikenstadium werd doodgefounden¹⁾. Van gemiddeld 32,0% (1967: 28,2%; 1968: 33,8% en 1969: 33,0%) der jongen is het uiteindelijke lot niet

¹⁾ In 1966, een jaar waarin de broedselgrootte wel een duidelijke invloed had op de mortaliteit van de jongen (zie blz. 22), werd 28,2% van de 117 jongen tijdens het kuikenstadium doodgefounden. De jongen uit de experimentele broedsels zijn hierbij uiteraard buiten beschouwing gelaten.

bekend. Deze categorie omvat zowel kuikens die in de loop van het kuikenstadium zijn doodgegaan, maar waarvan de lijkjes of de resten niet door ons zijn gevonden, als jongen die het vliegvlugge stadium hebben bereikt, maar daarna niet werden waargenomen of teruggemeld.

Het percentage van 58,2% dat vliegvlug werd is dus een absoluut minimum. In werkelijkheid is het percentage jongen dat het vliegvlugge stadium bereikte zeker hoger geweest. Van de 277 jongen waarvan het uiteindelijke lot niet met zekerheid bekend is werden namelijk 62 kuikens (1967: 20; 1968: 30 en 1969: 12, dat is respectievelijk 9,1%, 10,8% en 3,3% van het oorspronkelijke aantal jongen) in de vijfde of zesde week nog door ons teruggezien. Daar de sterfte aan het einde van het kuikenstadium zeer gering is (zie blz. 24), kunnen wij aannemen dat deze jongen vrijwel alle het vliegvlugge stadium hebben bereikt, zodat het percentage jongen dat vliegvlug werd in 1967-1969 met vrij grote zekerheid ten minste 67,3%, 71,2% en 59,7% (gemiddeld 65,3%) heeft bedragen. In 1967 en 1968 werden procentueel aanzienlijk meer jongen waarvan het uiteindelijke lot niet met zekerheid bekend is in de vijfde of zesde levensweek nog gezien dan in 1969. Dit is terug te voeren op het feit dat wij in 1967 en 1968 intensiever naar dergelijke jongen hebben gezocht dan in 1969. Dit betekent evenwel dat in 1969 van de groep kuikens waarvan het uiteindelijke lot niet met zekerheid bekend is zeker meer dan 12 jongen vliegvlug zijn geworden. Nemen we aan dat dit 10,0% van het oorspronkelijke aantal heeft bedragen, zoals in 1967 en 1968 gemiddeld het geval was, dan belooft het percentage jongen dat in 1969 vliegvlug werd minstens 66,4% en voor 1967-1969 gemiddeld minstens 68,2%.

Het percentage jongen dat op Terschelling het vliegvlugge stadium bereikt is hoog vergeleken met andere kolonies in Noordwest-Europa (Wales: ca. 30%, Harris 1964; Walney Island, Engeland: ten hoogste 54%, maar waarschijnlijk minder, Brown 1967c; het eiland May, Schotland: 43%, Parsons 1971; Ierse Zee: 36-49% (2 kolonies met minder dan 10 broedparen echter slechts 13 en 21%), Darling 1938; Oostzee: 20%, Paludan 1951). Paynter (1949) berekende voor de oostkust van Canada een waarde van 52% en Keith (1966) voor een populatie in de Verenigde Staten, die met een hoge concentratie DDT was belast, een waarde van 29 à 39%. Kadlec & Drury (1968) vonden voor diverse kolonies langs de oostkust van de Verenigde Staten waarden variërend van 42-73%. Het is niet onmogelijk dat het gunstige broedsucces op Terschelling samenhangt met de geringe nestdichtheid op dit eiland of met de goede schuilgelegenheden (konijnholen!) die de jongen hier ter beschikking staan.

Voor enkele andere grote meeuwensoorten lopen de waarden voor de afzonderlijke jaren uiteen van 5% (Kleine Mantelmeeuw in de Oostzee, Paludan 1951) tot 70% (*Larus glaucescens* in Canada, Vermeer 1963). Drent *et al.* (1964) vonden echter in dezelfde kolonie in Canada in andere jaren waarden van 31-61%.

6a. Mortaliteit

Tabel 9 geeft een overzicht van de kuikenmortaliteit gesplitst naar de oorspronkelijke broedselgrootte. Een aantal kuikens vond reeds de dood voordat het gehele legsel was uitgekomen. Wij hebben in deze gevallen toch het aantal jongen dat uiteindelijk is geboren als broedselgrootte aangehouden.

Uit de Tabel blijkt dat in 1966 van de jongen die afkomstig waren uit 3-broedsels 33,7% werd doodgevonden en van de jongen uit 2- en 1-broedsels respectievelijk 12,0%, 0% (natuurlijke 1-broedsels) en 11,9% (experimentele 1-broedsels). Het verschil tussen de 3-broedsels enerzijds en de 2- en 1-broedsels anderzijds is zeer significant ($P < 0,001$). In 1967, 1968 en 1969 waren er tussen beide groepen kuikens geen significante verschillen.

In 1966 was de mortaliteit van de kuikens uit de 3-broedsels bovendien aanzienlijk groter dan in 1967-1969. Dit bleek echter niet het geval te zijn voor de 2- en 1-broedsels.

In 1966 had de broedselgrootte dus een duidelijke invloed op de sterftekans van de jongen, in de overige jaren echter niet. Wij veronderstellen dat de hoge sterfte onder de kuikens uit de 3-broedsels in 1966 het gevolg is geweest van de koude en natte zomer. Vermoedelijk zijn onder slechte weersomstandigheden de ouders niet in staat alle drie jongen voldoende beschutting te geven. Harris & Plumb (1965) geven een zelfde verklaring voor de slechte broedsuccessen die zij vonden voor experimentele 5-broedsels. Wij vonden

Tabel 9. Samenhang tussen kuikenmortaliteit (aantal doodgevonden jongen in procenten van het aantal uitgekomen jongen) en broedselgrootte in 1966-1969.
Table 9. Chick mortality (percentage of initial young found dead during the chick stage) of Herring Gulls on Terschelling in 1966-1969 in relation to initial brood size.

Oorspronkelijke aantal kuikens <i>Initial number of young</i>	1966	1967	1968	1969	1966-1969
3	33,7 (89)	13,6 (81)	8,0 (138)	11,3 (231)	14,5 (539)
2	12,0 (25)	17,9 (78)	4,8 (62)	9,6 (114)	11,1 (279)
1 (natuurlijke broedsels) (natural broods)	0,0 (3)	5,9 (17)	0,0 (6)	9,1 (22)	6,3 (48)
1 (experimentele broedsels) (experimental broods)	11,9 (67)	9,1 (44)	2,8 (72)	—	7,7 (183)

Opm. De getallen tussen haakjes geven het aantal uitgekomen jongen aan waarop ieder percentage is gebaseerd.

De experimentele broedsels betreffen oorspronkelijke 2- en 3-legsels waarvan één resp. twee eieren zijn geschud of geprikt (1966 en 1967) of één resp. twee jongen direct na het uitkomen zijn verwijderd (1968).

Notes. The figures between parentheses show the initial number of young on which each percentage is based.

The experimental broods concern initial c/2 and c/3 from which one c.q. two eggs were shaken or pricked (1966, 1967) or one c.q. two chicks were removed shortly after hatching (1968).

in 1966 diverse jongen verregend in hun schuilhoekjes liggen en veronderstellen op grond daarvan dat er van sommige oude vogels, als deze eenmaal één of twee jongen onder hun hoede hebben, onvoldoende prikkels uitgaan naar de overige jongen om zich bij hen te voegen en dat de jongen daardoor bij hevige slagregens te snel of te hevig afkoelen.

6b. Wekelijkse sterftcijfers

Tabel 10 geeft een overzicht van de wekelijkse sterftcijfers (aantal jongen dat in een bepaalde week is gestorven gedeeld door het aantal jongen dat aan het begin van die week in leven was $\times 100\%$). Omdat in 1966 de broedselgrootte een duidelijke invloed had op de mortaliteit van de jongen (zie blz. 22), zijn voor dat jaar de gegevens gesplitst naar broedselgrootte. De leeftijd waarop de jongen zijn doodgegaan was in een aantal gevallen niet meer exact vast te stellen. Deze is dan op grond van de grootte van de kuikens (of de resten) geschat. Een moeilijkheid bij de berekening van de sterftcijfers vormde de groep kuikens waarvan het uiteindelijke lot niet met zekerheid bekend is. Wij hebben echter aangenomen dat de jongen die in de vijfde of zesde week nog levend in de kolonie werden gezien ook het vliegvlugge stadium hebben bereikt, hetgeen vermoedelijk voor vrijwel alle kuikens het geval zal zijn geweest, gezien het zeer kleine aantal jongen dat in deze weken werd dood gevonden. Er rest dan evenwel nog een aantal kuikens, dat in de eerste vier levensweken voor het laatst is waargenomen en waarvan dus niet met zekerheid bekend is of deze zijn gestorven of niet. In andere meeuwenstudies worden de jongen die in de eerste levensweken van het kuikenstadium worden vermist vrijwel steeds beschouwd als te zijn gestorven. Wij hebben dit niet gedaan, omdat de kuikens in de dichte duindoornbosjes en diepe konijnholen zulke goede schuilgelegenheden hadden dat een deel voor ons onvindbaar of onbereikbaar was. Om deze reden kunnen slechts de grenzen waarbinnen de sterftcijfers hebben gelegen worden gegeven. De minimum-waarde in een bepaalde week betreft dan het aantal kuikens dat in die week is dood gevonden, gedeeld door het aantal kuikens dat aan het begin van die week met zekerheid nog in leven was plus het aantal kuikens dat mogelijk nog in leven was (dit zijn de kuikens die in de voorafgaande weken voor de laatste maal werden waargenomen; deze kunnen nog in leven zijn, maar zeker is dat niet), $\times 100\%$. De maximum-waarde, die het sterftcijfer in een bepaalde week kan aannemen, is het aantal kuikens dat in die week werd dood gevonden plus het aantal dat in die week voor de laatste keer werd gezien (deze kunnen alle nog in die week zijn gestorven, maar zeker is dat niet), gedeeld door het aantal jongen dat aan het begin van de week met zekerheid nog in leven was $\times 100\%$.

Door het grote aantal kuikens waarvan het uiteindelijke lot niet met zekerheid bekend is, is de range waarbinnen de sterftcijfers moeten hebben gelegen vrij groot.

Tabel 10. Wekelijkse sterftcijfers der kuikens (in procenten) in 1966-1969.
 Table 10. Weekly mortality rates (in percents) of Herring Gull chicks on Terschelling in 1966-1969.

Leeftijd Age	Jaar en oorspronkelijke broedselgrootte Year and initial brood size									
	1966		1967		1968		1969			
	(b/3)		(b/2-b/1)		(b/3-b/1)		(b/3-b/1)		(b/3-b/1)	
	min.	max.	min.	max.	min.	max.	min.	max.	min.	max.
Week 1	25,8 (89)	30,3 (89)	7,4 (95)	18,9 (95)	7,7 (220)	22,7 (220)	2,9 (278)	19,1 (278)	6,3 (367)	29,4 (367)
Week 2	6,1 (66)	6,5 (62)	2,3 (88)	5,2 (77)	3,9 (203)	6,5 (170)	0,7 (270)	4,0 (225)	1,7 (344)	4,2 (259)
Week 3	3,2 (62)	6,9 (58)	0,0 (86)	16,4 (73)	0,0 (195)	2,5 (159)	1,1 (268)	3,2 (216)	0,9 (338)	4,8 (248)
Week 4	0,0 (60)	25,9 (54)	2,3 (86)	26,2 (61)	1,5 (195)	3,2 (155)	0,4 (265)	4,3 (209)	2,1 (335)	7,2 (236)
Week 5	1,7 (60)	2,5 (40)	0,0 (84)	0,0 (45)	0,5 (192)	0,7 (150)	0,4 (264)	0,5 (200)	0,0 (328)	0,0 (219)
Week 6	0,0 (59)	0,0 (39)	0,0 (84)	0,0 (45)	0,5 (191)	0,7 (149)	0,4 (263)	0,5 (199)	0,0 (328)	0,0 (219)

Opm. De getallen tussen haakjes geven het aantal kuikens aan dat aan het begin van iedere week verondersteld is nog in leven te zijn.

De minimum-waarde in een bepaalde week betreft het aantal kuikens dat in die week is dood gevonden gedeeld door het aantal kuikens dat aan het begin van die week met zekerheid nog in leven was plus het aantal dat mogelijk nog in leven was (dit zijn de kuikens die in de voorafgaande weken voor de laatste maal werden waargenomen; deze kunnen nog in leven zijn, maar zeker is dat niet) $\times 100\%$.

De maximum-waarde in een bepaalde week betreft het aantal kuikens dat in die week is dood gevonden plus het aantal dat in die week voor de laatste keer werd gezien (deze kuikens kunnen alle in die week zijn gestorven, maar zeker is dat niet) gedeeld door het aantal jongen dat aan het begin van die week met zekerheid nog in leven was $\times 100\%$.

De resultaten van de experimentele broedsels (1966-1968) zijn in de gegevens inbegrepen.

Notes. The figures between parentheses show the number of chicks assumed to be alive at the beginning of each week.

The minimum mortality rate is the number of chicks found dead each week divided by the number known to be alive at the beginning of that week plus the number missing in the previous weeks (these chicks may be alive at the beginning of that particular week, but this is not certain) $\times 100\%$.

The maximum mortality rate is the number of chicks found dead and missing each week (the latter may have died that week, but this is not certain) divided by the number known to be alive at the beginning of that week $\times 100\%$.

The data of the experimental broods (1966-1968) have been included.

De gegevens in Tabel 10 wijzen er op dat het sterftcijfer gedurende het kuikenstadium niet gelijk is, maar het hoogst is in de eerste levensweek en dan sterk afneemt. Dit is in overeenstemming met de resultaten die bij deze soort zijn gevonden door Paynter (1949) in Canada, Brown (1967c) in Engeland, Kadlec & Drury (1968) en Kadlec *et al.* (1969) langs de oostkust van de Verenigde Staten, bij de Kleine Mantelmeeuw in Engeland door Brown

(1967c), bij *Larus glaucescens*, *Larus delawarensis* en *Larus californicus* in Canada door Vermeer (1970) en bij *Larus dominicanus* in Nieuw-Zeeland door Fordham (1964b). Daarentegen meende Harris (1964) op grond van de leeftijdsverdeling van de dode kuikens die hij vond, dat de sterftekans voor de Zilvermeeuwen op Skomer, Wales, gedurende het gehele kuikenstadium gelijk was. Vermeer (1970) heeft er reeds op gewezen dat deze conclusie aanvechtbaar is, omdat Harris bij zijn berekening geen rekening heeft gehouden met de jongen die tijdens het kuikenstadium werden vermist.

Uit Tabel 10 blijkt verder dat de hoge mortaliteit in 1966 onder de jongen uit de 3-broedsels voornamelijk het gevolg is geweest van een hoog sterftecijfer gedurende de eerste levensweek, de meest kwetsbare periode gedurende het kuikenstadium.

6c. Doodsoorzaken

Het was veelal een hachelijke zaak om voor de dood gevonden jongen met zekerheid een doodsoorzaak aan te geven. De kuikens werden oppervlakkig in het veld bekeken. Nader onderzoek in het laboratorium is nimmer gedaan. Bovendien waren de vogels in diverse gevallen reeds te lang dood om de juiste oorzaak nog te achterhalen. De hierna vermelde gegevens van de jongen uit het proefterrein worden daarom onder voorbehoud gegeven.

Dood in nest: deze categorie omvat alle kuikens (14: resp. 6, 4, 1 en 3 in de achtereenvolgende jaren) die direct na het uitkomen of korte tijd daarna dood in het nest werden aangetroffen zonder dat een duidelijke doodsoorzaak viel te onderkennen.

Plat in nest: 7 (2, 3, 2 en 0) pasgeboren kuikens werden platgedrukt in het nest aangetroffen. Wij veronderstellen dat deze jongen na het uitkomen als gevolg van een te sterke broeddrang van de oudervogel zijn doodgedrukt.

Lichaamsgebreken: 2 (0, 1, 1 en 0) kuikens werden dood gevonden met duidelijke pootgebreken.

Ziekte: in 1966 werden 4 kuikens dood gevonden met zwarte, soms ook opgezwollen ogen (ook elders in de kolonie vonden we in dat jaar diverse van dergelijke jongen). Later hebben wij dit beeld nimmer meer gezien. Zoals reeds eerder werd opgemerkt was 1966 opvallend nat en koud. Mogelijk houdt het voorkomen van deze ziekte (welke?) hiermede verband.

Slecht weer: in 1966 werden 13 kuikens korte tijd na hevige slagregens dood gevonden. In latere jaren hebben we alleen in 1969 nog eens een jong gevonden dat vermoedelijk als gevolg van slecht weer om het leven was gekomen.

Verdronken en verstrikt in vegetatie: een kuiken dat in 1967 dood werd aangetroffen in een uitloper van de Eerste Slenk beschouwen wij als te zijn verdronken. Een ander kuiken vond in 1969 vermoedelijk de dood doordat het met de poten in de vegetatie verstrikt was geraakt.

Gepikt door soortgenoten: 14 (4, 2, 1 en 7) dode jongen waren door soort-

genoten gepikt, vaak alleen aan de kop, maar soms ook elders. Het is, behalve in enkele gevallen waarbij de pikwonden reeds tijdens het leven waren geconstateerd, echter zeer de vraag of deze wonden de doodsoorzaak zijn geweest. Het is heel goed mogelijk dat de verwondingen pas zijn aangebracht toen de jongen al waren gestorven, zoals ook wel door Parsons (1971) is vastgesteld.

Predatie: zowel in 1967 (3) als in 1969 (7) werden pootjes met kleurringen in braakballen of los uitgebraakt in de meeuwenkolonie gevonden. Het betrof hier steeds de resten van kleine kuikens (meestal minder dan een week oud). Het is ook in deze gevallen de vraag of de jongen voor een deel niet pas zijn gepakt nadat deze reeds waren gestorven.

In 1968 werden 2 en in 1969 4 jongen gevonden die vermoedelijk door Egels waren aangevreten (en ook gedood?). Deze jongen vertoonden een karakteristiek beeld (vgl. Kruuk 1964 en Brown 1967c). Altijd was de buikholte vanaf de achterzijde geheel of gedeeltelijk leeggegeten, soms was ook aan de dijen geknaagd. In extreme gevallen vonden wij alleen de wervelkolom met de kop, vleugels en poten eraan.

Oorzaak niet duidelijk of onbekend: van 55 (12, 21, 8 en 14) vers en vrij vers dood gevonden jongen (41,4% van het totaal aantal dood gevonden jongen) kon de doodsoorzaak niet worden vastgesteld.

Ten slotte werden van 5 (0, 2, 1 en 2) kuikens de resten gevonden, zonder dat daarbij nog een doodsoorzaak kon worden vastgesteld.

In diverse andere meeuwenkolonies vormen kannibalisme en predatie door andere meeuwensoorten een belangrijk aandeel in de totale kuikenmortaliteit (Paynter 1949, Vermeer 1963, Drent *et al.* 1964, Fordham 1964b, Harris 1964, Brown 1967c, Kadlec *et al.* 1969, Parsons 1969, 1971, Fordham (1970). Op Terschelling is dat niet het geval. Daar bedraagt deze doodsoorzaak slechts 18% van het totaal aantal dood gevonden kuikens.

6d. Effect van legsel- en broedselgrootte op de overlevingskans van de kuikens

Tabel 11 geeft een overzicht van het aantal jongen dat in 1967-1969 met zekerheid vliegvlug werd, verdeeld naar de oorspronkelijke legsel- en broedselgrootte.

Uit de Tabel blijkt dat de broedselgrootte in 1967-1969 geen aantoonbare invloed had op het percentage jongen dat het vliegvlugge stadium bereikte. Noch de verschillen (gegevens voor 1967-1969 gecombineerd) tussen de drie broedselgroottes afkomstig uit oorspronkelijke 3-legsels, noch het verschil tussen de twee broedselgroottes afkomstig uit oorspronkelijke 2-legsels zijn statistisch significant. Ook de verschillen tussen de experimentele 1-broedsels en de natuurlijke 1-, 2- en 3-broedsels uit overeenkomstige legselgroottes zijn statistisch niet significant. Dit komt overeen met het beeld dat wij uit de mortaliteitscijfers voor 1967-1969 hebben gevonden (zie blz. 22).

Tabel 11. Aantal vliegvlugge jongen in 1967-1969, uitgedrukt in procenten van het aantal uitgekomen jongen, in relatie tot oorspronkelijke legsel- en broedsel-grootte.

Table 11. *Fledging success (percentage of hatched young known to have reached the age of 6 weeks) of Herring Gulls on Terschelling in 1967-1969 in relation to initial clutch and brood sizes.*

Oorspronkelijke aantal eieren <i>Initial clutch size</i>	Oorspronkelijke aantal jongen <i>Initial brood size</i>											
	1967			1968			1969			1967-1969		
	3	2	1	3	2	1	3	2	1	3	2	1
3	58,0 (81)	65,2 (46)	57,1 (7) 63,6* (44)	58,0 (138)	63,0 (46)	66,7 (3) 62,7* (59)	56,3 (231)	61,0 (82)	57,1 (7)	57,1 (450)	62,6 (174)	58,8 (17) 63,1* (103)
2		53,1 (32)	22,2 (9)		50,0 (16)	100 (2) 76,9* (13)		50,0 (32)	53,8 (13)		51,3 (80)	45,8 (24) 76,9* (13)
1			0,0 (1)			0,0 (1)			0,0 (2)			0,0 (4)

Opm. De getallen tussen haakjes geven het aantal uitgekomen jongen aan waarop ieder percentage is gebaseerd.

Het getal met een * uit 1967 heeft betrekking op oorspronkelijke 3-legsels waarvan twee eieren zijn geschud. De getallen met een * uit 1968 betreffen oorspronkelijke 2- en 3-legsels waarvan één resp. twee kuikens direct na het uitkomen zijn verwijderd.

Notes. *The figures between parentheses show the initial number of young on which each percentage is based.*

The 1967 datum marked with an asterisk relates to initial c/3 artificially changed into b/1 by shaking two eggs. The 1968 data with an asterisk relate to initial c/2 and c/3 from which one c.q. two young were removed shortly after hatching.

Het percentage jongen dat met zekerheid vliegvlug werd beliep in 1967-1969 gemiddeld 58,7% (van 641 uitgekomen eieren) voor kuikens uit oorspronkelijke 3-legsels, 50,0% (van 104 uitgekomen eieren) voor kuikens uit oorspronkelijke 2-legsels (in beide gevallen zijn de resultaten van de experimentele broedsels buiten beschouwing gelaten) en 0% (van 4 uitgekomen eieren) voor kuikens uit oorspronkelijke 1-legsels (zie Tabel 12). Het verschil tussen de 3-legsels enerzijds en de 2- en 1-legsels anderzijds is statistisch juist significant ($0,025 < P < 0,05$). Dit zou er op kunnen duiden dat de overlevingskansen van kuikens uit 2- en 1-legsels kleiner is dan van kuikens uit 3-legsels. Het verschil kan echter geheel worden teruggevoerd op de invloed van de legdatum op de legselgrootte en het broedsucces. Het aantal 2- en 1-legsels neemt aan het einde van het seizoen toe (zie blz. 9), terwijl de overlevingskansen van de pasgeboren kuikens in de loop van het seizoen juist afneemt (zie blz. 29), hetgeen resulteert in een gemiddeld lager broedsucces voor de 2- en 1-legsels dan voor de 3-legsels. Wanneer de resultaten van de 2-legsels worden vergeleken met die van 3-legsels van overeenkomstige legdata, is er geen noemenswaardig verschil (Tabel 12). Het aantal natuurlijke 1-legsels is te gering om

Tabel 12. Seizoenvariëaties in het aantal vliegvlugge jongen, uitgedrukt in procenten van het aantal uitgekomen jongen, in 1967-1969.

Table 12. Seasonal variations in fledging success (percentage of hatched young known to have reached the age of 6 weeks) of Herring Gulls on Terschelling in 1967-1969.

Datum eerste ei Date of laying of first egg						Totaal Total
	Vóór 11 mei To 11 May	11-15 mei 11-15 May	16-20 mei 16-20 May	21-25 mei 21-25 May	Vanaf 26 mei After 25 May	
3-legsels:						
c/3:						
1967	72,7 (11)	75,8 (33)	55,3 (38)	55,3 (38)	42,9 (14)	60,4 (134)
1968	85,7 (14)	61,4 (57)	59,7 (62)	58,3 (36)	33,3 (18)	59,4 (187)
1969	65,1 (63)	63,8 (69)	65,3 (72)	46,1 (89)	40,7 (27)	57,5 (320)
1967-1969	69,3 (88)	65,4 (159)	61,0 (172)	50,9 (163)	39,0 (59)	58,7 (641)
2-legsels:						
c/2:						
1967-1969	66,7 (3)	88,2 (17)	53,8 (26)	59,4 (27)	16,1 (31)	50,0 (104)
1-legsels:						
c/1:						
1967-1969	—	—	—	—	0,0 (4)	0,0 (4)
Experimentele 1-broedsels (uit oorspronkelijke 3-legsels): Artificial one-chick broods (initial clutch size three eggs):						
1967-1968	71,4 (14)	73,3 (15)	66,7 (45)	60,9 (23)	0,0 (6)	63,1 (103)
Experimentele 1-broedsels (uit oorspronkelijke 2-legsels): Artificial one-chick broods (initial clutch size two eggs):						
1968	100 (1)	100 (2)	83,3 (6)	—	50,0 (4)	76,9 (13)

Opm. De getallen tussen haakjes geven het aantal uitgekomen jongen aan waarop ieder percentage is gebaseerd.

De experimentele 1-broedsels uit 1967 betreffen oorspronkelijke 3-legsels waarvan twee eieren zijn geschud, die uit 1968 oorspronkelijke 2- en 3-legsels waarvan één resp. twee kuikens direct na het uitkomen zijn verwijderd.

Notes. The figures between parentheses show the initial number of young on which each percentage is based.

The artificial one-chick broods in 1967 relate to initial c/3 changed into b/1 by shaking two eggs, those in 1968 to initial c/2 and c/3 from which one c.q. two young were removed shortly after hatching.

in de beschouwing te betrekken.

Gegevens over de invloed van broedsel- en legselgrootte op de overlevingskansen van de kuikens zijn te vinden bij Harris (1969) voor de Zilvermeeuw in Wales, bij Brown (1967c) voor de Zilvermeeuw en Kleine Mantelmeeuw op Walney Island, Engeland, bij Paynter (1949) voor de Zilvermeeuw in Canada, bij Kadlec & Drury (1968) voor de Zilvermeeuw langs de oostkust van de Verenigde Staten, bij Vermeer (1963) voor *Larus glaucescens* in

Canada en bij Coulter (1973) voor *Larus occidentalis* in Californië. Geen van deze onderzoekers geeft echter de overlevingskans van de jongen verdeeld naar legsel- en broedselgrootte op, zodat de gegevens niet geheel vergelijkbaar zijn met die van Terschelling. Paynter, Harris, Brown en Coulter gaan uit van het oorspronkelijke aantal jongen in het nest, Kadlec & Drury en Vermeer van het oorspronkelijke aantal eieren, maar behalve Harris en Coulter komen allen tot de conclusie dat de legsel- c.q. broedselgrootte geen invloed heeft op de overlevingskans van de kuikens. Volgens Harris zouden de 2-broedsels in Wales een iets beter broedsucces hebben dan de 3- en 1-broedsels. De verschillen die hij vond zijn echter gering en niet significant. De gegevens van Coulter wijzen op een afname van het broedsucces van kleine naar grote (supernormale) broedsels.

6e. Effect van de legdatum op de overlevingskans van de kuikens

Tabel 12 geeft een overzicht van het aantal jongen dat in 1967-1969 met zekerheid het vliegvlugge stadium bereikte, gesplitst naar legselgrootte en naar de legdatum van het eerste ei in de betreffende nesten.

Uit de Tabel blijkt, dat het aantal jongen dat vliegvlug werd, voor alle legselgroottes afneemt van vroege naar late legsels. Voor de 3-legsels neemt het af van 69,3% naar 39,0%; voor de 2-legsels van 88,2% voor kuikens uit nesten waarvan het eerste ei tussen 11 en 15 mei is gelegd, naar 16,1%; voor de experimentele 1-broedsels uit oorspronkelijke 3-legsels van 71,4% voor de vroegste kuikens en 73,3% voor de jongen uit nesten waarvan het eerste ei tussen 11 en 15 mei is gelegd, naar 0% en voor de experimentele 1-broedsels uit oorspronkelijke 2-legsels van 100% naar 50,0%.

Variaties in overlevingskans tussen kuikens die in verschillende perioden van het seizoen zijn geboren, zijn bij diverse grote meeuwensoorten vastgesteld, maar de trend is niet overal dezelfde. Een afname van de overlevingskans van vroege naar late jongen, zoals wij op Terschelling vonden, werd ook gevonden door Brown (1967c) op Walney, Engeland, voor de Kleine Mantelmeeuwen die in open terrein broedden. De gegevens van Paynter (1949) uit Canada en van Paludan (1951) uit de Oostzee passen eveneens in deze trend. Vermeer (1970) vond bij *Larus glaucescens* in Canada echter alleen een geringere overlevingskans voor de zeer late jongen.

Voor de Zilvermeeuwen op Walney en op het eiland May, Schotland, vonden Brown (1967c) en Parsons (1971) een toename van de overlevingskans, gevolgd door een afname. Dit vond Brown ook voor de Kleine Mantelmeeuwen die tussen de hogere vegetatie broedden.

In sterk contrast met deze resultaten is de toename die Harris (1969) op Skomer, Wales, vond, maar zijn resultaten zijn waarschijnlijk beïnvloed door de gebruikte waarnemingsmethode. Volgens Harris (1964) bereikten in 1962 minstens 80 jongen uit zijn proefnesten het vliegvlugge stadium. Dit zijn

dezelfde vogels die Harris (1969) in zijn Tabel 2 opvoert (al bedraagt het totaal aantal jongen dat vliegvlug werd daar 77). Deze jongen werden tussen 20 juli en 18 augustus van hetzelfde jaar 's nachts op Skomer teruggevangen. Harris (1964) vermeldt daarbij dat „many birds however had left the colonies by then”. Aangezien de periode van terugvangst viel in de periode dat de later geboren jongen het vliegvlugge stadium bereikten, is het waarschijnlijk dat de kans om in de periode van 20 juli tot 18 augustus in of nabij de broedkolonie te worden teruggevangen voor deze meeuwen groter was dan voor de meeuwen die vroeger in het seizoen waren geboren. Wij menen dan ook dat de trend die Harris (1969) vond niet reëel is.

6f. Effect van de volgorde waarin de eieren worden gelegd en van het eivolume op de overlevingskansen van de kuikens

Tabel 13 geeft het percentage jongen dat in 1967-1969 met zekerheid vliegvlug werd in relatie tot de volgorde waarin de eieren zijn gelegd. Daar deze volgorde niet voor alle eieren bekend was, zijn de totaal aantallen in deze Tabel kleiner dan in de twee vorige.

Tabel 13. Aantal vliegvlugge jongen in 1967-1969, uitgedrukt in procenten van het aantal uitgekomen jongen, in relatie tot de volgorde waarin de eieren zijn gelegd.

Table 13. *Fledging success (percentage of hatched young known to have reached the age of 6 weeks) of Herring Gulls on Terschelling in 1967-1969 in relation to the laying sequence of the eggs.*

	Volgorde eieren <i>Laying sequence of eggs</i>			
	a ei <i>a egg</i>	b ei <i>b egg</i>	c ei <i>c egg</i>	
1967	76,0 (25)	52,2 (23)	52,6 (19)	42,9* (7)
1968	71,4 (28)	66,7 (27)	50,0 (30)	56,3* (16)
1969	70,0 (50)	72,7 (44)	49,0 (51)	41,2* (34)
1967-1969	71,8 (103)	66,0 (94)	50,0 (100)	45,6* (57)

Opm. De getallen tussen haakjes geven het aantal uitgekomen jongen aan waarop ieder percentage is gebaseerd.

De getallen met een * hebben betrekking op legsels waarvan de volgorde van de eerste twee eieren niet bekend is.

Notes. *The figures between parentheses show the initial number of young on which each percentage is based.*

Data marked with an asterisk relate to clutches of which the sequence of laying of the first two eggs is unknown.

Uit de Tabel blijkt dat de overlevingskansen van de jongen niet gelijk is. In de legsels waarvan de volgorde van alle drie eieren bekend is bereikte ge-

middeld 71,8% (70,0-76,0%) van de jongen uit de a-eieren met zekerheid het vliegvlugge stadium, 66,0% (52,2-72,7%) van de jongen uit de b-eieren en 50,0% (49,0-52,6%) van de jongen uit de c-eieren. De verschillen tussen a, b en c (gegevens van 1967-1969 gecombineerd) zijn statistisch zeer significant ($P < 0,005$). Het verschil tussen a en b is niet significant.

In de 3-legsels waarvan de volgorde van leggen van de eerste twee eieren niet bekend is, maar dat van het derde ei wel, bereikte gemiddeld 45,6% (41,2-56,3%) van de jongen uit de c-eieren met zekerheid het vliegvlugge stadium tegen 61,9% (57,5-70,3%) van de jongen uit de a- en b-eieren samen. Het verschil tussen de jongen uit de c-eieren en de jongen uit de a- en b-eieren samen is juist significant ($P < 0,05$). Het verschil tussen de jongen uit de beide groepen c-eieren is, evenals dat tussen de kuikens uit de twee groepen a- en b-eieren, niet significant.

De kuikens uit de c-eieren hebben na de geboorte dus een statistisch kleinere overlevingskans dan hun nestgenoten uit de a- en b-eieren, zoals ook door Parsons (1969) is gevonden voor Zilvermeeuwen op het eiland May, Schotland. Uit het onderzoek van Parsons (1969, 1970) is gebleken dat ten minste twee factoren tot dit verschil bijdragen, namelijk de geringere grootte van het c-ei en het feit dat dit ei gemiddeld ca. 1 dag later dan het b-ei en 1-2 dagen later dan het a-ei uitkomt.

Tabel 14 geeft een overzicht van de overlevingskans van de jongen waarvoor zowel de legvolgorde als de grootte van de eieren bekend is. Daar de grootste mortaliteit plaats vindt in de eerste week na het uitkomen (zie blz. 24), is in de Tabel de overlevingskans gedurende de eerste levensweek gegeven.

Tabel 14. Samenhang tussen het eivolume en de overlevingskans van de kuikens tijdens de eerste levensweek (percentage kuikens dat met zekerheid 1 week oud werd) in 1969.

Table 14. Chick survival during the first week after hatching (percentage of chicks known to have reached the age of at least one week) in relation to egg volume in Herring Gulls on Terschelling in 1969.

Volgorde eieren <i>Laying sequence of eggs</i>	Eivolume (cc) <i>Egg volume (cc)</i>			
	69-80	80-90	90-100	100-110
a ei	33	78	95	100
a egg	(3)	(27)	(19)	(2)
b ei	—	77	88	100
b egg		(22)	(17)	(4)
c ei	52	58	80	—
c egg	(21)	(52)	(10)	

Opm. De getallen tussen haakjes geven het aantal uitgekomen jongen aan waarop ieder percentage is gebaseerd.

Note. The figures between parentheses show the initial number of chicks on which each percentage is based.

Uit Tabel 14 blijkt dat ook op Terschelling de overlevingskans van de jongen positief gecorreleerd is met het volume van de eieren. Wanneer men

echter de overlevingskans van de jongen uit de c-eieren vergelekt met die van de jongen uit de a- en b-eieren van overeenkomstig volume blijft er een verschil. Hieruit blijkt dat ook op Terschelling minstens twee factoren bijdragen tot het verschil in overlevingskans. Het lijkt er evenwel op dat op Terschelling het grootteverschil tussen de eieren relatief minder bijdraagt tot het verschil in overlevingskans van de kuikens dan op het eiland May (zie ook Coulter 1973). Waarschijnlijk is dit vooral het gevolg van een geringer grootteverschil tussen de eieren op Terschelling.

7. TOTALE BROEDSUCCES

Tabel 15 geeft een overzicht van het totale broedsucces in 1967-1969. Uit de Tabel blijkt dat er in 1967-1969 gemiddeld minstens 1,21 (1967: 1,20; 1968: 1,27 en 1969: 1,18) jong per broedpaar vliegvlug werd. Deze aantallen zijn zeker hoger geweest, omdat van de kuikens waarvan het uiteindelijke lot niet met zekerheid bekend is, een deel in de vijfde of zesde week

Tabel 15. Overzicht van het totale broedsucces in 1967-1969.

Table 15. Overall reproductive success of Herring Gulls on Terschelling in 1967-1969.

	Gemiddelde produktie per nest <i>Mean production per nest</i>			
	Eieren <i>Eggs</i>	Kuikens <i>Chicks</i>	Vliegvlugge jongen <i>Fledged young</i>	
1967	2,69	2,06	1,20	(1,39)
1968	2,78	2,17	1,27	(1,50)
1969	2,76	2,09	1,18	(1,25)
1967-1969	2,74	2,10	1,21	(1,35)

Opm. Vliegvlugge jongen: de eerste kolom betreft het aantal jongen dat met zekerheid vliegvlug werd; de tweede kolom omvat zowel deze jongen als de kuikens, waarvan dit wordt verondersteld. De laatste betreffen kuikens, die in de vijfde of zesde week nog in de kolonie zijn gezien en daarna gedurende deze weken niet zijn doodgevonden.

Legsel- en broedselgrootte zijn gebaseerd op gegevens uit Tabel 2 en 5, het aantal vliegvlugge jongen in de eerste kolom op gegevens uit Tabel 11.

De gegevens betreffende uitkomstsucces (1967) en het percentage vliegvlugge jongen (1967-1968) van de experimentele 1-broedsels zijn hier buiten beschouwing gelaten.

Notes. The first column of fledged young shows the numbers of young known to have reached the age of 6 weeks; the second column also includes chicks assumed to have reached that age. The latter young include all chicks seen alive in week 5 or 6, and not found dead later in these weeks.

Clutch and brood sizes are based on data from Tables 2 and 5, the number of fledged young in the first column on data from Table 11.

The data concerning hatching success (1967) and fledging success (1967-1968) from artificial one-chick broods are omitted.

nog in de kolonie werd gezien. Wij hebben er hiervoor al op gewezen dat deze kuikens vrijwel zeker alle vliegvlug zijn geworden. Wanneer wij deze jongen mede in de berekeningen betrekken, werd in 1967-1969 gemiddeld minstens 1,35 (1967: 1,39; 1968: 1,50 en 1969: 1,25) jong per paar vliegvlug en wanneer

we veronderstellen dat in 1969 van de kuikens waarvan het uiteindelijke lot niet met zekerheid bekend is niet 3,3%, maar 10,0% van het oorspronkelijke aantal jongen in week 5 of 6 nog in leven was, zoals in 1967 en 1968 gemiddeld het geval was (zie voor argumentatie blz. 21), dan is in 1969 minstens 1,39 en in 1967-1969 gemiddeld minstens 1,41 jong per paar vliegvlug geworden.

In 1966 werd vrijwel zeker minstens 1,07 jong per paar vliegvlug (aantal in begin van week 5 nog in leven minus het aantal in week 5 en 6 doodgevonden). In werkelijkheid is ook dit aantal hoger geweest, omdat wij in 1966 het onderzoek zo vroeg hebben moeten beëindigen dat een aantal kuikens nog geen 5 weken oud was toen wij het eiland verlieten.

Het totale broedsucces is op Terschelling vrij hoog vergeleken met andere kolonies in Noordwest-Europa (Wales: ca. 0,5 jong per paar, Harris 1964; Walney Island, Engeland: ten hoogste 1 jong per paar, maar vermoedelijk minder, Brown 1967c; Isle of May, Schotland: 0,67 jong per paar, Parsons 1971; Ierse Zee: 0,87 en 1,17 jong per paar (3 kolonies met minder dan 15 broedparen hadden echter een geringer succes), Darling 1938; Wilhemshaven: 0,4-0,9, gemiddeld over 8 jaren 0,7 jong per paar, Drost *et al.* 1961; Oostzee: ca. 0,5 jong per paar, Paludan 1951; alleen in Finland werd een hogere waarde dan op Terschelling gevonden, namelijk 1,8-1,9 jong per paar, Bergman 1965). Voor de produktie van 61 „kolonie-jaren” (bijna 13.000 nesten) langs de oostkust van de Verenigde Staten vonden Kadlec & Drury (1968) gemiddeld $1,06 \pm 0,36$ (standaardafwijking) jong per paar. De meeste waarden lagen echter tussen de 0,8 en 1,4 jong per paar. Sommige kolonies produceerden evenwel niet meer dan 0,2 jong per paar, terwijl andere wel 1,7 jong per paar opleverden (Drury & Nisbet 1969). Keith (1966) vond in een kolonie in de Verenigde Staten, die met een hoge concentratie DDT was belast, 0,3 à 0,4 jong per paar en Paynter (1949) in een kolonie in Canada 0,9 jong per paar.

Hoge cijfers zijn ook van andere grote meeuwensoorten bekend. De hoogste waarden die wij voor afzonderlijke jaren in de literatuur vonden waren 1,7 (gemiddeld over 5 jaren echter slechts 1,13) jong per paar voor *Larus glaucescens* in Canada (Vermeer 1970) en 1,8 (gemiddelde voor 9 kolonies echter 1,4) jong per paar voor *Larus dominicanus* in Nieuw-Zeeland (Fordham 1970).

Het gunstige succes op Terschelling is voornamelijk het gevolg van de geringe verliezen die tijdens het kuikenstadium optreden. De variaties in legselgrootte tussen de diverse zilvermeeuwenkolonies zijn betrekkelijk gering. Het is zelfs de vraag of de verschillen reëel zijn en niet slechts een weerspiegeling van verschillen in de gebruikte onderzoeksmethodes. Het uitkomstsucces is aan grotere variaties onderhevig dan de legselgrootte. Het succes is op Terschelling niet ongunstig, maar toch niet zo groot dat hieruit het hoge totale broedsucces geheel zou kunnen worden verklaard. In feite neemt zowel de legselgrootte als het uitkomstsucces op Terschelling een intermediaire plaats

in de reeks van waarden in die elders zijn gevonden. Daarentegen is het percentage jongen dat het vliegvlugge stadium bereikt op Terschelling hoger dan veelal elders het geval is.

7a. Effect van de legdatum op het totale broedsucces

Tabel 16 geeft een overzicht van de variatie van het totale broedsucces in de loop van het broedseizoen.

Uit de Tabel blijkt dat het totale succes afneemt van minstens 1,68 vliegvlug jong per nest voor de vroegste legsels tot minstens 0,41 jong per nest voor de late legsels. De afname is het resultaat van een afname van de legselgrootte, het uitkomstsucces en het percentage jongen dat het vliegvlugge stadium bereikt, maar de bijdrage van de laatste factor is het grootst.

Kadlec & Drury (1968) vonden in sommige kolonies langs de oostkust van de Verenigde Staten het hoogste succes bij meeuwen die in het midden van het seizoen legden. In slechts één kolonie vonden zij een afname vanaf het begin van het seizoen.

Tabel 16. Seizoenvariëaties in het totale broedsucces per nest in 1966-1969.

Table 16. Seasonal variations in overall reproductive success per nest of Herring Gulls on Terschelling in 1966-1969.

	Datum eerste ei <i>Date of laying of first egg</i>				
	Vóór 11 mei <i>To 11 May</i>	11-15 mei <i>11-15 May</i>	16-20 mei <i>16-20 May</i>	21-25 mei <i>21-25 May</i>	Vanaf 26 mei <i>After 25 May</i>
Aantal eieren <i>Number of eggs laid</i>	2,90	2,90	2,87	2,78	2,25
Aantal kuikens <i>Number of chicks hatched</i>	2,42	2,37	2,30	2,07	1,38
Aantal vliegvlugge jongen <i>Number of young fledged</i>	1,68	1,59	1,39	1,07	0,41

Opm. Legsel- en broedselgrootte zijn gebaseerd op gegevens van 1966-1969 (Tabel 3 en 6), het aantal vliegvlugge jongen op gegevens van 1967-1969 (Tabel 12). Het aantal vliegvlugge jongen heeft betrekking op het aantal jongen dat na de 6e levensweek werd gezien of teruggemeld. De gegevens betreffende uitkomstsucces (1966-1967) en het percentage vliegvlugge jongen (1966-1968) van de experimentele 1-broedsels zijn hier buiten beschouwing gelaten.

Notes. Clutch and brood sizes are based on data from 1966-1969 (Tables 3 and 6), fledging success on data from 1967-1969 (Table 12). The numbers of fledged young relate to the numbers of chicks known to have reached the age of 6 weeks. The data concerning hatching success (1966-1967) and fledging success (1966-1968) from artificial one-chick broods are omitted.

DISCUSSIE

Een vergelijking van de resultaten van ons onderzoek met die van anderen laat zien dat er grote locale verschillen kunnen bestaan in nestdichtheid, legselgrootte, uitkomstsucces en broedsucces, en daardoor in het totale voortplantingssucces. Het totale broedsucces kan daarom op de andere Waddeneilanden heel goed verschillen van dat op Terschelling. Omdat de kolonie op Terschelling echter ongeveer de helft van de totale broedvogelbevolking van het Nederlandse Waddengebied herbergt, draagt het voortplantingssucces op dit eiland meer dan dat op een van de andere eilanden bij tot het contingent jongen dat jaarlijks in ons Waddengebied het vliegvlugge stadium bereikt.

Uit het onderzoek blijkt dat het totale broedsucces op Terschelling in de loop van het seizoen aanzienlijk daalt. Wanneer men een beeld wil hebben van het gemiddelde voortplantingssucces, is het dus noodzakelijk een representatief monster uit het gehele broedseizoen (dus inclusief vroege en late broedvogels) te nemen. Dit is tijdens ons onderzoek alleen in 1967-1969 het geval geweest, zodat alleen de resultaten uit deze drie jaren een goed beeld geven van het gemiddelde broedsucces.

Uit onze gegevens blijkt dat het totale broedsucces op Terschelling vrij groot is. De jaarlijkse aanwas van jongen is thans ongetwijfeld groter dan in de jaren dat de Zilvermeeuwen nog werden bestreden. Het grote aantal jongen dat nu jaarlijks het vliegvlugge stadium bereikt behoeft echter niet per se te leiden tot een explosieve bevolkingstoename. Het aantalsverloop van een dierpopulatie wordt niet alleen beïnvloed door het aantal jongen dat wordt geboren, maar ook door de grootte van de mortaliteit en door de omvang van de migratie.

Uit de resultaten van het Nederlandse ringonderzoek blijkt dat de Zilvermeeuwen zich meestal in of op geringe afstand van de geboortekolonie als broedvogel vestigen. De ringresultaten wijzen dan ook niet op een groot migratieoverschot van broedvogels in een bepaalde richting. Dit betekent dat het verloop van de zilvermeeuwenpopulatie van onze Waddeneilanden grotendeels wordt beïnvloed door wat er jaarlijks in het gebied wordt geboren en van de populatie dood gaat.

De resultaten van het onderzoek naar de voedselbiologie maken het niet aannemelijk dat het noorden van ons land (dat het voornaamste gebied is waarover de populatie van onze Waddeneilanden zich na het broedseizoen verspreidt) bij gelijkblijvende omstandigheden een aanzienlijk hogere winterpopulatie kan bevatten dan tijdens onze onderzoeksperiode het geval is ge-

¹⁾ Uit de enquête die het Rijksinstituut voor Natuurbeheer ieder jaar instelt onder de beheerders van de zilvermeeuwenkolonies in ons land blijkt dat het aantal broedvogels in het Waddengebied de laatste jaren weer de neiging vertoont toe te nemen. Deze enquête laat echter de niet-broedende meeuwen geheel buiten beschouwing, zodat het verloop van de totale meeuwenpopulatie sedert het einde van de zestiger jaren niet bekend is. Het is heel goed denkbaar dat het aantal adulte meeuwen is toegenomen, terwijl de totale populatie gelijk is gebleven. Meer gegevens hierover lijken gewenst.

weest (Spaans 1971). Wat er in dit gebied jaarlijks aan jongen meer bijkomt dan er aan oudere meeuwen door sterfte is afgegaan zal dus na het broedseizoen door sterfte of emigratie (wat vermoedelijk ook een hogere sterftেকans tot gevolg heeft) uit de populatie moeten verdwijnen¹⁾. Het is aan-nemelijk dat deze natuurlijke aantalsregulatie in de nazomer en herfst plaats vindt. Immers dan is de meeuwenpopulatie het grootst, terwijl de natuurlijke voedselomstandigheden snel verslechteren. Deze regulatie treft waarschijnlijk in de eerste plaats de eerste-jaars meeuwen. Bij de subadulte meeuwen, die nog niet aan het broedproces deelnemen, is de sterfte namelijk min of meer gelijk over het jaar verdeeld; bij de adulte meeuwen vindt de grootste sterfte in het broedseizoen plaats. De eerste-jaars meeuwen vertonen echter de grootste mortaliteit in de vroege herfst, aan het einde van de dispersieperiode (Spaans 1971).

Het aantal jongen dat door deze moeilijke periode heen komt is dus waar-schijnlijk bepalend voor het aantal potentiële broedvogels later. De grootte van het contingent overlevende wordt uiteindelijk bepaald door de draagkracht van het gebied waarover de populatie zich na het broedseizoen ver-spreidt. Nu er weer stemmen opgaan om de meeuwenbestrijding te hervatten (zie o.a. Hoogerwerf 1973) is het wellicht goed dat nog eens te benadrukken. Naar onze mening kan men alleen door in te grijpen in de gunstige voedsel-situatie, die de Zilvermeeuwen na het broedseizoen in de vorm van vuilnis-belten e.d. aantreffen (zie Spaans 1971), de meeuwenpopulatie, wanneer men dit althans zou wensen, met blijvend succes in aantal terugdringen.

SAMENVATTING

In 1966-1969 werd op Terschelling (Fig. 1) een onderzoek gedaan naar enkele aspec-ten van de broedbiologie van de Zilvermeeuw. In dit artikel worden gegevens vermeld over eerste-ei data (Fig. 2 en 3, Tabel 1), nestdichtheid, legselgrootte (Tabel 2 en 3), eigrootte (Tabel 4), het lot der eieren (Tabel 5-7) en dat der kuikens (Tabel 8-14) en over het totale broedsucces (Tabel 15 en 16).

Een vergelijking van onze resultaten met die van onderzoekers elders in Noordwest-Europa laat zien dat het totale broedsucces op Terschelling vrij hoog is. Vergelijkbare broedsuccessen werden echter ook gevonden in Noord-Amerika. Er wordt in de discus-sie op gewezen dat het hoge broedsucces op Terschelling niet per se behoeft te leiden tot een bevolkingsexplosie op de Waddeneilanden, omdat de bevolkingsdynamiek ook bepaald wordt door de grootte van de sterfte en de migratie. Naar aanleiding hiervan wordt in het kort ingegaan op de natuurlijke regulatie van de aantallen en de meeuwenbestrijding.

SUMMARY

1. During four consecutive years (1966-1969) some aspects of the breeding biology of the Herring Gull have been studied on the Dutch Frisian Island of Terschelling (Fig. 1).

2. The first eggs were laid in the last days of April or in the first days of May, the bulk followed in the course of May (Fig. 2). The eggs laid after the first ten-day period of June probably concern repeat clutches. In 1967, 1968, and 1969, the mean dates

¹⁾ Zie noot blz. 35.

of clutch commencement in all nests in which eggs were laid were 20.5 May $\pm$ s.d. 9.6 days, 18.9 May $\pm$ 7.1 days, and 19.0 May $\pm$ 8.3 days respectively, which is rather late in comparison with other countries in north-western Europe (Table 1). There is a positive relationship between the dates of clutch commencement in different years for nests in which eggs were found in two or more years (Fig. 3).

3. In 1967-1969 the mean nest density in area B (60,562 m²) amounted to 30.5 nests per ha.

4. In 1967-1969 the mean clutch size amounted to 2.74 eggs (Table 2). In 1966-1969 the mean clutch size was more or less constant till the 20th of May (peak of laying), but declined for clutches started later in the season (Table 3).

5. In 1969 the length and breadth of most eggs laid in the study area have been measured. The volume of the eggs was calculated using the formula $V = kLB^2$. Experimentally, for k a mean value of 0.5035 was found. The mean volume of the c-eggs (83.74 cc) was much smaller than that of the a- (89.39 cc) and b-eggs (89.15 cc).

The mean egg volumes of c/2 were 0.65-2.06 cc smaller than those of c/3 of the same laying dates. The mean volume of late c/1 was even 5.99 cc smaller than that of late c/3 (Table 4).

In c/3, the volumes of the earliest eggs were greatest, those of the latest eggs smallest, the differences being largest for the c-eggs (8.4%) and smallest for the a-eggs (3.0%) (Table 4).

6. In 1967-1969, on an average 76.5% of all eggs hatched. The main causes of egg loss were infertility and/or embryonic death and, to a lesser extent, predation.

In 1967-1969 hatching success amounted on an average to 78.8% for the eggs in c/3, 69.6% for the eggs in c/2, and 19.0% for those in c/1 (Table 5). The lower hatching success of the eggs in c/2 and c/1 mainly resulted from an increase in the number of eggs that disappeared.

In 1966-1969 hatching success decreased in the course of the season, both for c/3 and c/2, which mainly resulted from an increase in the percentages of infertile eggs and/or of eggs of which the embryo had died, and of eggs that disappeared (Table 6).

There was hardly any difference in hatching success in relation to the sequence of laying (Table 7). The data might indicate that the b- and c-eggs have a higher chance to roll outside the nest than the a-eggs. Likewise the b- and c-eggs seem to suffer a somewhat higher mortality during hatching than the a-eggs.

7. In 1967-1969, on an average at least 58.2% of the chicks are known to have reached the age of 6 weeks, i.e. fledging age (Table 8), while this is assumed for at least another 10.0% of the young (mean of 1967 and 1968). The latter were seen alive in their fifth or sixth week of life, but not observed after that age.

In 1966 (but not in 1967-1969) original b/3 suffered a significant higher chick mortality than b/2 and b/1, probably as a result of the cold and wet summer of 1966 (Table 9).

Chick mortality was highest in the first week of life (Table 10). For a large number of chicks known to have died, the cause of death was unknown. Predation and cannibalism formed only a small part of the total chick mortality (18% of all deaths noticed).

In 1967-1969 the number of chicks known to have fledged was not influenced by the original clutch and brood sizes (Table 11).

In 1967-1969 fledging success decreased for all clutch sizes from early to late young (Table 12).

Chicks hatched from c-eggs survived less well during the chick stage than chicks hatched from a- and b-eggs (Table 13). This mainly results from the higher mortality of the chicks from c-eggs during the first week of life, which is due to the smaller size of these eggs and the fact that they hatch some time after the a- and b-eggs (Table 14).

8. In 1967-1969 overall reproductive success amounted on an average to at least 1.21 young per pair, but it is assumed to have amounted to at least 1.35 young per pair (Table 15). When we disregard the year 1969, because of less intensive searching for chicks in their fifth or sixth week of life, overall reproductive success amounted to 1.41 young per pair (mean of 1967 and 1968).

In 1966-1969 overall reproductive success decreased from at least 1.68 young per pair for the earliest gulls to at least 0.41 young per pair for the latest gulls (Table 16).

9. It is argued that the numbers of young are regulated in the late summer and early autumn, when the gull population is at its maximum and the natural feeding possibilities are declining rapidly, and that the only manner to control the numbers of gulls effectively is to reduce the foraging possibilities on refuse dumps and other favourable feeding sites for gulls created directly or indirectly by man.

LITERATUUR

- Baerends, G. P., R. H. Drent, P. Glas & H. Groenewold. 1970. An ethological analysis of incubation behaviour. In: G. P. Baerends en R. H. Drent (Red.). The Herring Gull and its egg. Behaviour Suppl. 17.
- Barth, E. K. 1967. Egg dimensions and laying dates of *Larus marinus*, *L. argentatus*, *L. fuscus* and *L. canus*. Nytt Mag. Zool. 15: 5—34.
- Bergman, G. 1965. Trutarnas konkurrens förhållanden, fodobehov och relationer till andra skargardsfaglar. Zool. Revy 27: 58—77. Origineel niet gezien.
- Braaksma, S. 1967. Mededelingen over het ringonderzoek bij Zilvermeeuwen. Intern rapport Staatsbosbeheer.
- Brown, R. G. B. 1967a. Courtship behaviour in the Lesser Black-backed Gull, *Larus fuscus*. Behaviour 29: 122—153.
- 1967b. Species isolation between the Herring Gull *Larus argentatus* and Lesser Black-backed Gull *L. fuscus*. Ibis 109: 310—317.
- 1967c. Breeding success and population growth in a colony of Herring and Lesser Black-backed Gulls *Larus argentatus* and *L. fuscus*. Ibis 109: 502—515.
- Coulson, J. C. & E. White. 1958. The effect of age on the breeding biology of the Kittiwake *Rissa tridactyla*. Ibis 100: 40—51.
- 1960. The effect of age and density of breeding birds on the time of breeding of the Kittiwake *Rissa tridactyla*. Ibis 102: 71—86.
- 1961. An analysis of the factors influencing the clutch size of the Kittiwake. Proc. Zool. Soc. London 136: 207—217.
- Coulson, J. C., G. R. Potts & J. Horobin. 1969. Variation in the eggs of the Shag (*Phalacrocorax aristotelis*). Auk 86: 232—245.
- Coulter, M. C. 1973. Clutch size in the Western Gull. Ibis 115: 474.
- Darling, F. F. 1938. Bird flocks and the breeding cycle. A contribution to the study of avian sociality. Univ. Press, Cambridge. Origineel niet gezien.
- Drent, R. H. 1967. Functional aspects of incubation in the Herring Gull (*Larus argentatus* Pont.). Proefschrift R.U. Groningen. Ook verschenen in Behaviour Suppl. 17.
- G. F. van Tets, F. Tompa & K. Vermeer. 1964. The breeding birds of Mandarte Island, British Columbia. Can. Field-Nat. 78: 208—263.
- Drost, R., E. Focke & G. Freytag. 1961. Entwicklung und Aufbau einer Population der Silbermöwe, *Larus argentatus argentatus*. J. Orn. 102: 404—429.
- Drury, W. H. & I. C. T. Nisbet. 1969. Strategy of management of a natural population: the Herring Gull in New England. Proc. World Conf. Bird Hazards to aircraft (Kingston, Ontario, Sept. 1969), p. 441—454.
- Fordham, R. A. 1964a. Breeding biology of the Southern Black-backed Gull. I: Pre-egg and egg stage. Notornis 11: 3—34.
- 1964b. Breeding biology of the Southern Black-backed Gull. II: Incubation and the chick stage. Notornis 11: 110—126.
- 1970. Mortality and population change of Dominican Gulls in Wellington, New Zealand. J. Anim. Ecol. 39: 13—27.
- Goethe, F. 1937. Beobachtungen und Untersuchungen zur Biologie der Silbermöwe (*Larus a. argentatus* Pontopp.) auf der Vogelinsel Memmertsand. J. Orn. 85: 1—119.
- 1953. Experimentelle Brutbeendigung und andere Brutethologische Beobachtungen bei Silbermöwen (*Larus a. argentatus* Pontopp.). J. Orn. 94: 160—174.
- Harris, M. P. 1964. Aspects of the breeding biology of the gulls *Larus argentatus*, *L. fuscus* and *L. marinus*. Ibis 106: 432—456.
- 1969. Effect of laying date on chick production in Oystercatchers and Herring Gulls. Brit. Birds 62: 70—75.

- & W. J. Plumb. 1965. Experiments on the ability of Herring Gulls *Larus argentatus* and Lesser Black-backed Gulls *L. fuscus* to raise larger than normal broods. *Ibis* 107: 256—257.
- Hoogerwerf, A. 1973. Vragen rond de geringe aanwas van Eiders (*Somateria mollissima*) en Bergeenden (*Tadorna tadorna*) op Vlieland. *Pieper* 12: 41—51 en 53—54.
- Kadlec, J. A. & W. H. Drury. 1968. Structure of the New England Herring Gull population. *Ecology* 49: 644—676.
- Kadlec, J. A., W. H. Drury & D. K. Onion. 1969. Growth and mortality of Herring Gull chicks. *Bird-Banding* 40: 222—233.
- Keith, J. A. 1966. Reproduction in a population of Herring Gulls (*Larus argentatus*) contaminated by DDT. *J. appl. Ecol.* 3 (Suppl.): 57—70.
- Klomp, H. 1970. The determination of clutch-size in birds. A review. *Ardea* 58: 1—124.
- Kruuk, H. 1964. Predators and anti-predator behaviour of the Black-headed Gull (*Larus ridibundus* L.). *Behaviour Suppl.* 11.
- Lack, D. 1966. Population studies of birds. Clarendon Press, Oxford.
- MacRoberts, B. R. & M. H. MacRoberts. 1972. Social stimulation of reproduction in Herring and Lesser Black-backed Gulls. *Ibis* 114: 495—506.
- Mills, J. A. 1973. The influence of age and pair-bond on the breeding biology of the Red-billed Gull *Larus novaehollandiae scopulinus*. *J. Anim. Ecol.* 42: 147—162.
- Paludan, K. 1951. Contributions to the breeding biology of *Larus argentatus* and *Larus fuscus*. *Vidensk. Medd. Dansk naturh. Foren.* 114: 1—128.
- Parsons, J. 1969. Chick mortality in Herring Gulls. *Ibis* 111: 443—444.
- 1970. Relationship between egg size and post-hatching chick mortality in the Herring Gull (*Larus argentatus*). *Nature* 228: 1221—1222.
- 1971. Cannibalism in Herring Gulls. *Brit. Birds* 64: 528—537.
- 1972. Egg size, laying date and incubation period in the Herring Gull. *Ibis* 114: 536—541.
- Paynter, R. A. 1949. Clutch-size and the egg and chick mortality of Kent Island Herring Gulls. *Ecology* 30: 146—166.
- Richdale, L. E. 1957. A population study of penguins. Clarendon Press, Oxford. Origineel niet gezien.
- Spaans, A. L. 1971. On the feeding ecology of the Herring Gull *Larus argentatus* Pont. in the northern part of The Netherlands. *Ardea* 53: 73—188.
- Stonehouse, B. 1966. Egg volumes from linear dimensions. *Emu* 65: 227—228.
- Tinbergen, N. 1936. Zur Soziologie der Silbermöwe, *Larus a. argentatus* Pont. *Beiträge Fortpfl. biol.* 12: 89—96.
- Vermeer, K. 1963. The breeding ecology of the Glaucous-winged Gull (*Larus glaucescens*) on Mandarte Island, B.C. Occ. Pap. Brit. Columbia Prov. Mus. 13.
- 1969. Egg measurements of California and Ring-billed Gull eggs at Miquelon Lake, Alberta, in 1965. *Wilson Bulletin* 81: 102—103.
- 1970. Breeding biology of California and Ring-billed Gulls: a study of ecological adaptation to the inland habitat. *Can. Wildl. Serv. Rep. Ser. Nr.* 12.
- 1971. Some breeding aspects of Herring Gulls at Kawinaw Lake, Manitoba. *Blue Jay* 29: 207—208.
- Voous, K. H. 1960. Atlas van de Europese vogels. Elsevier, Amsterdam-Brussel.
- Wijngaarden, A. van. 1964. The terrestrial mammal-fauna of the Dutch Wadden-Islands. *Z. f. Säugetierk.* 29: 359—368.

Adres: 's Lands Bosbeheer, postbus 436, Paramaribo, Suriname.

Mededeling no. 106 van Rijksinstituut voor Natuurbeheer.