

Over de toename van zeevogels* rondom de Britse eilanden

Hans (J.C.M.) Olsthoorn

Er bestaat geen twijfel over het feit dat de van de meeste zeevogelsoorten op de Britse eilanden sinds het begin van deze eeuw zijn toegenomen (zie tabel 1, Furness 1983). Deze toename is opmerkelijk; zeker als wij haar beschouwen in verband met de overbevising en vervuiling van de zee rondom Groot-Brittannië. Hoe moeten wij deze effecten waarderen en welke factoren zijn verantwoordelijk voor de toename?

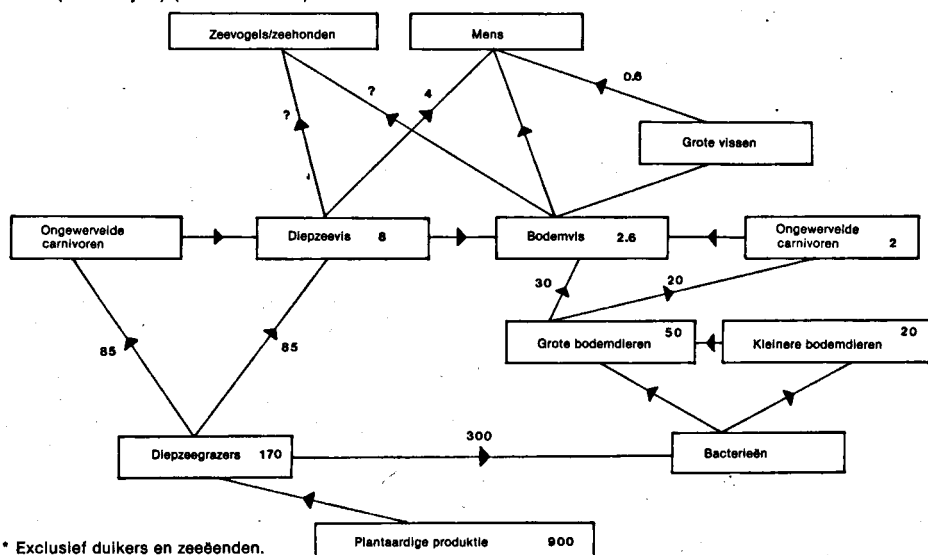
Het is niet mogelijk hierop een eenvoudig antwoord te geven. In de eerste plaats hebben wij te maken met een gecompliceerd ecosysteem. Er zijn ongeveer zeven tot acht miljoen zeevogels (Sharrock 1976) die over vierentwintig soorten zijn verdeeld; van een aantal soorten is weinig bekend wat hun voedsel en hun verspreiding op zee betreft. Dit geldt vooral voor de periode buiten het broedseizoen. Sommige soorten trekken ver weg de zee op, zoals jagers en sterns) terwijl andere hun mariene leefwijze bijna geheel verloren hebben (Kokmeeuw, Zilvermeeuw). De complexe structuur van de voedselketens (zie figuur 1) en de matige kennis met betrekking tot de prooivissen van de zeevogels, maakt het buitengewoon moeilijk de effecten van overbevising te bepalen. Daarbij komt nog dat niet uit het oog moet worden verloren dat ook klimaatveranderingen van invloed zijn op het mariene ecosysteem. Maar wij weten niet precies hoe de vork in de steel zit.

Elders in de wereld (Peru, Zuid-Afrika) namen zeevogelpopulaties in snel tempo af zodra er sprake was van overbevising. De oorzaak hiervan was dat zeevogels en vissers elkaar direct beconcurrerden, omdat zij op de zelfde soorten visten. (Nelson 1980, Furness 1983) Rondom de Britse Eilanden echter concentreerde de visserij zich gedurende lange tijd op Haring, Kabeljauw, Schelvis en Wijting, terwijl de zeevogels zich in dat gebied voornamelijk voeden met Zandspiering (Smelt)** en Sprot.

Daarbij komt nog dat deze laatste twee soorten eveneens de prooivissen zijn van Kabeljauw, Schelvis en Wijting. Er bleven daarom aanzienlijk meer prooivissen over voor zeevogels (Furness 1978). Het wegvangen van de Haring had bovendien tot gevolg dat meer voedsel beschikbaar kwam voor de prooivissen van zeevogels (Furness 1978a). Eveneens ontstond voor de vogels een nieuwe voedselbron in de vorm van visafval.

** Tot de zandspieringsoorten wordt ook de Smelt gerekend; wordt verder in de tekst niet meer apart vermeld.

Figuur 1: Noordzee-voedselketens gebaseerd op de voornaamste groepen planten en dieren met waarden voor jaarlijkse productie (kcal/m²/jaar). (Van Steele 1974).



* Exclusief duikers en zeeëenden.

Baily & Hislop (1978a) schatten dat bij de bodemvisserij ongeveer 5 - 10% van de totale vangst als bijvangst wordt weggegooid, en nog eens 5 - 10% als afval van de verwerkte vissen. Doordat overboordgegooide grote stukken vis nogal snel zinken, is niet bekend hoeveel ervan uiteindelijk door zeevogels wordt gegeten. Het gaat bij bodemvisserij in ieder geval wel om vis die voorheen onbereikbaar voor de vogels was (Baily & Hislop 1978a). Bovendien komt visafval soms beschikbaar in tijden van voedselschaarste (Watson 1978a). Hiervan zullen vooral die vogels hebben geprofiteerd die aan de oppervlakte foerageren, zoals Noordse Stormvogel en meeuwen (zie figuur 2; Fisher 1952, Watson 1978a).

Het valt te betwijfelen of visafval werkelijk de belangrijkste oorzaak van de toename van hun aantal is. De toename van de Drieteenmeeuw is waarschijnlijk te danken aan de stopzetting van de jacht, rond de eeuwwisseling (Coulson 1962, zie hierna).

De geweldige toename van het aantal Zilvermeeuwen is, naar alle waarschijnlijkheid wel voornamelijk te danken aan het storten van huisvuil (Nisbet 1978a, Monaghan 1978a, Mudge 1978a). Vooral gedurende de winter houden deze meeuwen zich op bij vuilnisbelten. Vogels uit Scandinavië ondernemen hiervoor trektochten naar Engeland (Monaghan 1978a). Het blijkt dat de Grote Mantelmeeu-

wen daarentegen minder afhankelijk van huisvuil en visafval zijn dan Zilvermeeuwen (Nisbet 1978a).

Een gen-mutatie en niet een toename van de walvisvaart en treilervisserij gedurende de vorige eeuw, zoals Fisher (1952) beweerde, is mogelijk de belangrijkste oorzaak van de expansie van de Noordse Stormvogel. Hierdoor verloor deze albatrosachtige vogel zijn plaatstrouw aan de geboortekolonie en kon hij zich solitair of in kleine groepjes buiten kolonies vestigen en er met succes broeden. Bovendien, zo vervolgt Salomonson (1965), kon deze typisch arctische soort zich aanpassen aan de andere leefomstandigheden in de gematigde zone. En heeft hierbij misschien een lege (voedsel) niche (plaats in leefgemeenschap) weten te vullen.

In de laatste tien jaar zijn er quota vastgesteld voor de vangst van kabeljauwachtigen (de predatorvissen) en Haring; tevens heeft de visserij zich veel meer gericht op Sprot en Zandspiering. De voordeeltjes, die de zeevogels eerder genoten, zijn daarom teniet gedaan. Volgens berekeningen van Furness (1978a) eten zeevogels in een straal van ongeveer 45 kilometer rondom een broedkolonie ongeveer 20 - 35% van de visproductie. Doordat de mens al ongeveer 50% en de zeezoogdieren en predatorvissen de overige 20% van de visproductie voor hun rekening nemen (Steele 1974) zal een toename van de

De Noordse Stormvogel en Jan van Gent zijn dominante soorten in de jacht op overboord gezet visafval.

Foto: Piet Munsterman.



visserij op prooivissen, en met name Sprot, dus wel eens negatieve gevolgen kunnen hebben voor zeevogels. De massasterfte van Alken in de winter van 1983 (Blake 1983) en de populatieafname van de Papegaaiduiker in Noorwegen (Lid (1980)) zou hier misschien op kunnen duiden.

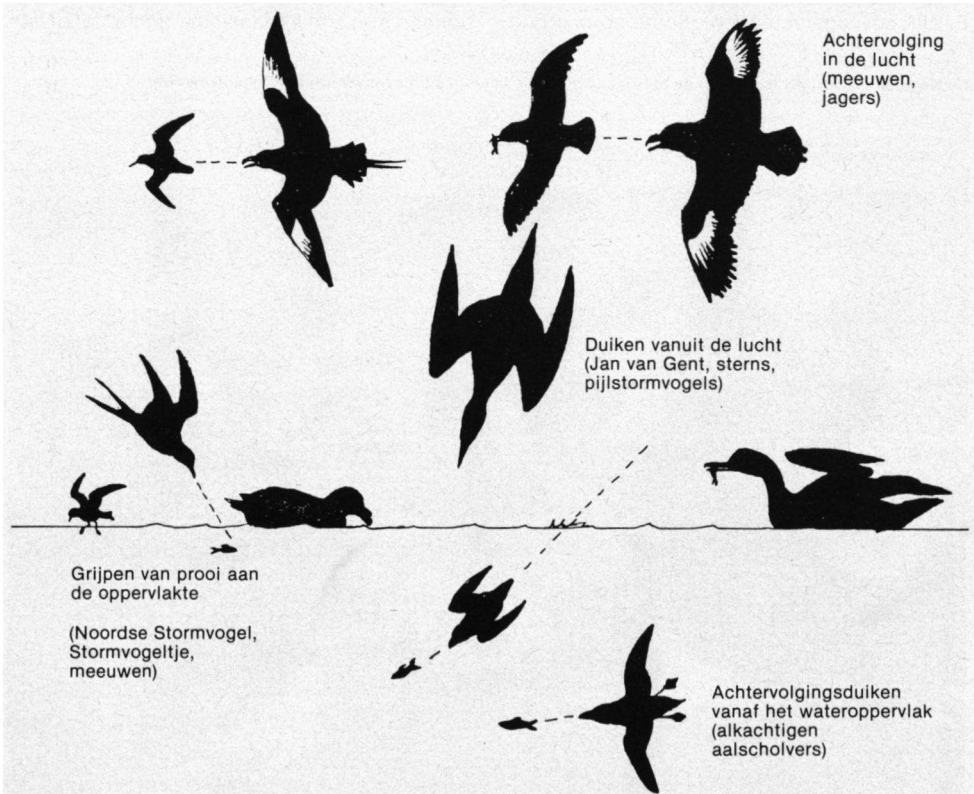
De Sprot is van groot belang voor een aantal soorten doordat de Zandspiering zich gedurende dit jaargetijde in de zeebodem ingraaft. Het is echter niet precies bekend of de achteruitgang van Sprot wordt veroorzaakt door overbevissing of door natuurlijke fluctuaties (Blake 1983).

De effecten van de visverwerkende industrie op het mariene ecosysteem zijn nog moeilijk te bepalen, maar zijn waarschijnlijk complex. Een afname van het voedselaanbod voor zeevogels kan negatieve gevolgen hebben voor broedsucces (bijvoorbeeld: Harris & Hislop (1978) bij de Papegaaiduiker). Veel minder is bekend over de relatie tussen voedselaanbod en juveniele of adulte sterfte en nagenoeg niets over interspecifieke voedselconcurrentie, behalve met betrekking tot visafval (zie foto op bladzijde 50).

De mate, waarin zeevogels een terugslag ondervinden die veroorzaakt wordt door de nieuwe visverwerkende Industrie, zal per soort verschillen. Want hoewel veel soorten op Sprot en Zandspiering vissen, onderscheiden ze zich in hun afhankelijkheid van deze prooivissen; de aanwezigheid van prooivissen varieert bovendien over hun verspreidingsgebied (Furness 1982). Deze onafhankelijkheid wordt ondermeer bepaald door de mate waarin zij andere vissoorten weten te benutten (vangstmethode, zie figuur 2), door foerageerafstanden ten opzichte van de broedkolonie en door hun geografische verspreiding gedurende de winter.

Zo zullen Zeekoeten en Alken misschien kwetsbaarder zijn voor een afname van Sprot en Zandspiering dan, bijvoorbeeld, Jan van Genten en Grote Jagers. De eerste twee soorten verblijven 's winters op zee voornamelijk in de buurt van hun broedkolonie en zijn hier bijna geheel aangewezen op Sprot en Zandspiering. De Jan van Gent kan als een pelikaan Zandspiering uit zee scheppen (Furness mondelinge mededeling) maar ook vanuit de lucht op Makreel duiken. Bovendien

Figuur 2: De belangrijkste categorieën zeevogel-vangstmethoden rond de Britse eilanden. Diagram (K. Mostert) aangepast naar Ashmole 1971.



kan hij gemakkelijker over grote afstanden foerageren dan de twee alkachtigen en is daarom minder afhankelijk van lokale voedselbronnen (zoals aangetoond voor een nauwverwante soort op het zuidelijk halfrond; Furness 1982).

Mogelijk zijn ook, op langere termijn, temperatuurschommelingen verantwoordelijk voor populatieveranderingen die zich bij zeevogels voordoen. Vissen kunnen hun lichaamstemperatuur slechts in uiterst beperkte mate reguleren, die namelijk hoofdzakelijk wordt bepaald door de temperatuur van het zeewater. Zo zullen bij een afkoeling die slechts enkele graden bedraagt de koudwatersoorten op langere termijn toenemen. Het is niet precies bekend of deze veranderingen een ingrijpende invloed hebben op zeevogels. De afname van de Papegaaiduiker op Sint Kilda in de jaren zestig en zeventig was mogelijk te wijten aan een temperatuurstijging van het zeewater. Het gevolg hiervan was dat de kuikens met jonge Wijting (lagere voedingswaarde dan Sprot) werden gevoerd. Ook de toename van de Jan van Gent wordt mede toegeschreven aan een klimaatsverandering; hierdoor nemen oppervlaktevissen zoals Makreel en Kabeljauw in aantal toe (Sharrock 1976).

Er zijn zeevogelecoloogen, die de stopzetting

van de jacht, en niet zozeer de veranderingen in het mariene ecosysteem als voornaamste oorzaak zien van de toename van het aantal zeevogels. Tot aan het einde van de vorige eeuw — waarna zeevogels in Groot-Brittannië wettelijk werden beschermd, werden ze vrij massaal bejaagd ten behoeve van hun vlees, veren en vet. Het is nog maar 100 - 150 jaar geleden, dat de 'Bird Rocks' binnen een paar jaar tijd van om en nabij 100.000 Jan van Genten werden beroofd (Nelson 1978). In Engeland werden toen zelfs speciale treinen ingezet voor jachtexcursies op zeevogels, in die tijd verdwenen ook een aantal drieteenmeeuwkolonies ten behoeve van de hoedenindustrie. Op Sint Kilda en de Farøer waren de zeevogels tot in het begin van deze eeuw de voornaamste bron van voedsel. Men paste er hier wel voor op om de eigen voedselbron te decimeren.

Zeevogels zijn smakelijk; vandaar dat zij waarschijnlijk in geheel Noordwest-Europa sinds lange tijd werden bejaagd. Men kan slechts speculeren of zeevogels zich daarvan nu aan het herstellen zijn. Voor de Jan van Genten is dit waarschijnlijk wel het geval (Nelson 1978). Daarentegen is de Noordse Stormvogel al een paar eeuwen geleden begonnen met zijn expansie en dankt de Zilver-

De Noordse Stormvogel is een van de zeevogelsoorten die heeft geprofiteerd van overboordgezet visafval.

Foto: Piet Munsterman.



meeuw zijn toename voornamelijk aan het huisvuil (zie boven).

Toch is de sterfte van zeevogels door toedoen van de mens zeker niet verdwenen. Allereerst wordt de sterfte veroorzaakt door het gebruik van visnetten. Aan de kust van West-Groenland bijvoorbeeld, raken jaarlijks tussen de 200.000 en 900.000 Dikbekzeekoeten verstrikt in de zalmnetten. Rondom de Britse eilanden wordt deze visserij minder beoefend, maar waarschijnlijk gaat het hier toch nog om enkele duizenden vogels (Nelson persoonlijke mededeling).

Een belangrijkere factor is de vervuiling van de zee. Juist de olie vervuiling eist veel slachtoffers, vooral onder meeuwen en alkachtigen, daar dit soorten zijn die veel op het water zitten (Nelson 1980, Camphuysen 1981, Taapken 1981, Hope Jones persoonlijke mededeling). Het betreft hier werkelijk grote hoeveelheden olie; in vergelijking waarmee de olierampen met de 'Torrey Canyon' in 1967 (117.000 ton) en de 'Amoco Cadiz' in 1978 (223.000 ton) met in totaal ongeveer 500.000 ton slechts een bescheiden bijdrage hebben geleverd. Jaarlijks worden alle zeeën ter wereld met in totaal tussen twee en vijf miljoen ton olie vervuild (Peakall, Nettleship, Pearce 1978a). Op de Noordzee werden in 1977 740 incidenten van olie vervuiling geregistreerd

(Dunnet 1980). Deze olie komt voornamelijk vrij bij illegale olielozingen op zee, met het lozen van ballastwater en ook wel bij de oliewinning op zee.

De effecten van vervuiling op zeevogelpopulaties zijn meestal moeilijk vast te stellen. Dit vindt voor een deel zijn oorzaak in de biologie van zeevogels. Zeevogels worden oud (ouder dan vijftien jaar is heel normaal), zijn pas op latere leeftijd geslachtsrijp en produceren op jaarbasis weinig jongen. Hun leeftijd is van invloed op hun overlevingskans en op broedsucces (bijvoorbeeld Ollason & Dunnet 1978, Nelson 1978, Thomas 1980). Tevens neemt het aantal broedparen van subpopulaties in kolonies, onafhankelijk van elkaar, af en toe (tabel 2; Dunnet, Ollason & Anderson 1979). Bovendien vindt uitwisseling plaats tussen populaties van verschillende kolonies. Een populatie is dus meer dan een homogene groep vogels. Dit alles maakt het daarom buitengewoon moeilijk populatieschommelingen in verband te brengen met (olie)vervuiling.

In tegenstelling tot landvogels hebben zeevogels waarschijnlijk geen last van hoge concentraties zware metalen — hoewel die soms bij hen zijn aangetroffen. Van nature komen zware metalen in hoge concentraties in zee voor; vooral in gebieden waar opwelling, plaatsvindt terwijl zeevogels zich juist daar

Ruimtegebrek aan nestplaatsen op de steile rotswanden van de Bass Rock heeft de Jan van Gent ertoe gebracht ook op vlakere gedeeltes van de rots te gaan broeden. Foto: Hans Olsthoorn.





De Grote Jager heeft zich rond de Shetland Eilanden gespecialiseerd op visafval en Zandspiering en bejaagt of parasiteert zoals gewoonlijk geen andere zeevogels. Foto: Piet Munsterman.

plegen op te houden (Murton, Osborne & Ward 1978a).

Nog ernstiger zijn mogelijk de indirecte effecten van vervuiling. Toxische stoffen zoals PCB's en DDT worden pas fataal in tijden van voedselschaarste; de vogel moet dan zijn vetreserves aanspreken, waardoor toxische stoffen vrijkomen en opgenomen worden in het bloed (Newton 1979). Omgekeerd geldt eveneens dat vogels ook door natuurvreemde stoffen kunnen worden verzwakt; te denken valt daarbij aan plastic (Van Franeker 1984). Ten slotte kan de algehele vervuiling van de zeeën wellicht nadelige gevolgen hebben voor andere organismen, inclusief het voedsel van vogels. Naar de invloed van al deze indirecte effecten kunnen wij slechts gissen. De toename van het aantal zeevogels deze eeuw heeft de vraag doen rijzen welke factor,

voedsel of nestplaats, de meeste invloed heeft op een verdere aanwas.

De vraag is zelfs actueel geworden nu blijkt dat Drieteenmeeuw en Noordse Stormvogel in de laatste tien tot twintig jaar minder snel in aantal toenemen en op sommige plaatsen

Tabel 2. Populatietoename (%) van het aantal broedparen Drieteenmeeuwen op drie verschillende kliffen (of klifgedeltes) in één Schotse broedkolonie.

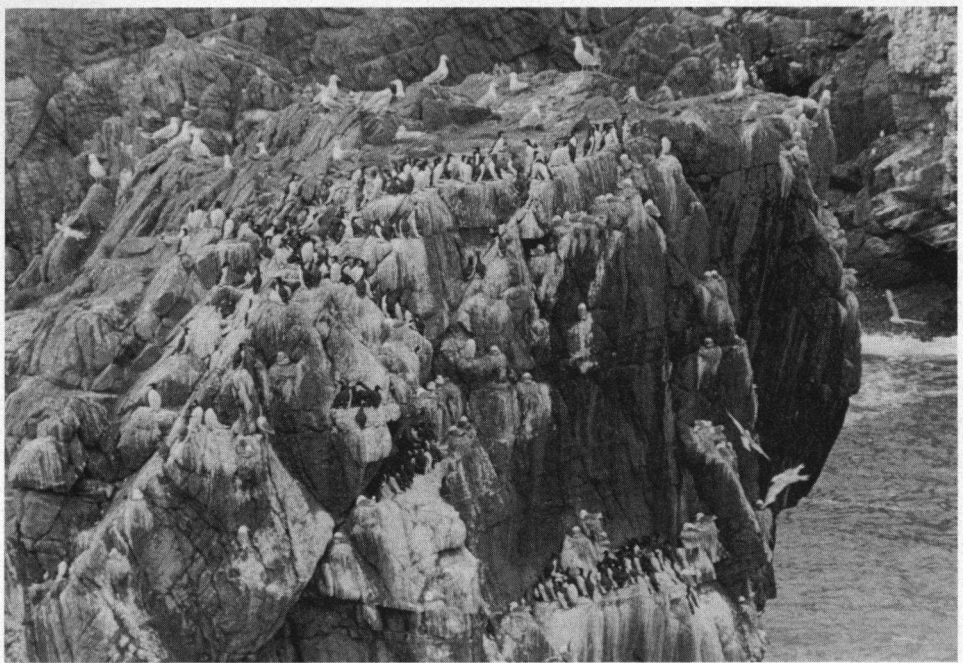
Klif	Toename (%) 1980-81
A-1	-1.7
A-2	6.0
B-1	-15.6
B-2	20.0
C	4.5
D	6.4

n = 30 - 60
(naar Olsthoorn 1984)

Tabel 1. Gemiddelde jaarlijkse toename* (%) van enkele zeevogelsoorten op de Britse eilanden.

Soort	periode	gemiddelde jaarlijkse toename (%)
Grote en Kleine Mantelmeeuw	1930 -	'toename' (Furness 1983)
Zilvermeeuw	1939 - 1975(?)	12 - 13 (Chabrzyk & Coulson 1976)
Drieteenmeeuw	1969 - 1979	1 (Coulson 1983)
Jan van Gent	1939 - 1969	3 (Nelson 1978)
Grote Jager	1900 - 1970	7 (Furness 1977)
Noordse Stormvogel	- 1974	7 (Cramp et al 1974)
Alk / Zeekoet	jaren 70	'snelle toename' (7) (Harris 1976)

* Gemiddelde geldt niet voor geheel Groot-Brittannië. In sommige delen van Groot-Brittannië was de toename groter elders kleiner (zie onder meer Furness 1982, Coulson 1983, Olsthoorn 1984).

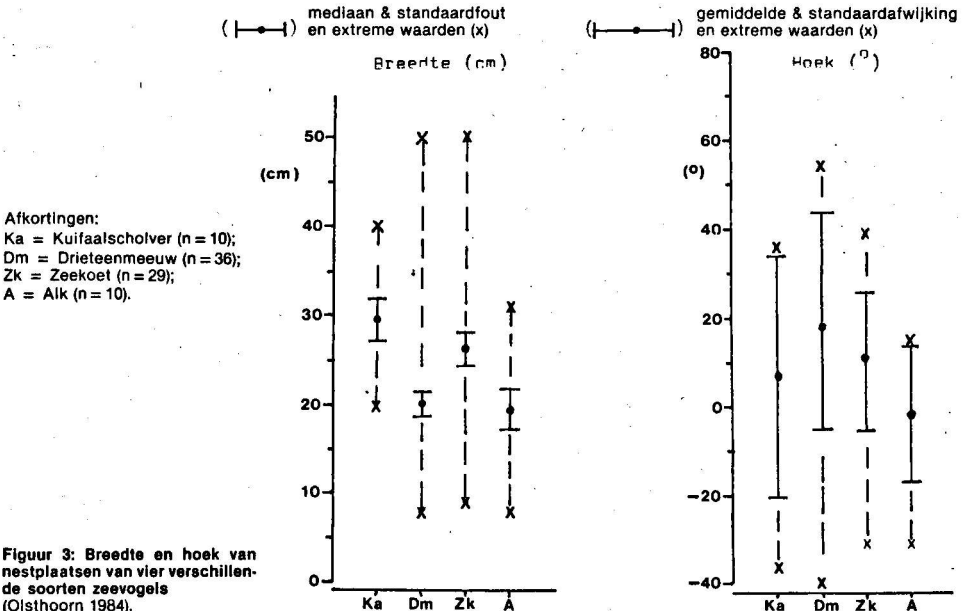


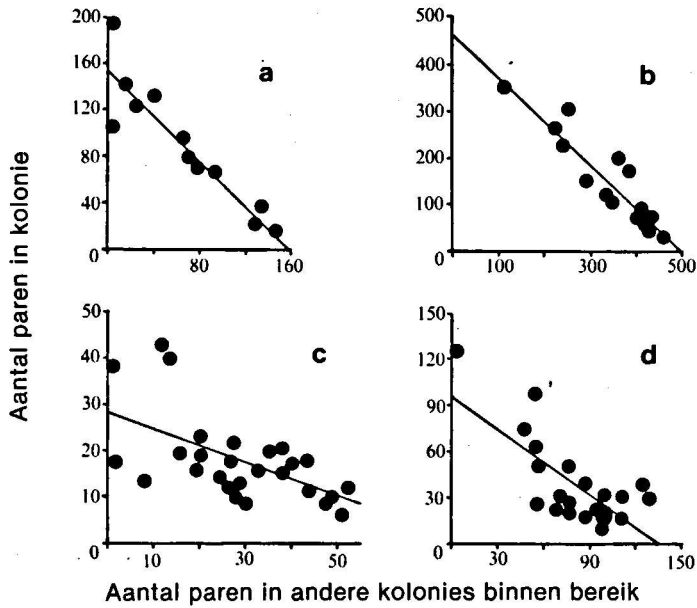
Nestplaatsen blijken meestal in ruime mate beschikbaar zoals bleek bij metingen van dit stuk rots. Foto: Hans Olsthoorn.

zelfs afnemen (Coulson 1983, Dunnet, Ollason & Anderson 1979).

Bijna alle zeevogels broeden in kolonieverband; vaak zeldzaam dicht bij elkaar. Toch is maar voor enkele kolonies vastgesteld dat nestplaatsen slechts in zeer beperkte mate beschikbaar waren (Olsthoorn 1984). In het algemeen blijken zeevogels voldoende

nestruimte te kunnen vinden. Ze geven daar bij blijk van een groot aanpassingsvermogen. Veel soorten kunnen op een grote variatie van richels broeden (zie figuur 3) en, wat geregeld voorkomt, op heel ongebruikelijke plaatsen (denk aan Zilvermeeuwen op daken en Noordse Stormvogels op vensterbanken). Bij ruimtegebrek emigreren vogels naar andere





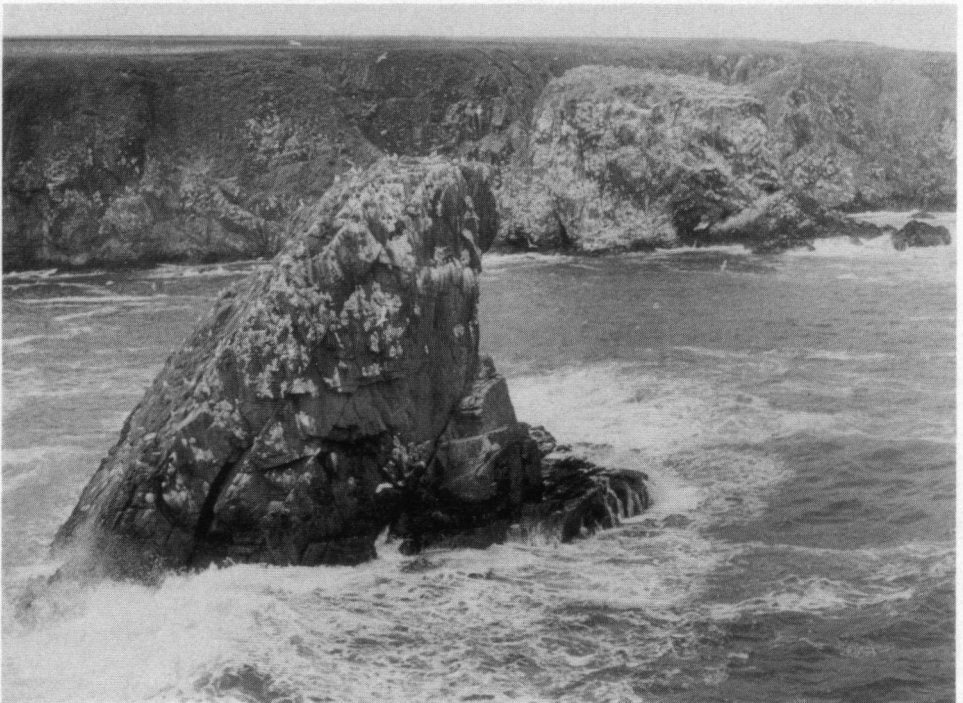
Figuur 4: Relatie tussen koloniegrootte en aantallen paren in andere kolonies. Jan van Gent (a); Papegaaiduiker (b); Kuifalscholver (c); Drietenmeeuw (d).

NB: De sterke negatieve correlatie duidt er op dat koloniegrootte sterk beïnvloed wordt door het aantal soortgenoten (van binnen foerageer afstand bereikbare andere kolonies), dat in de buurt van de kolonie voedsel zoekt (Furness & Birkhead 1984).

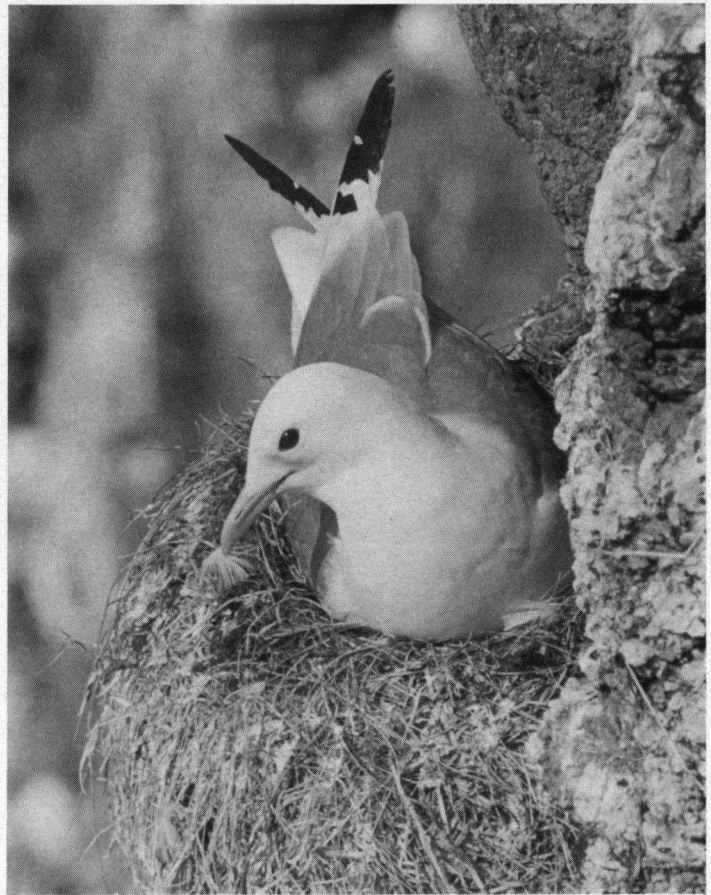
(Grafiek met toestemming van de auteurs overgenomen uit Nature Vol. 311 p. 655-656).

Nestplaatsen blijken meestal in ruime mate beschikbaar, zoals in deze broedkolonie, Bullers of Buchan, in Schotland.

Foto: Hans Oisthoorn.



De Drieteenmeeuw kan op zeer smalle en steile richels nesten bouwen.
Foto: Hans Olsthoorn.



kolonies (Harris 1976, Potts, Coulson & Deans 1980) of vestigen ze nieuwe kolonies. Concurrentie tussen soorten blijft beperkt doordat soorten van elkaar verschillen in nestplaatskeuze; te denken valt dan aan de grootte en de hoek van een richel of de hoogte van een nestplaats boven zee (Coulson 1963, Olsthoorn 1984).

Dat voedsel en niet zozeer nestplaats in de meeste gevallen de beperkende factor is, is slechts indirect aan te tonen. De totale hoeveelheid vis, die door zeevogels wordt gegeten kan worden berekend, dat niet het geval is met de beschikbaarheid en dus evenmin met de eventuele uitputting van de voedselbron. Het verband tussen visserij en zeevogels (zie boven), duidt erop dat er voedselconcurrentie bestaat. Dat voedselconcurrentie tussen soortgenoten, voornamelijk tijdens het broedseizoen plaats vindt blijkt uit de relaties tussen koloniegrootte en sterfte, kulkengewicht en foerageerafstanden en de verspreiding van broedkolonies (zie figuur 4). Bij

grote kolonies is de adulte sterfte groter (Coulson 1983), zijn kuikens lichter en de foerageerafstanden tot de kolonie groter (Birkhead & Furness, British Ecological Society Conference, Reading 1984).

Ondanks onze uitgebreide kennis over zeevogels is er toch nog steeds geen volledig inzicht in hun populatiedynamiek. De lange levensduur van zeevogels en het steeds veranderende milieu waarin ze leven, maken het daarom zo noodzakelijk dat populaties over lange duur bestudeerd worden.

Alleen dan kunnen populatieschommelingen met meer zekerheid verklaard worden dan nu het geval is.

Dankbetuiging: Allereerst naar mijn voormalig begeleider dr. Bryan Nelson, met wie ik veel interessante gesprekken had over zeevogels. Dank ook aan drs. Rombout de Wijs die een eerste versie van het artikel critiqueerde, Kees Mostert voor het teken- en mevrouw Gerry Rensel-Evers voor het typewerk.

■ Hans Olsthoorn, Groeneweg 74, 2691 MR 's-Gravenzande, 01745-2624.



Het broedbiotoop van de vele duizenden zeevogels.

Foto: Hans Oisthoorn.

LITTERATUUR:

- Ashmole, N.P. (1971): Aian Biology Vol. 1. Academic Press, London.
- Blake, B. (1983): Threats to the birds of the sea. *New Scientist*. 100 (1380) : 210-211.
- Camphuysen, C.J. (1981): Olieslachtoffers op de Nederlandse kust, winter 1980/81. *Het Vogeljaar* 29 (5) : 232-238.
- Chabrzyk, G. & J.C. Coulson (1976): Survival and recruitment in the Herring Gull (*Larus argentatus*). *Journal of Animal Ecology* 45 : 187-203.
- Coulson, J.C. (1963): The status of the Kittiwake in the British Isles, *Bird Study* 10 : 147-179.
- Coulson, J.C. (1983): The changing status of the Kittiwake (*Rissa tridactyla*) in the British Isles, 1969-1979. *Bird Study* 30: 9-16.
- Cramp, S., W.R.P. Bourne & D. Saunders (1974): The seabirds of Britain and Ireland. Collins, London.
- Dunnet, G.M. (1980): Seabirds and oilpollution. Energy in the Balance. Some papers from the B.A. 1979 Westbury House (IPC), 1980.
- Dunnet, G.M., J.C. Ollason & A. Anderson (1979): A 28 year study of breeding Fulmars (*Fulmaris glacialis*) in Orkney. *Ibis* 121 : 293-300.
- Fisher, J. (1952): The Fulmar. Collins, London.
- Franeker, J.A. van (1984): Zeevogels sterven aan plastic. *Natuur en Milieu* 8 : 12-17.
- Furness, R.W. (1977): Studies on the breeding biology and population dynamics of the great skua (*Catharacta skua Brünnich*). PhD. thesis, University of Durham, England.
- Furness, R.W. (1982): Seabird - fisheries relationship in the northeast Atlantic and North Sea. In: 'Marine birds: their feeding ecology and commercial fisheries relationship. Nettleship, D.N. et al. Proc. Pacific Seabird Group Symp., Seattle, Washington, 6-8 June 1982 Can. Wild. Serv. Spec. Publ.
- Furness, R.W. (1983): Competition between Fisheries and Seabird Communities 20 : 225-307.
- Furness, R.W & T.R. Birkhead (1984): Seabird colony distribution suggest competition for food supplies during the breeding season. *Nature* 311 : 655-656.
- Harris, M.P. (1976): The seabirds of Shetland in 1974. *Scottish Birds* 9 : 37-68.
- Harris, M.P. & J.R.G. Hislop (1978): The food of young Puffins (*Fratercula arctica*) J. Zool.Lond. 185 : 213-326.
- Lid, G. (1980): Reproduction of the Puffin Rost. In the Lofoten Islands 1964-1980. *Fauna norv.ser. Cynclus* (4) : 30-39.
- Nelson, J.B. (1978): The Gannet. T. & A.D. Poyser, Birkhemstead.
- Nelson, J.B. (1980): Seabirds their biology and ecology. Hamlyn, London, New York, Sidney, Toronto.
- Newton, I. (1979): Population Ecology of Raptors. T. & A.D. Poyser, Birkhemstead.
- Ollason, J.C. & G.M. Dunnet (1978): Age, experience and other factors affecting the breeding success of the Fulmar, (*Fulmaris glacialis*) in Orkney. *Journal of Animal Ecology* 47 : 961-976.
- Oisthoorn, J.C.M. (1984): Aspects of the availability of breeding sites in a seabird colony. M.Sc. thesis University of Aberdeen 239 p.
- Potts, G.R., J.C. Coulson & I.R. Deans (1980): Population dynamics and breeding success of the Shag (*Phalacrocorax aristotelis*), on the Farne Islands, Northumberland. *Journal of Animal Ecology* 49 : 465-484.
- Salomonson, F. (1955): The geographical variation of the Fulmar (*Fulmaris glacialis*) and the zones of the marine environment in the North Atlantic. *The Auk* 82 : 327-355.
- Sharrock, J.T.R. (1976): The Atlas of Breeding Birds in Britain and Ireland. BTO Tring.
- Steele, J.H. (1976): The structure of marine ecosystems. Yale University Press, Newhaven.
- Taapken, J. (1981): Westeuropese olieramp voor onze zeevogels. *Het Vogeljaar* 29 (1) : 41-43.
- Thomas, C.S. (1980): Certain aspects of the breeding biology of the Kittiwake (*Rissa tridactyla*) PhD. thesis University of Durham, England.
- 1978a: Bronnen uit: Seabird Conference Aberdeen 1977. *Ibis* (120) 1978: 103-136.