

De trek van de Grauwe Pijlstormvogel *Puffinus griseus* langs de Nederlandse kust

The migration of the Sooty Shearwater *Puffinus griseus* along the Netherlands coast

F. H. JANSEN

Gedurende tien jaar (1971-80) is de Grauwe Pijlstormvogel *Puffinus griseus* (GP) voor onze kusten opgetreden als doortrekker in zeer klein tot vrij klein aantal, nadat in voorafgaande periodes slechts drie waarnemingen met in totaal zes ex. bekend waren geworden. Alle reden dus om eens na te gaan, welke ontwikkelingen zich hebben voorgedaan in het voorkomen, in welke meteorologische omstandigheden GPs werden gezien en om te zoeken naar oorzaken van de kennelijk nogal ingrijpende wijzigingen in het verspreidingsgebied.

Voor de beschrijving van het voorkomen werden gegevens geput uit de rubriek „Ornithologie van Nederland” (ten Kate 1951-67, Tekke 1969-77), uit de telgegevens van de Club van Zeetrekwaarnemers (CvZ) (cf. van Dijk & Wassink 1980) en van de Zeetrekwaarnemers Scheveningen (ZWS). Omdat de telgegevens in de laatste twee bronnen per uur gegroepeerd zijn en gekoppeld zijn aan gegevens over het weer zijn ook kwantitatieve bewerkingen over de relatie trek-weersomstandigheden mogelijk (cf. Jansen & Haase 1981, Platteeuw 1980). Het onderzoek naar veranderingen in de ecologische omstandigheden in het Noordzeegebied bestond uit een literatuurstudie op het gebied van mariene ecologie en visserijbiologie. Dit onderzoek is niet alleen van belang voor een beter begrip van de verandering in het verschijningspatroon van de GP. Met name in het zuidelijke deel van de Noordzee is er sprake van een toenemend aantal waarnemingen van vogelsoorten, die in het winterhalfjaar sterk aan zee zijn gebonden, te weten: duikers *Gaviidae*, Vaal Stormvogeltje *Oceanodroma leucorhoa*, Noordse Stormvogel *Fulmarus glacialis*, Dwergmeeuw *Larus minutus* en Zeekoet *Uria aalge* (cf. Jansen 1981).

Voorkomen

Een beschrijving van de trekroutes van GP wordt gegeven door Phillips (1963b). Vanuit de zuidelijke Atlantische Oceaan bereiken de trekvogels in april, maar vooral in mei en juni de

oostkust van Canada, waar hun aanwezigheid samenvalt met een uitbundig voorkomen van de Lodde *Mallotus villosus* en de inktvis *Illex illecebrosus* (Brown *et al.* 1975, Brown 1977). In augustus nemen de aantallen aldaar af, terwijl er aan deze zijde van de Atlantische Oceaan sprake is van een toename. Vermoedelijk gaat het in dit laatste geval alleen om niet-broedvogels (Phillips 1963b).

Phillips (1963a) noemt een aantal waarnemingen van GP in het Noordzeegebied: in het begin van deze eeuw en daarna pas weer in de vijftiger jaren. Tabel 1 geeft weer, in welke delen van de Noordzee de GP voor het eerst (in grote aantallen) werd opgemerkt. Een aantal telposten bestond al voordat de waarnemingen van GP toenamen (Cap Gris-Nez, Belgische kust, Scheveningen, Blåvandshuk), zodat tabel 1 een redelijke afspiegeling geeft van de voortgaande penetratie van de GP in zuidoostelijke richting.

Het voorkomen langs de Nederlandse kust en voor Scheveningen vanaf 1971 is weergegeven in figuur 1. Aangezien vanaf 1972 de gegevens zijn verzameld door de CvZ, is het ook mogelijk de aantallen vanaf dit jaar te vergelijken met de waarnemingsactiviteit (figuur 1C). Voorts is vanaf dit jaar bijgehouden in welke richting de vogels langstrokken (figuur 1D). Uit de laatste gegevens kan worden afgeleid dat de trek in 1977-79 duidelijk veel meer ZW gericht optrad dan in voorafgaande jaren, hetgeen goed overeenstemt met de toename van waarnemingen in de zuidelijke Noordzee en in het Kanaal (tabel 1).

Van de telposten langs de Nederlandse kust kende Scheveningen historisch gezien de meest regelmatige bezetting. Een vergelijking van het voorkomen van een aantal stormgevoelige soorten voor Scheveningen in de vijftiger, zestiger en zeventiger jaren (tabel 2) laat zien, dat de toename van de GP relatief verreweg het sterkst was, zelfs in vergelijking met het sterk toegenomen Vaal Stormvogeltje, dat een soortgelijke trekroute volgt, zodat beide soorten van dezelfde omstandigheden kunnen hebben geprofiteerd.

Tabel 1. Belangrijke waarnemingen van Grauwe Pijlstormvogels, welke de toename in de Noordzee markeren. *Important records of Sooty Shearwaters, establishing the increase in the North Sea*

1947	Suffolk/Norfolk	31 aug	1 ¹⁾	<i>Brit. Birds</i> 41: 314
1959	Spurn Point (Hull)	16 sep	43	Phillips 1963a
	Firth of Forth (Edinburgh)	25 sep	500	Phillips 1963a
1962	Scheveningen	28 okt	2 ²⁾	ten Kate 1964
1963	Cap Gris-Nez	27 sep	192	<i>Brit. Birds</i> 64: 56-60
	Portland Bill (Dorset)	29 sep	118	<i>Brit. Birds</i> 58: 56-57
1965	Belgische kust	31 okt-2 nov	10	<i>Gerfaut</i> 57: 125-138
1966	Blåvandshuk (Esbjerg)	jul-okt	1 ³⁾	<i>Dansk orn. Foren. Tidsskr.</i> 68: 15-24
1970	Blåvandshuk	jul-okt	11 ³⁾	<i>Dansk orn. Foren. Tidsskr.</i> 68: 15-24
1971	Blåvandshuk	jul-okt	63 ³⁾	<i>Dansk orn. Foren. Tidsskr.</i> 68: 15-24
	Schleswig-Holstein	jul-okt	16	Berndt & Drenckhahn 1974
	N-Jylland	17 nov	233	Møller 1978
	Kullen (Sont, Zweden)	25 sep	42	SOF 1978
	Nederland	9 okt-8 nov	50	Tekke 1973
1972	N-Jylland	10 sep-24 okt	72	Møller 1978
	Kullen	24 okt	32	SOF 1978
	Hönö (Göteborg)	25 okt	11	SOF 1978
1977	Seaton Sluice (Newcastle)	16-17 sep	855	<i>Brit. Birds</i> 71: 550
	Cap Gris-Nez	29 sep-2 okt	1841	Milbled & Redman 1978
	Belgische kust	1 okt	246	<i>Stentor</i> 16: 30-37
	Hondsbosse Zeewering	1 okt	180	archief CvZ
1978	Filey Brigg (York)	26 aug	482	<i>Brit. Birds</i> 71: 554
	Flamborough Head (York)	begin sep	1000 ⁴⁾	<i>Brit. Birds</i> 71: 607
	Skagen (N-Jylland)	najaar	80	<i>Brit. Birds</i> 72: 275
	Belgische kust	11 sep	73	<i>Stentor</i> 16: 30-37
	Scheveningen	11 sep	120	archief ZWS
	Ameland	19 sep	518	archief CvZ
1979	Belgische kust	6 nov	267	<i>Stentor</i> 16: 30-37

¹⁾ eerste waarneming Suffolk; ²⁾ eerste waarneming Nederland; ³⁾ resp. 410, 395, 470 waarnemingsuren; ⁴⁾ hoogste dagtotaal

Het verloop van de trek

Evenals elders in het Noordzeegebied valt het zwaartepunt van de doortrek van GPs langs de Nederlandse kust en voor Scheveningen in september en oktober (figuur 2A), doch er zijn ook (vooral in de laatste jaren) waarnemingen uit juli, augustus, november en december.

Het trekverloop over de dag gezien is weergegeven in figuur 2D. Hierbij zijn alleen gegevens gebruikt uit uren waarin gezien de weersomstandigheden een redelijke kans op zichtbare trek bestond (zie figuur 2). Uit de gegevens komt naar voren dat tijdens de vier eerste ochtenduren de kans op trek 37% bedroeg, tijdens de middaguren 26% en tijdens de vier avonduren 28%, hetgeen geen significante verschillen oplevert ($X^2 = 1.45$, $p > 0.1$).

Invloed van de weersomstandigheden

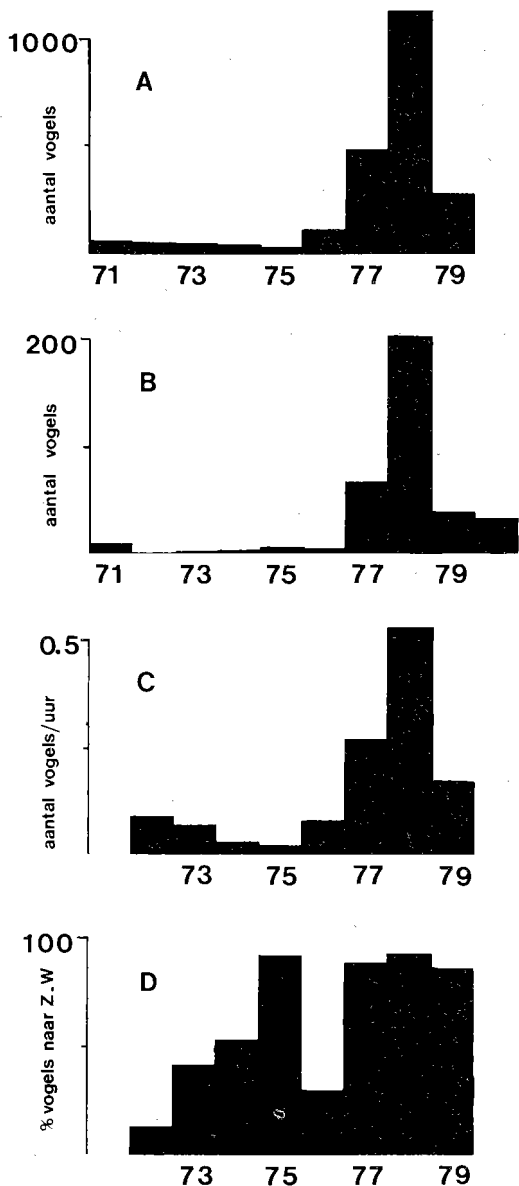
Wind. Een eerste analyse van de trekgegevens voor Scheveningen liet zien, dat september-oktober 1977-80 88% van de waargenomen ZW-trekkende GPs langskwam bij een windkracht van 6 Beaufort of hoger en 95.5% langstrok bij een windrichting tussen WNW en WZW. Beide gegevens wijken zo sterk af van de verdeling van de windgegevens in de betrokken periodes (respectievelijk $X^2 = 165$, $p < 0.001$ en $X^2 = 277$, $p < 0.001$), dat gekozen is voor nadere uitwerking

Tabel 2. Vergelijking van de aantallen waarnemingen van vijf stormgevoelige soorten in de laatste drie decennia te Scheveningen. *Comparison of numbers of records of five seabirds likely to be seen in stormy circumstances during the last three decades at Scheveningen.*

Soort Species	1951-60	1961-70 ^a	1971-80 ^b	b/a
Grauwe Pijlstormvogel				
<i>Puffinus griseus</i>	0	5	365	73.0
Noordse Pijlstormvogel				
<i>P. puffinus</i>	8	28	169	6.0
Stormvogeltje				
<i>Hydrobates pelagicus</i>	11	7	2	0.3
Vaal Stormvogeltje				
<i>Oceanodroma leucorhoa</i>	6	20	144	7.2
Vorkstaartmeeuw				
<i>Larus sabini</i>	6	16	26	1.6

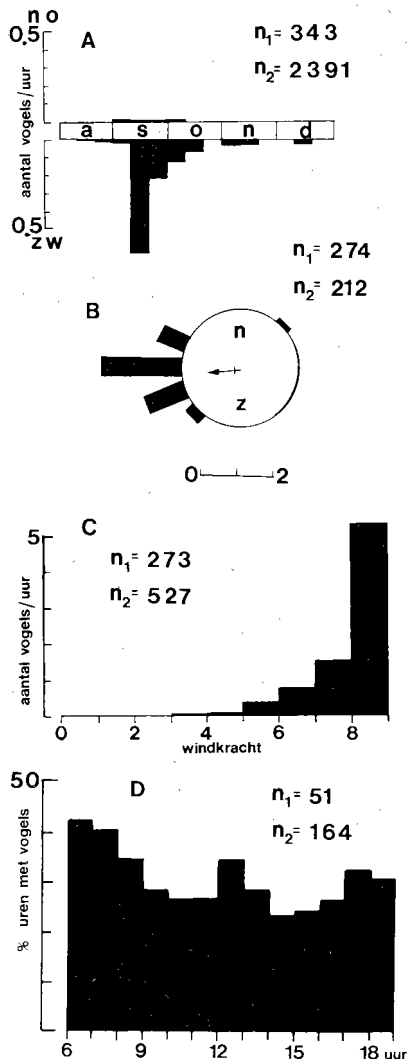
van de telgegevens uit teluren met wind uit richtingen tussen WNW en WZW en/of met een windkracht van 6 Beaufort of hoger (figuur 2B, C, tabel 3).

Omdat GPs de laatste jaren op steeds kortere afstand konden worden waargenomen, is het mogelijk de vlieggewoontes in winderige omstandigheden nauwkeurig te beschrijven: om een minimum aan inspanning te bereiken volgt een GP bij voorkeur golfdalen; daarbij streeft de vogel ernaar de beoogde trekrichting (ZW) zoveel mogelijk te behouden. Voor dit laatste zijn van tijd tot tijd koerscorrecties nodig, indien de loop van de golfdalen niet geheel overeenstemt met de trekrichting. Dit is het zogenaamde verti-

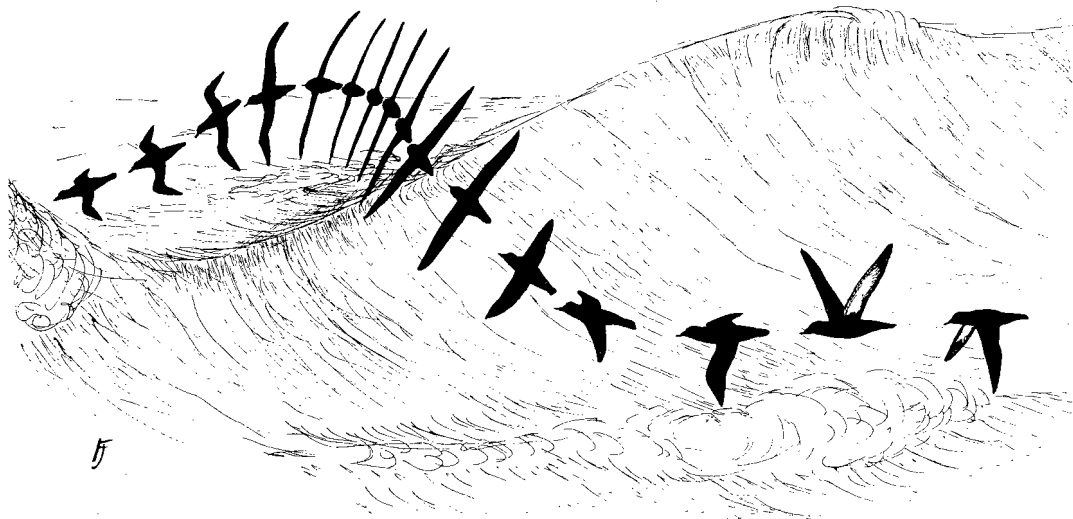


Figuur 1. (A) Aantal waargenomen Grauwe Pijlstormvogels in Nederland sinds 1971. (B) Idem voor Scheveningen. (C) Gemiddeld aantal per waarnemingsuur in augustus-november. (D) Percentage trekkend in richtingen tussen Z en W. (A) Number of Sooty Shearwaters in the Netherlands since 1971. (B) The same for Scheveningen. (C) Average number per observation hour during August-November. (D) Percentage migration in directions between S and W.

cale zeilen. De vogel tracht — vermoedelijk geholpen door langs de golfkam omhooggestuwde wind — zoveel mogelijk hoogte te winnen, zodat bij het neerduiken in het aangrenzende golfdal de basissnelheid weer wordt hervormen. Hiertoe zeilt de vogel soms zelfs tijdelijk met de wind mee, daarmee dus sterk afwijkend van de beoogde trekrichting. Mogelijk zijn dit ook de



Figuur 2. Trek van Grauwe Pijlstormvogel (GP) langs Scheveningen, 1977-80. (A) Gemiddelde aantal per uur per tien-daagse periode (n_1 = aantal vogels, n_2 = aantal teluren). (B) Diagram van windrichtingen met ZW-waarts gerichte trek bij windkracht ≥ 6 Beaufort (aantallen per uur per windrichting). De poolcoördinaten van de gemiddelde vector bedragen 266° en 0.908 . Het dwarsstreeptje op de vector geeft de 0.1% significantiegrens voor een niet-uniforme verdeling aan op grond van de Rayleigh-test (Batschelet 1972). (C) Gemiddeld aantal GP per uur afhankelijk van de windkracht (Beaufort) bij wind uit de sector WNW-WZW. (D) Doortrekpatroon over de dag. Weergegeven is het percentage uren met één of meer GP in glijdende gemiddelden van (twee of) drie uren (MET). Alleen teluren met een windkracht ≥ 6 Beaufort en wind uit de sector WNW-WZW (n_1 = aantal uren met GPs; n_2 = totaal aantal verwerkte uren). Migration of Sooty Shearwater (SSH) off Scheveningen, 1977-80. (A) Average number per hour per ten-day period (n_1 = number of birds, n_2 = number of observation hours). (B) Plot of wind directions with SSH migrating in SW. direction during wind force ≥ 6 Beaufort (numbers per hour per wind direction). (C) Average number of SSH per hour in relation to wind force (Beaufort) with wind from the sector WNW-WZW. (D) Daily migration pattern. Plot of percentage of hours with at least one SSH in running averages of (two or) three hours (G.M.T. + 1). Only observation hours with wind force ≥ 6 Beaufort and wind from the sector WNW-WZW (n_1 = number of hours with SSH; n_2 = number of hours as defined).



Figuur 3. Koerscorrectie bij het verlaten van een golfdal (F. H. Jansen). *Correction of course leaving a wave trough.*

momenten waarop de vogel zich oriënteert. In de golfdalen beweegt de GP zich voort met snelle vleugelslagen (figuur 3). Figuur 4A toont het patroon van golfkammen en golfstralen (deze geven de bewegingsrichting van de golven weer) dat optreedt langs de kust bij Scheveningen bij westenwind. Bij nadering van de kust komen de golven in ondieper water waardoor refractie optreedt, een verschijnsel waardoor de loop van de golfdalen zich enigszins wijzigt en dat tot op 2 à 3 km uit de kust nog merkbaar is (Groen 1974). Figuur 4B toont de situatie bij NW-wind. In beide figuren is een theoretische vliegroute van een GP ingetekend, rekening houdend met de eerder beschreven observaties. Uit vergelijking van beide figuren blijkt duidelijk, waardoor een GP zich wel laat zien bij westenwind, maar vrijwel niet bij NW-wind. De gevonden samenhang treksterkte—windrichting (figuur 2B) blijkt zeer goed met dit model overeen te stemmen (V-test: $u = 21.24$, $n = 274$, $p < 0.0001$, Batschelet 1972).

Uit dit model volgt de voorspelling, dat een andere loop van de kustlijn bij een andere windrichting stuwung zal opleveren. Om na te gaan in hoeverre hier sprake van is, zijn in figuur 5 vergelijkingen gemaakt tussen gegevens van Scheveningen en andere telposten, stammend uit overeenstemmende periodes. Op basis van de aanname dat de meest gunstige windrichting voor het veroorzaken van trekstuwung een hoek van 45° maakt met de kustlijn, kan getest worden in hoeverre de opgetreden stuwingspatronen hiermee corresponderen. In alle vier gevallen is de samenhang significant ($u = 9.33$, $n = 52$, $p < 0.001$; $u = 9.35$, $n = 47$, $p < 0.001$, $u = 11.38$, $n = 103$, $p < 0.001$; $u = 7.19$, $n = 30$, $p < 0.001$). In het beschouwen van de gegevens van de Hondsbossche Zeewering zijn alleen de gege-

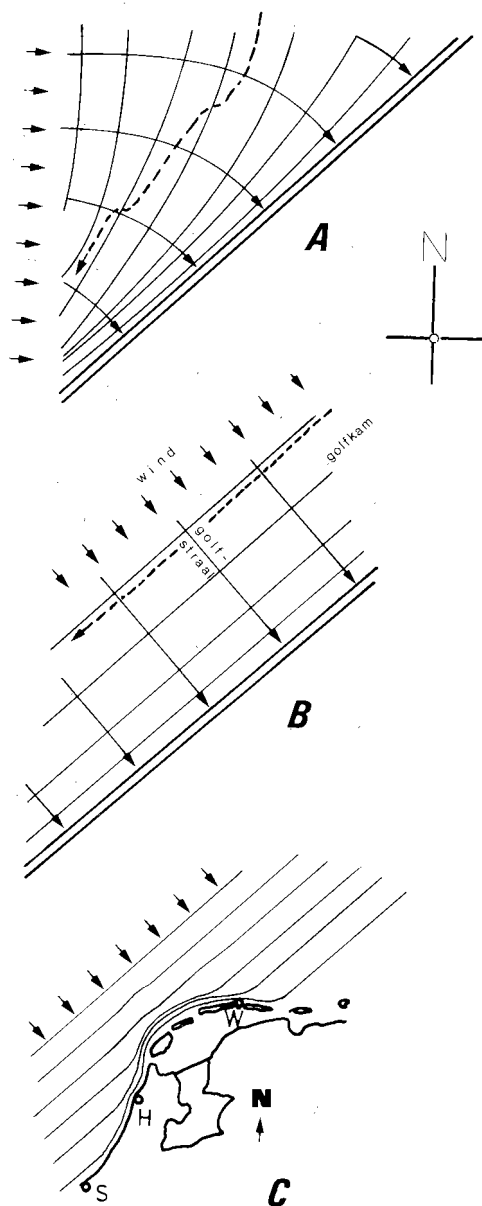
vens uit de ZW-sector betrokken; de trekkers bij wind in de NW-sector zijn waarschijnlijk reeds langs de kust van de Waddeneilanden opgestuwd en vervolgens tengevolge van de door refractie ontstane stuwingslijn „omgebogen” langs de Noordhollandse kust (figuur 4C). Vergelijken we de opgetreden voorkeurswindrichtingen in de ZW-sector langs de Hondsbossche Zeewering met die van Scheveningen, dan blijken de verschillen significant te zijn (Watson & Williams 1956; $F_{(1,97)} = 6.69$, $p < 0.025$). Zoals te verwachten was is het verschil in voorkeurswindrichtingen tussen Scheveningen en de Wadden duidelijker ($F_{(1,131)} = 46.3$, $p < 0.0005$). De gevonden verschillen zijn ook in gegevens over een langere periode van meerdere jaren duidelijk aanwijsbaar (C. J. Camphuysen mond. med.).

Overige weersfactoren. De zeer sterke correlaties die werden gevonden tussen de factor wind en de zichtbare trek van GPs wijzen er al op, dat andere weersfactoren een ondergeschikte rol spelen. Nagegaan is in hoeverre bewolking,

Tabel 3. Het voorkomen van Grauwe Pijlstormvogels tijdens verschillende weersomstandigheden. (Het aantal uren met Grauwe Pijlstormvogels is uitgedrukt als percentage van het totaal aantal waarnemingsuren.) *The occurrence of Sooty Shearwaters under different weather conditions. (The number of hours with Sooty Shearwaters is expressed as percentage of the total number of observation hours.)*

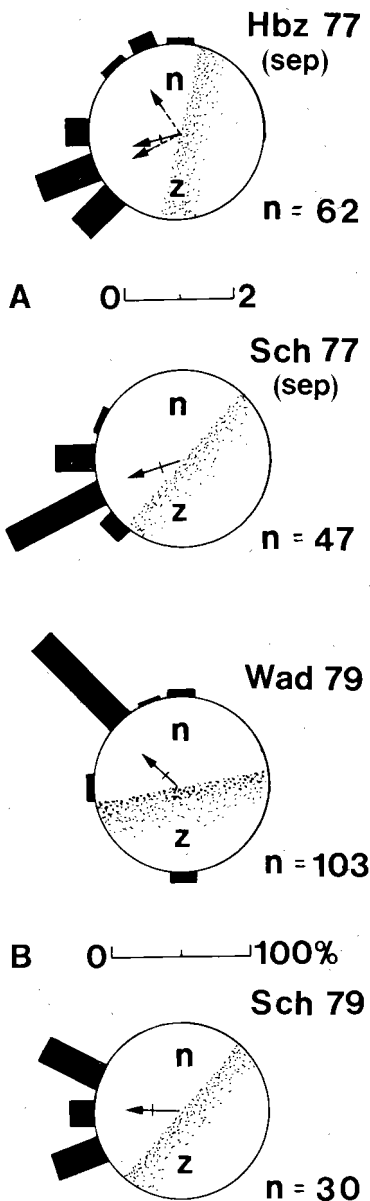
Factor	Condition	Presentie	Presence	X ² 1)
Bewolking	< 7/8	27%		
Cloud cover	7/8-8/8	36%		1.7 ns
Zicht (km)	< 10	28%		
Visibility	≥ 10	32%		0.2 ns
Neerslag	0	32%		
Rainfall	> 0	30%		0.03 ns

1) ns = niet significant



Figuur 4. (A, B) Golfpatronen voor de kust bij Scheveningen (cf. Groen 1974). *Wave patterns off Scheveningen.* (A) Bij westelijke wind *During westerly wind.* (B) Bij noordwestelijke wind *During northwesterly wind.* (C) Grootsschalige golfpatronen langs de Nederlandse kust bij noordwestenwind (S = Scheveningen, H = Hondsbosche Zeewering, W = Waddeneilanden). *Large-scale wave patterns along the Netherlands coast during northwesterly wind.*

zicht en neerslag invloed hebben uitgeoefend op de treksterkte (tabel 3). In geen enkel geval was de kans op zichtbare trek van GPs significant gecorreleerd met deze weersomstandigheden. Alleen bleek de trek van GPs op teluren vallend op dagen met in het geheel geen neerslag, significant vaker op te treden ($X^2 = 3.05$, $p < 0.05$).



Figuur 5. (A) Vergelijking van de windrichtingen waarbij ZW-waarts gerichte trek optrad langs de Hondsbosche Zeewering in 1977 (Hbz 77) en bij Scheveningen in 1977 (Sch 77) in aantallen per uur per windrichting. De poolcoördinaten van de gemiddelde vector voor Hbz zijn 255° en 0.803 (NW- en ZW-sector resp. $326^\circ/0.954$ en $243^\circ/0.961$, verwachte hoek 225° (zie tekst)). De poolcoördinaten voor Sch zijn 252° en 0.968 bij een verwachte hoek van 264° . Verder als figuur 2B. *Comparison of wind directions with SW. migration along Hondsbosche Zeewering in 1977 (Hbz 77) and off Scheveningen in 1977 (Sch 77) in numbers per hour per wind direction.* (B) Idem voor Waddeneilanden in 1979 (Wad 79) en Scheveningen in 1979 (Sch 79) uitgedrukt in het percentage van het aantal waargenomen vogels per windrichting. De poolcoördinaten voor Wad zijn 313° en 8.75 ; verwachte hoek 307° . De poolcoördinaten voor Sch zijn 272° en 0.937 ; verwachte hoek 264° . (B) *The same, for Waddeneilanden 1979 (Wad 79) and Scheveningen 1979 (Sch 79) in percentage of total of observed birds per wind direction.*

Ecologische aspecten

Verschillende auteurs zoeken het wel of niet voorkomen van GPs in de Noordzee in het optreden van bepaalde weersomstandigheden bij de nadering door GPs van de noordkust van Schotland, waardoor de trekvogels zouden kiezen voor een koers ten westen of ten oosten van de Britse Eilanden (Wooldridge 1974, Dubois 1978, Vandenbulcke 1978). Volgens Oliver (1971) daarentegen bevinden GPs die zich langs de Noordzeekusten vertonen, zich reeds lang in de Noordzee om aldaar te foerageren en trekken er dus niet alleen door. Er zijn verschillende gronden om deze laatste opvatting over te nemen. Allereerst zijn de gegeven verklaringen voor het kiezen van een bepaalde koers bij de eerstgenoemde auteurs tegenstrijdig en ook niet in overeenstemming te brengen met de opgetreden weersomstandigheden in de betreffende periodes. Voorts zijn er in toenemende mate waarnemingen van in het Noordzeegebied fouragerende GPs voorhanden (Boer 1971, Devillers 1974 en vooral Vandenbulcke 1978). Tevens is de periode van doortrek vrij lang en constant en valt de concentratie van waarnemingen in de voedselrijke Duitse Bocht op, alwaar ook regelmatig GPs worden gezien in vrij rustige weersomstandigheden.

Voedsel en voorkomen. De theoretische basis voor de stelling dat het voorkomen van GPs in het winterkwartier direct samenhangt met ecologische omstandigheden wordt geleverd door het *exploratory migration model* (Baker 1978). Allerlei bijzonderheden, verbonden met het verschijnsel trek, zoals *post-fledging dispersal*, omgekeerde trek, windverdrifting en het optreden van dwaalgasten, worden in dit model op veel bevredigender wijze verklaard dan in de gebruikelijke trekmodellen (cf. Baker 1980). Het model is nog het meest bruikbaar ter verklaring van de trekbewegingen die zeevogels uitvoeren. Vooral de zwerfbewegingen van onvolwassen vogels hebben aldus een functionele basis, zowel met het oog op de uitbreiding van het broedareaal, als met het oog op een zo doelmatig mogelijke exploitatie van de overwinteringsgebieden, zoals in het hier behandelde voorbeeld. De lange tijd die verloopt voor het broedrijp worden van pelagische vogels (bij Kuhls Pijlstormvogels *Calonectris diomedea* b.v. pas na 7 à 11 jaar, Jouanin *et al.* 1980), wordt hiermee eveneens in verband gebracht (Baker 1978). In de volgende paragrafen zal worden gedemonstreerd dat er inderdaad sprake is geweest van dusdanige veranderingen in de ecologische toestand van de door GPs bezochte gebieden in de noordelijke Atlantische Oceaan en aangrenzende gebieden dat hiermee de veranderingen in het voorkomen van de GP in dit gebied kunnen worden verklaard.

Dat GPs zich in hun voorkomen sterk laten leiden door de bereikbaarheid van voedselbronnen blijkt duidelijk uit Brown *et al.* (1981). Zo waren de vogels in grote aantallen present tijdens het aan de oppervlakte zwermen van krill *Meganctiphanes norvegica* bij Brier Island aan de oostkust van Canada in augustus 1974, maar waren ze vrijwel afwezig in dezelfde periode van het volgende jaar toen geen zwermen *Meganctiphanes* aan de oppervlakte verschenen. Op grond van dit soort gebeurtenissen doen Phillips (1963b) en Brown *et al.* (1981) de suggestie dat de timing en routes van de trek van GPs in de noordelijke Atlantische Oceaan in verband staan met de exploitatie van plaatselijke voedselconcentraties. Het is echter niet mogelijk voor het oostelijk deel van dit gebied een specificatie te geven van ecologische factoren die de toename van de GP hebben bewerkstelligd. Wel kunnen interessante parallelle ontwikkelingen worden gesignaleerd.

Ecologische voorwaarden van de Grauwe Pijlstormvogel. Volgens Cramp & Simmons (1977) is de GP gebonden aan koud water, hetgeen verklaart waarom deze vogels zo snel mogelijk de voedselarme tropische zones passeren. Het verspreidingsgebied in de noordelijke Atlantische Oceaan valt vrijwel geheel samen met dat van de Grote Pijlstormvogel *Puffinus gravis*. Door Voous & Wattel (1963) is gewezen op het samengaan van dit verspreidingsgebied met de verspreiding van eutroof water. Een dergelijke samenhang mag ook voor de GP worden verwacht. De voedselopname is gevarieerd en opportunistisch; genoemd worden onder andere inktvissen Cephalopoda (vermoedelijk voornamelijk op het Zuidelijk Halfrond), krill Euphausiacea (in de noordelijke Atlantische Oceaan met name *Meganctiphanes norvegica*) en kleine vissoorten als Lodde, (jonge) Haring *Clupea harengus*, zandalen *Ammodytes spec.* en Sardine *Sardine pilchardus*. Voorts wordt visafval gegeven (Brown *et al.* 1981, Cramp & Simmons 1977, Phillips 1963b).

Gezien voorkomen en verspreiding van dit voedsel in de Noordzee en omgeving, kunnen Haring, zandalen en mogelijk andere kleine en in scholen levende vissoorten (Noorse Kabeljauw *Trisopterus esmarki*, Sprot *Sprattus sprattus*) een belangrijke rol spelen als voedselbron voor de GP in deze omgeving.

Ecologische factoren in het Noordatlantische gebied. Een aantal literatuurbronnen (c. 100), handelend over onderwerpen met betrekking tot mariene ecologie en visserij-onderzoek werden geraadpleegd om een beeld te verkrijgen van de ecologische ontwikkelingen die zich in de achter ons liggende decennia hebben voorgedaan. Voorbeelden van bronnen die een goed alge-

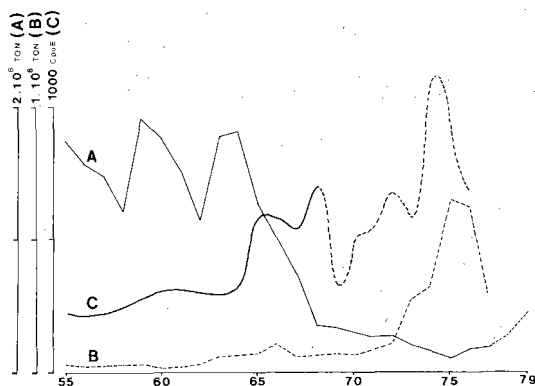
meen overzicht verstrekken van deze ontwikkelingen en die veel bruikbare referenties bevatten zijn Hempel (1978a) en Cushing & Dickson (1976) met een uitgebreid overzicht van de eventuele ecologische veranderingen ten gevolge van klimaatwisselingen. Veelvuldig wordt in de literatuur gewezen op het onzekere, speculatieve karakter van allerlei verbanden, die worden verondersteld te bestaan. Uiteraard geldt dit ook ten aanzien van de samenhang tussen specifieke ecologische omstandigheden enerzijds en het voorkomen van de GP anderzijds.

Aangezien de opkomst van de GP pas na 1950 goed zichtbaar werd (tabel 1), is gezocht naar die factoren die omstreeks die tijd een mogelijke verandering hebben ondergaan. En dat blijken er nogal wat te zijn. Als externe factoren die invloed hebben kunnen uitoefenen op de ecosystemen in de Noordzee en omgeving kunnen worden genoemd: (1) verandering van het hydrografische klimaat van het Noordatlantische gebied; (2) eutrofiëring van de Noordzee; (3) omvang van de commerciële visserij in de Noordzee. En als (hiervan) afgeleide factoren: (4) hoeveelheid plantaardig plankton; (5) hoeveelheid dierlijk plankton; (6) visstand.

Hydrografische klimaat. Tot rond 1940 liep de temperatuur geleidelijk op, waarna zich boven Groenland een koude uitloper van de polaire luchtcel ontwikkelde met een gemiddeld hogere luchtdruk. Een zuidwaartse uitbreiding van het pakijns en een duidelijke vermindering van de westelijke luchtcirculatie boven de Britse Eilanden waren hiervan het gevolg. Rond 1970 kwam deze ontwikkeling tot staan. De invloed van dit alles op de temperaturen van het Noordzee-water is niet geheel duidelijk. Het temperatuurverloop in het Kanaal volgde de genoemde tendenzen beter; dit kan voor de zuidelijke Noordzee belangrijk zijn, gezien figuur 7F. Voorzichtig kan worden geconstateerd, dat de zeewatertemperaturen hier in de late winter en het vroege voorjaar een wat dalende lijn vertonen, terwijl de rest van het jaar de temperaturen stijgen.

Eutrofiëring van de Noordzee. Terwijl het water van de zuidelijke Noordzee van nature arm is aan anorganische voedingsstoffen zoals fosfaten en nitraten, vindt er in de laatste jaren een enorme toevloed van deze stoffen plaats via met name de afvoer van de Rijn door de Nieuwe Waterweg. De toename van het plantaardig plankton met zo'n 25% sinds 1955 zou hiervan het gevolg kunnen zijn. Door waterbouwkundige ingrepen zijn ook de uitstroombelasting en uitstroombreedte van het Rijn-water sterk toegenomen, zodat een betere menging met het aanwezige zeewater optreedt. Computerberekeningen duiden op een maximale toename van de visstand in de gehele Noordzee tussen 1959 en 1971 van 5% ten gevolge van eutrofiëring.

Commerciële visserij. Rond 1960 ontstond als nieuwe ontwikkeling de industriële visserij welke zich vooral concentreerde op de wat kleinere vissoorten als Noorse Kabeljauw, zandalen en Sprot. Bij deze visserij-activiteit werd aanvankelijk ook veel jonge Haring weg-



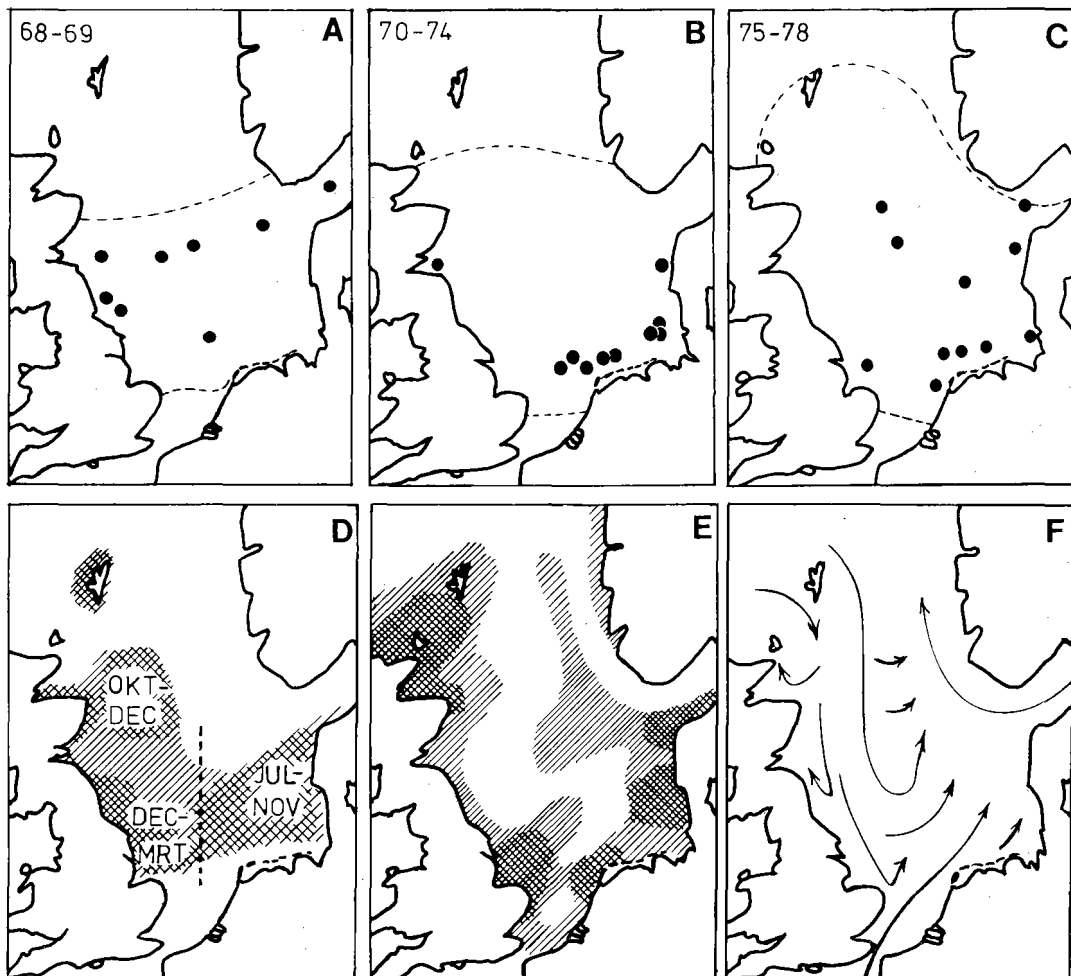
Figuur 6. (A) Paaipopulatie van de Haring in de Noordzee (naar Corten 1979). *Spawning population of Herring in the North Sea.* (B) Totale vangst van Sprot in de Noordzee (naar Corten 1978, Hempel 1978b). *Total landings of Sprat in the North Sea.* (C) Populatieverloop van Noorse Kabeljauw in de centrale Noordzee (volgens Schotse visscrijresearch in Hempel 1978b, Corten 1978) in vangsten per standaard inspanning. *Catches of Norway Pout in the central North Sea in CpuE = catch per unit effort.*

gevangen. Het ineenstorten van de stand van de Haring wordt hieraan wel eens toegeschreven. De teruggang van de stand van de Haring en ook die van de Makreel *Scomber scombrus* kunnen hebben geleid tot een toename van kleinere vissoorten (figuur 6).

Plantaardig plankton. Het phytoplankton in de Noordzee en omgeving geeft een algemene toename te zien en tegelijkertijd een verschuiving naar de kleinere soorten (Microflagellaten). In het zuidelijk deel van de Noordzee is deze toename groter; deze kan in verband worden gebracht met de besproken eutrofiëring van dit gebied. In verhouding tot de stand van het plantaardig plankton valt de stand van het dierlijk plankton in de zuidelijke Noordzee tegen.

Dierlijk plankton. In tegenstelling tot het phytoplankton is voor het zoöplankton een trend in neergaande richting vastgesteld en wel voor belangrijke pelagische soorten als *Calanus finmarchius* en *Spiratella retroversa*. Deze ontwikkeling kwam weliswaar in het midden van de zeventiger jaren tot stilstand, doch de oorspronkelijke aantallen werden niet meer bereikt. Meer samenhangende organismen als *Arctia* spec. en *Temora* spec. hebben zich gehandhaafd of vertoonden vooruitgang. Vooral in het zuidelijk deel van de Noordzee handhaafde het zoöplankton zich beter, met name *Pseudocalanus* en *Paracalanus* spec., welke soorten van groot belang zijn voor de voeding van jonge haringachtigen (Haring en Sprot). Vlak langs de kust zijn deze planktonsoorten enige malen talrijker dan verderop terwijl hier gelijktijdig een relatief hoog aantal Sprot-larven wordt aangetroffen.

Visstand. In de laatste twee tot drie decennia traden twee belangrijke veranderingen op: ten eerste vond er een belangrijke aantalsverschuiving plaats van pelagische vissoorten (met name Haring en Makreel) naar demersale vissoorten (Kabeljauw *Gadus morhua* en Schol *Pleuronectus platessa*) en ten tweede trad er een belangrijke toename op van de visstand in zijn totaliteit.



Figuur 7. (A, B, C) Hoogste vangsten van éénjarige Haring in de Noordzee (stippellijnen geven grenzen van onderzoeksgebied aan) (gegevens uit *Annales Biologiques*). Highest catches of 1-year-old Herring in the North Sea (broken lines indicate boundaries of catching area). (D) Voornaamste vangstgebieden van Sprot (naar Corten 1978). Principal catching areas of Sprat. (E) Voornaamste vangstgebieden van zandalen (naar Corten 1978). Principal catching areas of sand eels. (F) Voornaamste stromingen in de Noordzee. Principal currents in the North Sea.

Van een aantal van de succesvolle soorten (Kabeljauw, Schol en Sprot) zijn belangrijke paaiplaatsen gelegen in het zuidelijk deel van de Noordzee of dicht onder de Hollandse kust. Bekende vangstgebieden van enkele kleine in scholen levende soorten die wellicht zijn toegenomen (zandalen, Sprot), strekken zich uit tot diep in de Noordzee (figuur 7D, E), waarbij vooral dat van de Sprot in de tijd dat GPs passeren de Noordzeekust van de Waddeneilanden dicht benadert. De in de Noordzee sterk toegenomen kleine vissoort Noorse Kabeljauw (figuur 6) vertoont vermoedelijk een uitbreiding van zijn verspreidingsgebied, gezien de plotselinge ontdekking van flinke aantallen in het Kanaal, waar de soort voorheen nog nooit was waargenomen.

Nadat de stand van de Noordzee-haring in het midden van de zestiger jaren dramatisch was achteruitgegaan (figuur 6) vonden er opvallende verschuivingen plaats in de verspreiding van ruim één jaar oude Haring (16 à 17 cm lang) (figuur 7A, B, C). Nadat deze Haring in de zestiger jaren overvloedig voorkwam aan

de noordelijke rand van het continentaal plat, trad er later duidelijk een meer zuidelijke verspreiding op.

Discussie

Dat Grauwe Pijlstormvogels zich in hun voorkomen sterk laten leiden door de bereikbaarheid van voedselbronnen werd reeds benadrukt. Desondanks is het onmogelijk afzonderlijke ecologische factoren met enige mate van zekerheid in verband te brengen met de toename van de Grauwe Pijlstormvogel. Het blijft bij het signaleren van gelijktijdige of schijnbaar opeenvolgende ontwikkelingen. Veel belang moet worden gehecht aan ongunstige ecologische ontwikkelingen in het open Noordatlantische gebied, met name de afname van belangrijke zoöplanktonsoorten en het vrijwel uitsterven van de Haring in de Noorse Zee. Deze ontwikkelingen

kunnen voor de GP aanzet geweest zijn tot „exploratie” van nieuwe potentiële voedselbronnen en -gebieden. Het voorkomen van de Sprot in het Noordzeegebied, waarschijnlijk gepaard gaande met een belangrijke toename, kan hierin een grote rol gespeeld hebben. Belangrijke paai-
gronden in het zuidelijk deel van de Noordzee, alwaar de ontwikkeling van de planktonstand gunstig afsteekt bij ontwikkelingen elders, belangrijke vangstgebieden vlak ten noorden van onze Waddeneilanden, alwaar de GP veel wordt gezien en vooral het inkrimpen van de stand van de Haring waardoor de Sprot betere overlevingskansen kreeg, het zijn allemaal omstandigheden, die het verleidelijk maken aan deze vissoort een belangrijke rol toe te schrijven bij de toename van de GP in onze streken. Misschien dat ook de sterk toegenomen Noorse Kabeljauw in het meer centrale deel van de Noordzee een dergelijke rol heeft gespeeld. Vergelijken we de figuren 1C en 6(B, C) met elkaar, dan zien we hoe het voorkomen van de GP op enige afstand lijkt te reageren op de fluctuaties in de stand van beide vissoorten.

Voorts kan er een belangrijke rol zijn weggelegd voor de jonge Haring, die veel als voedselbron voor GP wordt genoemd. De verspreiding van éénjarige Haring vertoont in de besproken periode een merkwaardige verschuiving (figuur 7A, B, C). Het is hierbij een belangrijk gegeven dat deze jonge Haring nog betrekkelijk weinig trekbewegingen vertoont, zodat de meer zuidelijke verspreiding ook in het najaar nog duidelijk merkbaar moet zijn geweest. Belangrijke waarnemingen van GPs (tabel 1) vallen sterk samen met de verspreiding van de jonge Haring, zowel in plaats als in jaren. Op eenzelfde manier valt het hoogtepunt van waarnemingen van GP in het Kattegat in 1978 (*Brit. Birds* 72: 275) samen met de exceptionele recordvangsten van juveniele haringen in datzelfde gebied. Voorlopige mededelingen over de verspreiding van éénjarige Haring in 1979 wijzen op een teruggang in het zuidoostelijke deel van de Noordzee, hetgeen ook al correspondeert met de ontwikkeling in het voorkomen van de GP.

Het is duidelijk dat pas definitieve antwoorden kunnen worden gegeven indien wij weten wat en hoeveel de GP en andere in aanmerking komende zeevogelsoorten in de Noordzee eten. Het ligt niet in de lijn der verwachtingen dat onderzoek hiernaar spoedig zal plaats vinden. Het verdient evenwel aanbeveling om meer dan nu gebeurt, waarnemingen midden op de Noordzee te verrichten, bijvoorbeeld zoals is gepland in het Noordzee-project (cf. Camphuysen 1979).

Conclusie

Het *exploratory migration model* voorspelt een direct verband tussen ecologische veranderingen

in een bepaald gebied enerzijds en de verspreiding van een trekvogelsoort in dat gebied anderzijds. In het voorafgaande is betoogd dat voor de GP het bestaan van dit verband heel wel mogelijk is. Het bestaan van dergelijke verbanden geeft aan de resultaten van zeetrekellingen een extra betekenis.

Dankzegging. In de eerste plaats dank ik al die waarnemers, die steeds de moeite hebben genomen hun waarnemingen systematisch te noteren en door te geven. Voorts ben ik veel verschuldigd aan al degenen die bereid waren eerdere concepten van dit artikel door te nemen en van commentaren te voorzien. In het bijzonder dank ik Prof. K. H. Vooüs, wiens vele aanwijzingen mij zeer hebben gestimuleerd en in belangrijke mate het uiteindelijke resultaat mede hebben bepaald.

Summary

During the seventies a considerable rise in numbers of recorded Sooty Shearwaters *Puffinus griseus* has occurred along the coasts of the Netherlands, changing its status from straggler into regular migrating species. Sooty Shearwaters migrating in SW. direction are mostly seen in strong winds between SW. and W. off Scheveningen. This is explained by the assumption that these birds follow the wave troughs, the orientation of which is dominated by the wind direction (fig. 4). It is tried to explain the recent abundance of Sooty Shearwaters as the result of possible major changes in the ecosystems in the North Sea and the NE. Atlantic as there are: (1) decline and shift in temperatures in this area since 1950; (2) output of eutrophicated water by rivers; (3) intensity of commercial fisheries in the North Sea; (4) increase in abundance of phytoplankton in the North Sea; (5) changes in the occurrence of zooplankton in the North Sea area; (6) abundance of certain fish species in the North Sea. It is suggested that the increase of Sprat *Sprattus sprattus* and a shift in the distribution of young Herring *Clupea harengus* have played an important role in the increase in the number of records of Sooty Shearwaters in conjunction with a worsening of conditions in the North Atlantic. The simultaneous occurrence of these ecological changes and the changes in distribution of Sooty Shearwater can be considered as support for the „exploratory migration model” as proposed by Baker (1978, 1980).

Literatuur

- BAKER R. R. 1978. The evolutionary ecology of animal migration. Hodder & Stoughton, London.
- 1980. The significance of the Lesser Black-backed Gull to models of bird migration. *Bird Study* 27: 41-50.
- BATSCHULET E. 1972. Recent statistical methods for orientation data. In S. R. GALLER *et al.*, Animal orientation and navigation, pp. 61-91, (NASA SP-262) United States Government Printing Office, Washington D.C.
- BERNDT R. K. & DRENCKHAHN D. 1974. Vogelwelt Schleswig-Holsteins, 1. Ornithologische Arbeitsgemeinschaft, Kiel.

- BOER P. 1971. Vogeltellingen op de Noordzee in augustus 1970. *Limosa* 44: 23-28.
- BROWN R. G. B. 1977. Atlas of eastern Canadian seabirds. Suppl. 1: Halifax-Bermuda transects. Canadian Wildlife Service, Ottawa.
- NETTLESHIP D. N. *et al.* 1975. Atlas of eastern Canadian seabirds. Canadian Wildlife Service, Ottawa.
- BARKER S. P., GASKIN D. E. & SANDEMAN M. R. 1981. The foods of Great and Sooty Shearwaters *Puffinus gravis* and *P. griseus* in eastern Canadian waters. *Ibis* 123: 19-30.
- CAMPHUYSEN C. J. 1979. „Off-shore” transektellingen en platformobservaties. Het Noordzee-project. *Med. CvZ* 2: 3-17.
- CORTEN A. A. H. M. 1978. Industrievisserij: rooibouw of rationele exploitatie? *Visserij* 31: 307-317.
- 1979. Herstel Noordzee haringstand trager dan verwacht. *Visserij* 32: 179-184.
- CRAMP S. & SIMMONS K. E. L. 1977. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic, 1. Oxford University Press, Oxford.
- CUSHING D. H. & DICKSON R. R. 1976. The biological response in the sea to climate changes. *Adv. mar. Biol.* 14: 1-222.
- DEVILLERS P. 1974. Oiseaux pelagiques au large de la côte Belge. *Gerfaut* 64: 113-122.
- VAN DIJK J. & WASSINK A. 1980. Het verloop van de zichtbare voorjaarstrek van een aantal steltlopers langs de Hollandse kust. *Limosa* 53: 109-120.
- DUBOIS P. 1978. Passage exceptionnel des oiseaux pélagiques au Cap Gris-Nez automne 1977. In T. MILBLED & P. S. REDMAN, Cap Gris-Nez Report 1977. Groupe pour l'Etude de la Migration des Oiseaux.
- GROEN P. 1974. De wateren van de wereldzee. Unieboek, Bussum.
- HEMPEL G. (ed.) 1978a. North Sea fish stocks — Recent changes and their causes. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer* 172.
- 1978b. North Sea fisheries and fish stocks — A review of recent changes. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer* 173: 145-167.
- JANSEN F. H. 1981. Zeetrek & ecologie. Jaarverslag Zeetrekwaarnemers Scheveningen 1980: 41-42.
- & Haase B. J. M. 1981. Het patroon van de trek van de Scholekster (*Haematopus ostralegus*) voor Scheveningen. *Watervogels* 6: 25-39.
- JOUANIN C. *et al.* 1980. Nouvelles précisions sur l'acquisition de l'aptitude à la reproduction chez le Puffin Cendré *Calonectris diomedea borealis*. *Oiseau Rev. fr. Orn.* 50: 205-215.
- TEN KATE C. G. B. 1951-67 [in serie]. Ornithologie van Nederland 1949-65. *Limosa* 24-40.
- MILBLED T. & REDMAN P. S. 1978. Cap Gris-Nez Report 1977. Groupe pour l'Etude de la Migration des Oiseaux.
- MØLLER A. P. (ed.) 1978. Nordjyllands Fugle. Scandinavian Science Press, Klampenborg.
- OLIVER P. J. 1971. Sooty Shearwaters in the English Channel. *Brit. Birds* 64: 324-326.
- PHILLIPS J. H. 1963a. The distribution of the Sooty Shearwater around the British Isles. *Brit. Birds* 56: 197-203.
- 1963b. The pelagic distribution of the Sooty Shearwater *Procellaria grisea*. *Ibis* 105: 340-353.
- PLATTEEUW M. 1980. De ruitrek van de Bergeend *Tadorna tadorna* langs de Nederlandse Noordzeekust. *Limosa* 53: 121-128.
- SOF 1978. Sveriges fåglar. Sveriges Ornitologiska Förening, Stockholm.
- TEKKE M. J. 1969-77 [in serie]. Ornithologie van Nederland 1966-75. *Limosa* 42-50.
- VANDENBULCKE P. 1978. Trekpatroon van Grauwe Pijlstormvogel (*Puffinus griseus*) door de zuidelijke Noordzee en het Kanaal in functie van de trek voor de Westeuropese kust. *Veldorn. Tijdschr.* 1: 2-19.
- VOOUS K. H. & WATTEL J. 1963. Distribution and migration of the Greater Shearwater. *Ardea* 51: 143-157.
- WATSON G. S. & WILLIAMS E. J. 1956. On the construction of significance tests on the circle and the sphere. *Biometrika* 43: 344-352.
- WOOLDRIDGE. 1974. Observations of seabird movement at Barfleur, Normandy in the autumn. *Seabird Report* 4: 87-92.

F. H. Jansen, Johan van Oldenbarneveltlaan 18, 2582 NP 's-Gravenhage

Ontvangen 3 oktober 1980, aanvaard voor opname 1 oktober 1981