



De broedbiologie van Zilver- en Kleine Mantelmeeuwen op Texel, 2006-2010

Kees Camphuysen

Kees (C.J.) Camphuysen & Arnold Gronert

De Zilvermeeuw en de Kleine Mantelmeeuw zijn in de afgelopen eeuw enorm in aantal toegenomen in het Nederlandse Waddengebied. De laatste decennia liepen de trends echter sterk uiteen: terwijl de groei bij de Kleine Mantelmeeuw aanhield namen Zilvermeeuwen sterk in aantal af. Door een vergelijkend onderzoek op Texel wordt sinds 2006 getracht deze verschillen te verklaren. In tegenstelling tot de verwachting bleek het broedsucces van de Kleine Mantelmeeuw bijzonder laag, vooral door intensieve jongenpredatie (kannibalisme). Bij gelijkblijvende broedresultaten kan van een verdere groei van de broedpopulatie geen sprake zijn, en inderdaad blijken de aantallen de laatste jaren niet verder toe te nemen. De Zilvermeeuw maakte iets dergelijks door in de jaren negentig. Nu was de jongenproductie echter alleszins redelijk, waaruit verwacht zou kunnen worden dat de neergang tot staan is gekomen en er zelfs een zeker herstel in het verschiet ligt.

De Zilvermeeuw *Larus argentatus* en de Kleine Mantelmeeuw *L. fuscus* zijn in Nederland in de loop van de 20^e eeuw sterk in aantal toegenomen (Spaans 1998ab, 2002ab). De toename van de Zilvermeeuw volgde op een periode waarin de aantallen door intensieve vervolging (jacht, vergiftigingen, rapen van eieren) sterk waren gedaald (Spaans 2007). Beschermende maatregelen leidden vervolgens tot een exponentiële groei van de populatie. Eind jaren tachtig werd de jaarlijkse aantalstoename echter steeds geringer om tenslotte tot stilstand te komen (Spaans 1998b). De Kleine Mantelmeeuw vestigde zich pas in 1926 in ons land, maar ook deze populatie ontwikkelde zich na enige tijd sterk (Spaans 1998a). Uiteindelijk werd de Zilvermeeuw in de laatste decade van de 20^e eeuw zelfs numeriek overvleugeld door de Kleine Mantelmeeuw (Spaans 2002a). Inmiddels is de populatie Zilvermeeuwen sinds de piek eind jaren tachtig met zo'n 30% afgenomen, maar dalen de aantallen niet verder. Bij de Kleine Mantelmeeuw is de snelle groei van de broedvogelpopulatie in de eerste jaren van deze eeuw gestopt (van Dijk *et al.* 2010).

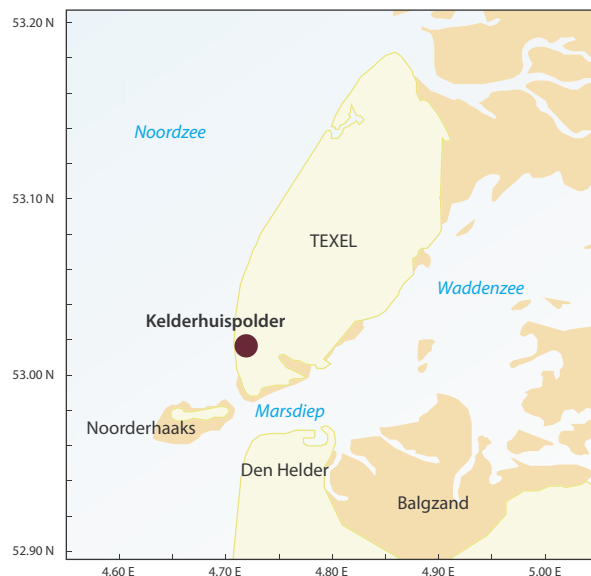
Spaans *et al.* (1987) onderzochten de stagnatie van de groei bij de Zilvermeeuw met broedbiologisch onderzoek op Terschelling in de jaren zestig en de jaren tachtig. Het einde van de toename werd in verband gebracht met een sterk afgenomen broedsucces, vooral veroorzaakt door de toegenomen roof van eieren en jongen door soortgenoten (kannibalisme). In dezelfde tijd nam echter ook het gemiddelde volume van de gelegde eieren af en de kuikens groeiden minder snel dan voorheen. Waarschijnlijk was ook de sterfte in het eerste levensjaar veel hoger dan tijdens de periode van snelle populatiegroei. Al deze veranderingen wezen op een verminderd voedselaanbod. De problemen van de Zilvermeeuwen in ons land werden vervolgens in verband gebracht met concurrentie om voedsel. De Kleine Mantelmeeuw leek de Zilvermeeuw uit het kustwater van de Noordzee te verdringen (Spaans 1987, Noordhuis & Spaans 1992). Die veronderstelde voedselconcurrentie werd overigens direct betwist, onder meer omdat beide soorten op zee weinig samen voorkomen (Camphuysen 1995).

Sinds het einde van de jaren tachtig is helaas aan geen van beide soorten veel ecologisch onderzoek meer verricht. Omdat populatietrends van langlevende soorten zoals grote meeuwen zonder kennis van de voornaamste demografische parameters (jongenproductie, overleving, rekrutering) onmogelijk goed begrepen kunnen worden, werd in 2006 op Texel een vergelijkend onderzoek gestart aan de broedbiologie en voedsel生态学 van beide soorten. Bij het opzetten van dit onderzoek werd de stabilisatie van de aantallen broedende Kleine Mantelmeeuwen nog niet onderkend en het onderzoek richtte zich daarom aanvankelijk op de achtergronden van het aanhoudende succes van deze soort en het falen van de Zilvermeeuw. In dit artikel worden de voornaamste broedbiologische gegevens van beide soorten gepresenteerd, verzameld in de jaren 2006-2010. Naast vergelijkingen tussen beide soorten, zullen de gegevens ook worden vergeleken met historisch materiaal (Drent 1967, Spaans & Spaans 1975, Spaans *et al.* 1987, Bukacinski *et al.* 1998, Ver-cruijsse 1999).

MATERIAAL EN METHODE

Plaats van het onderzoek, tellingen

Het onderzoek werd verricht in de Kelderhuispolder, een polder ten westen van de Horsmeertjes en ten zuiden van De Geul op Texel (53°00'NB, 04°43'OL; figuur 1). De kolonies maken deel uit van een veel grotere meeuwenkolonie, die zich uitstrekt over het duingebied van De Geul, de Bollekamer, de Westerduinen en de Bleekersvallei. De Kleine Mantelmeeuw vestigde zich hier in 1970, toen er al meer dan 1000 paren Zilvermeeuwen in het gebied nestelden. Het proefterrein was een ruim 8 ha grote vlakte omringd door duinrichels (stuifdijken) begroeid met Helm *Ammophila arenaria*, Duindoorn



Figuur 1. Ligging Kelderhuispolder op de zuidpunt van Texel. Map of the Western Wadden Sea with Texel and the position of the Kelderhuispolder colony.

Hippophae rhamnoides, Vlier *Sambucus nigra* en opslag van onder meer Bitterzoet *Solanum dulcamara*, Vogelmuur *Stellaria media*, Winterpostelein *Claytonia perfoliata*, Kleefkruid *Galium aparine*, Paarse Dovenetel *Lamium purpureum*, Brandnetel *Urtica sp.* en Harig Wilgenroosje *Epilobium hirsutum*. De tussen de duinrichels gelegen vallei was begroeid met kort gras, afgewisseld met uitgroeiende Helm en met hier en daar vlierbosjes. Het helmgras en de brandnetels vormden de belangrijkste mogelijkheden voor jonge vogels om zich te verstoppen; konijnenholen en struiken waren schaars.

Het aantal broedparen wordt niet jaarlijks vastgesteld, maar in 2006, bij de laatste min of meer volledige telling, werd de populatie op de zuidpunt van Texel geschat op 11 500 paren Kleine Mantelmeeuwen en 5050 paren Zilvermeeuwen (SO-VON/SSB database kolonievogels). Het studiegebied in de Kelderhuispolder werd in 2009 en in 2010 door middel van striptransecten geteld. Hierbij werden het totale aantal broedvogels en de dichtheden per oppervlakte-eenheid gebaseerd op het aantal actieve nesten. De soortverhouding werd gebaseerd op soortspecifieke prooi-resten in de territoria (De Wit 1988, Camphuysen & Koffijberg *in prep.*).

Proefvlakken en nestmarkeringen

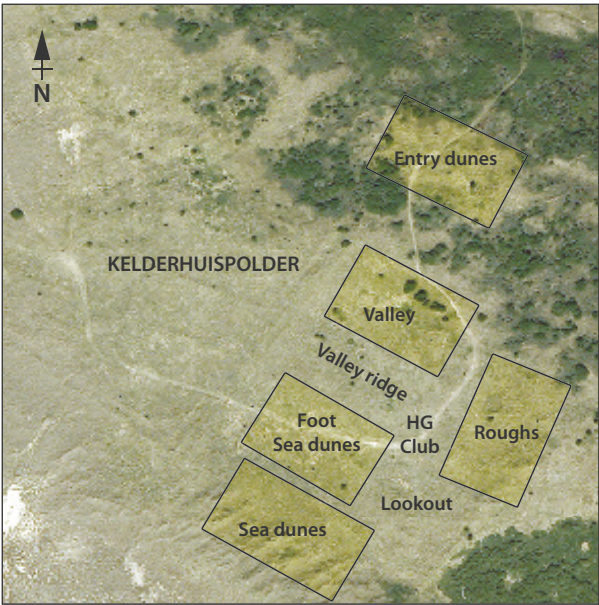
Broedbiologische gegevens werden verzameld van begin april tot half augustus 2006-2010. Voorafgaande aan de eileg (eind april) werd de kolonie met toenemende frequentie bezocht, waarbij nesten werden gemarkeerd langs een vaste route door vijf proefvlakken: *Entry dunes*, *Roughs*, *Sea dunes* (stuifdijken waar Zilvermeeuwen numeriek domineerden),

Foot sea dunes en Valley (duinvlaktes waar Kleine Mantelmeeuwen in de meerderheid waren; figuur 2). In 2006-2010 werden in totaal 748 nesten gemarkeerd met een genummerd houten paaltje (451 Kleine Mantelmeeuwen, 297 Zilvermeeuwen; tabel 1). De mate van beschutting door vegetatie werd genoteerd en fotografisch vastgelegd voor latere vergelijkingen. De beschutting langs de rand van het nest werd als volgt geclassificeerd: geen (open grondnest), gras met bedekking <10%, 10-25%, 25-50%, 50-75% en >75%, en bijna volledige beschutting door gras en struikgewas.

Eieren

Door frequente zoektochten (minimaal elke derde dag) werd getracht de precieze legdatum van opeenvolgende eieren te documenteren. Voor elk ei (legsels) werd genoteerd: (1) aanwezig maar koud, (2) aanwezig en bebroed, (3) beschadigd, (4) dood, of (5) gepredeerd (voortijdig verdwenen of gebroken eierdoppen nog in de buurt). Omdat de legsels zo vaak werden gecontroleerd konden zo goed als alle eiverliezen worden gedocumenteerd. Daarom werd afgezien van correcties met behulp van de ‘Mayfield methode’ (Mayfield 1975). Vlak voor de verwachte uitkomst werden de eieren nog beter bekeken en geregistreerd als: (1) intact en bebroed, (2) eerste barstjes, (3) eerste gaatje, en (4) uitgekomen (kuiken in nestkom).

Meeuwenlegsels bestaan meestal uit drie eieren (A-, B-, en C-ei). Geplunderde nesten worden soms aangevuld voordat het broeden begint. De eieren werden genummerd, gemeten (lengte en breedte, 0.1 mm) en gefotografeerd. Uiteraard werden er wel eens legsels over het hoofd gezien of laat gevonden, waardoor de precieze legvolgorde niet in alle gevallen kon worden bepaald. De broedperiode (gemiddelde ± SD van het aantal dagen tussen eileg en uitkomst) werd berekend



Figuur 2. Proefvlakken in de Kelderhuispolder waarbinnen nesten werden gemarkeerd. Kleine Mantelmeeuwen domineerden in de Valley en de Foot Sea dunes, terwijl Zilvermeeuwen de talrijkste soort waren in de andere drie proefvlakken. In 2010 werd het onderzoek uitgebreid naar de tussengelegen gebieden. *Study plots in the Kelderhuispolder colony. Lesser Black-backed Gulls were most the abundant species in the flat and grassy study plots Valley and Foot Sea dunes, whereas Herring Gulls dominated in Sea dunes, Roughs and Entry dunes (areas with steep dunes).*

aan de hand van de eieren waarvan de legdatum, de uitkomstdatum en de eivolgorde waren vastgelegd. Voor andere legsels werd de legdatum berekend door de gemiddelde broedduur af te trekken van de geregistreeerde uitkomstda-

Tabel 1. Aantallen nesten gevolgd van eileg tot uitkomst (alle gemarkeerde nesten) en van eileg tot en met uitvliegen jongen (nesten binnen omheiningen), per deelgebied in de Kelderhuispolder, 2006-10. *Numbers of nests marked and monitored from egg-laying to hatching (all marked nests), and from egg-laying to fledging (nests in enclosures) by sub-area in the Kelderhuispolder, 2006-10.*

	eileg tot uitkomst egg laying to hatching						eileg tot uitvliegen egg laying to fledging					
	2006	2007	2008	2009	2010	totaal	2006	2007	2008	2009	2010	Totaal
Kleine Mantelmeeuw Lesser Black-backed Gull												
Entry dunes	1	3	6	4	2	16	1	1	2	-	2	6
Foot sea dunes	41	40	46	39	35	201	21	14	16	16	21	88
Roughs/Lookout	5	4	-	20	20	49	1	-	-	9	17	27
Sea dunes	-	-	-	3	-	3	-	-	-	-	-	0
Valley/ridge	16	36	46	50	34	182	12	22	16	24	25	99
totaal total	63	83	98	116	91	451	35	37	34	49	65	220
Zilvermeeuw Herring Gull												
Entry dunes	14	13	22	23	19	91	9	7	12	10	9	47
Foot sea dunes	3	3	6	2	-	14	1	1	2	2	-	6
Roughs/Lookout	15	18	19	18	19	89	2	5	4	9	11	31
Sea dunes	9	17	24	19	12	81	-	-	-	-	-	0
Valley/ridge/club	1	5	3	3	10	22	1	2	2	-	4	9
totaal total	42	56	74	65	60	297	13	15	20	21	24	93



Kees Camphuysen

Bevestiging van de paarband en het innemen van territoria in de Kelderhuispolder voorafgaande aan de eileg.
Re-establishing pair-bond and territorial disputes in Kelderhuispolder, prior to egg-laying.

tum. Het eivolume (V) werd berekend als in Stonehouse (1966): $V = K_v \times L \times B^2$ waarbij L staat voor grootste lengte, B voor grootste breedte. K_v is een constante, door Spaans & Spaans (1975) op grond van 12 eieren berekend als 0.5035.

Om legselgrootte, legselvolume, uitkomstpercentages en uitvliegsucces te kunnen vergelijken tussen groepen legfels die verschilden in de legdatum werd het eerste kwart van de legfels in elk seizoen als 'vroeg' aangemerkt, het laatste kwart als 'laat', en de tussenliggende 50% als 'gemiddeld'. De exacte data van deze drie categorieën werden voor beide soorten en voor elk seizoen opnieuw berekend.

Kuikens en enclosures

Nesten of groepen nesten (willekeurige selectie, soms licht aangepast om praktische redenen) werden met 50 cm hoog kippengaas omheind (enclosures) om het uitvliegsucces te kunnen meten. Van nesten die om bijzondere redenen werden gevolgd (niet willekeurig) en door de onderzoekers verstoorte nesten werden de gegevens niet meegenomen bij berekeningen van uitvliegsucces. De kleinste enclosures (met één nest) waren min of meer vierkant (2x2 m), waarbij aandacht werd besteed aan de vorm van het territorium, zodat

het voedsel door de ouders niet buiten de hekken gedeponeerd zou worden. Binnen de grootste omheiningen lagen ongeveer een dozijn nesten. Waar de hoeveelheid vegetatie binnen een omheining beperkt was (en kuikens normaal gesproken in de omgeving beschutting gezocht zouden hebben), werd bij elk bezoek bij wijze van schuilplaats vers gebladerte in de enclosures gedeponeerd. Bij elk bezoek werden de hekken gecontroleerd, zodat het aantal voortijdige ontsnappingen van kuikens beperkt bleef. Omheinde nesten werden gevolgd tot het moment waarop alle jongen dood waren of groot genoeg om de enclosure te verlaten.

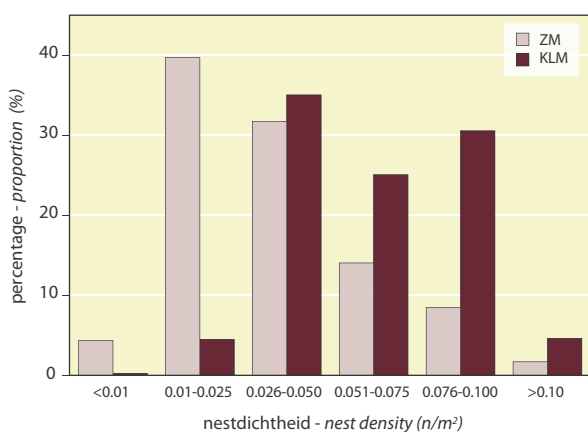
In totaal werden 313 nesten omheind (220 Kleine Mantelmeeuwen, 93 Zilvermeeuwen; tabel 1). De jongen daarin zijn bij gunstig weer elke derde dag opgezocht, gevangen en buiten het enclosure gemeten en gewogen om de groei vast te leggen. Vochtige kuikens werden beschouwd als uitgekomen op de dag van de controle, droge kuikens waarbij het ei bij het voorgaande bezoek net barstjes had als één dag oud, droge kuikens waarvan het ei bij het vorige bezoek al een gaatje had als twee dagen oud. Kuikens werden individueel genummerd met een aluminium ring om de tibia. Dood gevonden kuikens werden gegroepeerd als (1) dood, intact

(geen duidelijke uitwendige beschadigingen), (2) gepredeerd of doodgepikt (uitwendige sporen van geweld, aangevreten kadavers, soms teruggevonden in een braakbal), en (3) onbekend. Kuikens die op zeer jonge leeftijd (<25 d) spoorloos uit enclosures verdwenen werden als gepredeerd genoteerd, tenzij er redenen waren om ontsnapping te veronderstellen. Kuikens werden als uitgevlogen beschouwd op een leeftijd van 40 dagen. Op een leeftijd van 30 dagen (of eerder, bij voldoende uitgegroeide tarsus) werden de jongen omgeringd met een stalen ring van het Vogeltrekstation om de rechter tibia en een kleurring van polymethylmethacrylaat met inscriptie om de linker tarsus.

RESULTATEN

Aantallen en dichtheden van broedvogels

In 2009 en 2010 nestelden in de Kelderhuispolder ongeveer 1985 paren Kleine Mantelmeeuwen en 1025 paren Zilvermeeuwen: 363 paren/ha duingebied (Kleine Mantelmeeuw 240, Zilvermeeuw 123 paren/ha). De verschillende proefvlakken hadden sterk uiteenlopende dichtheden, die in de *Foot sea dunes* en in de *Valley*, gebieden waar Kleine Mantelmeeuwen numeriek domineerden, plaatselijk tot 1400 paren/ha konden oplopen. Zilvermeeuwen nestelden vooral in gebieden met een relatief lage dichtheid aan broedende meeuwen (76% bij een dichtheid <500 nesten/ha), terwijl bijna tweederde van de Kleine Mantelmeeuwen in de drukste delen van de kolonie werd aangetroffen (60% bij >500 nesten/ha; figuur 3). Subadulte Kleine Mantelmeeuwen en Zilvermeeuwen (vierde of vijfde kalenderjaar) werden vrijwel nergens in de studiekolonie territoriaal waargenomen. Tij-



Figuur 3. Frequentie van voorkomen (%) van territoria van Kleine Mantelmeeuwen en Zilvermeeuwen bij verschillende nestdichtheden, op grond van transecttellingen in de Kelderhuispolder in 2010. Frequency of occurrence (%) of territories of Lesser Black-backed Gull (KLM) and Herring Gull (ZM) in areas with different nest densities, based on transect counts in 2010.

dens het kleurringen van broedvogels werd ook geen enkele onvolwassen Kleine Mantelmeeuw gevangen (N=196), maar onder de Zilvermeeuwen bevonden zich vijf exemplaren (4%, N=124). Op de 'clubs' in de kolonie werden ook maar mondjesmaat onvolwassen vogels gezien.

Eileg, broedduur, legselgrootte, eivolume

Over alle jaren varieerde de legdatum van de allereerste eieren bij de Kleine Mantelmeeuw van 29 april tot 4 mei (mediane legdatum over alle eerste eieren 10 mei; tabel 2) en bij de Zilvermeeuw van 23 april tot 2 mei (mediaan 6 mei; tabel 3). Zilvermeeuwen begonnen eerder met de eileg dan Kleine Mantelmeeuwen en zij begonnen bovendien elk jaar eerder (tabel 2-3). In 2010 viel de mediane eilegdatum bij de Zilvermeeuw maar liefst negen dagen voor die van de Kleine Mantelmeeuw.

De broedperiode, berekend als het verschil tussen de mediane legdatum en de mediane uitkomstdatum, bedroeg gemiddeld 29 dagen bij de Kleine Mantelmeeuw (tabel 2) en 28 dagen bij de Zilvermeeuw (tabel 3). De gemiddelde legselgrootte bedroeg 2.79 eieren bij de Kleine Mantelmeeuw en 2.74 eieren bij de Zilvermeeuw (tabel 2-3; $t_{723}=1.33$, $P=0.18$, n.s.). Op 27 mei 2010 werd tijdens een integrale nestentelling voordat de eieren bij de Kleine Mantelmeeuw waren uitgekomen, een gemiddelde legselgrootte gevonden van 2.78 ± 0.53 eieren (N=653 legsels: 29×1 , 89×2 , 531×3 , 3×4 en 1×5 eieren).

Eieren van Zilvermeeuwen waren gemiddeld aanzienlijk groter dan die van Kleine Mantelmeeuwen (gemiddelde drie-legselvolumes respectievelijk 246 en 224 cm^3 , tabel 2-3). Bij beide soorten waren A- en B-eieren gemiddeld groter dan C-eieren, terwijl dwergeieren ($\leq 30 \text{ cm}^3$) uitsluitend (en hoogst incidenteel) bij de Zilvermeeuw werden aangetroffen, als B- of C-ei. Bij de Zilvermeeuw varieerden de eimaten veel sterker dan bij de Kleine Mantelmeeuw (figuur 4). A-eieren van Zilvermeeuwen (volume $85.0 \pm 8.1 \text{ cm}^3$, N=225) waren duidelijk groter dan B-eieren ($81.9 \pm 9.0 \text{ cm}^3$, N=178; $t_{401}=3.55$, $P<0.001$) die op hun beurt weer duidelijk groter waren dan C-eieren ($77.2 \pm 9.4 \text{ cm}^3$, N=164; $t_{340}=4.73$, $P<0.001$). Bij de Kleine Mantelmeeuw waren A-eieren ($76.1 \pm 5.8 \text{ cm}^3$, N=256) en B-eieren ($76.1 \pm 5.9 \text{ cm}^3$, N=196; $t_{450}=0.06$, n.s.) gemiddeld even groot. Hoewel C-eieren ook bij de Kleine mantelmeeuw significant kleiner waren dan A- en B-eieren ($72.1 \pm 5.8 \text{ cm}^3$, N=231; $t_{425}=6.97$, $P<0.001$), was het verschil veel kleiner dan bij de Zilvermeeuw. Bij zowel de Zilvermeeuw ($y=0.768x + 18.30$, $R^2_{126}=0.65$) als bij de Kleine Mantelmeeuw ($y=0.782x + 17.05$, $R^2_{162}=0.57$) bestond er een positief verband tussen de inhoud (cm^3) van A- en B-eieren. Relatief grote C-eieren werden ook vooral gevonden in legsels waar ook relatief grote A- en B-eieren waren gelegd (Zilvermeeuw $y=0.857x + 5.43$, $R^2_{124}=0.65$; Kleine Mantelmeeuw $y=0.829x + 8.78$, $R^2_{162}=0.58$).

Tabel 2. Broedparameters van de Kleine Mantelmeeuw in de Kelderhuispolder, 2006-10. De vier secties beschrijven (1) de timing van het broedseizoen, (2) grootte, volume en lotgevallen van legsels, (3) lotgevallen van eieren, en (4) lotgevallen van kuikens en broedsucces. Eileg- en uitkomstdata zijn vermeld voor de allereerste eieren/jongen en voor de datums waarop 25%, 50% (mediaan) en 75% van het totaal werd bereikt. De broedduur is het aantal dagen tussen de mediane eilegdatum en de mediane uitkomstdatum, en de periode van kuikenzorg is berekend als 40 dagen na de uitkomstpiek. *Breeding parameters for Lesser Black-backed Gull in the Kelderhuispolder, 2006-10. The four sections describe (1) breeding phenology, (2) size, volume and fates of clutches, (3) fates of eggs, and (4) fates of chicks and overall breeding output. Laying and hatching dates are given for the very first eggs/chicks and for the dates on which 25%, 50% (median), and 75% of the total was reached. The duration of incubation is the difference between median hatching and median laying dates, while the chick period extended for 40 days following the peak of hatching.*

	2006	2007	2008	2009	2010	totaal
Broedseizoen breeding season						
eerste eieren <i>first eggs laid</i>	4 mei	29 apr	1 mei	30 apr	4 mei	29 apr
mediaan eileg <i>median egg laying</i>	11 mei	8 mei	9 mei	11 mei	11 mei	10 mei
25-75% eileg <i>25-75% laying dates</i>	9-13 mei	4-15 mei	7-12 mei	9-15 mei	9-15 mei	7-14 mei
broedperiode <i>incubation period</i>	14 mei-5 jun	16-31 mei	13 mei-2 jun	16 mei-5 jun	16 mei-5 jun	15 mei-4 jun
broedduur (d) <i>incubation duration</i>	28	28	28	28	29	29
eerste jongen <i>first chicks hatched</i>	1 jun	22 mei	29 mei	28 mei	30 mei	22 mei
mediaan uitkomst <i>median hatching</i>	8 jun	5 jun	6 jun	8 jun	9 jun	8 jun
25-75% uitkomst <i>25-75% hatched</i>	6-11 jun	1-11 jun	3-13 jun	6-13 jun	6-12 jun	5-11 jun
kuikenzorgperiode <i>chick period</i>	12 jun-22 jul	12 jun-22 jul	14 jun-24 jul	14 jun-24 jul	13 jun-23 jul	12 jun-22 jul
eerste uitvliegers <i>first fledglings</i>	17 jul	10 jul	10 jul	14 jul	11 jul	10 jul
Legsels clutches						
legselsgrootte ± SD <i>clutch size</i>	2.75 ± 0.54	2.73 ± 0.52	2.84 ± 0.49	2.80 ± 0.46	2.80 ± 0.51	2.79 ± 0.50
N nesten ¹ <i>N nests</i> ¹	(57)	(79)	(98)	(114)	(88)	(436)
drielegselsvolume (cm ³) ± SD <i>three egg clutch volume (cm³)</i>	226 ± 17	224 ± 17	224 ± 15	221 ± 18	227 ± 16	224 ± 17
N nesten <i>N nests</i>	(46)	(61)	(87)	(94)	(73)	(361)
mislukte legsels <i>failed nests</i>	7.9%	7.2%	10.2%	7.8%	7.7%	8.2%
herleg <i>relaying</i>	9.5%	4.8%	-	1.7%	3.3%	3.3%
N nesten <i>N nests</i>	(63)	(83)	(98)	(116)	(91)	(451)
Eieren eggs						
gepredaard <i>egg predation</i>	29.0%	15.0%	14.4%	14.9%	9.8%	15.8%
sterfte anders <i>other mortality</i>	7.1%	5.6%	11.9%	7.9%	6.6%	8.0%
uitgekomen <i>hatched</i>	61.2%	78.1%	73.4%	77.1%	83.6%	75.5%
N eieren <i>N eggs</i>	(183)	(233)	(278)	(328)	(256)	(1278)
Jongen young						
gepredaard <i>chicks predated</i>	60.3%	66.7%	63.4%	62.3%	35.4%	53.9%
sterfte anders <i>other mortality</i>	25.4%	12.3%	15.5%	17.9%	34.8%	23.2%
uitgevlogen <i>fledged</i>	14.3%	21.0%	16.9%	17.0%	28.6%	21.2%
N kuikens <i>N hatchlings</i>	(63)	(81)	(71)	(106)	(161)	(482)
vliegvl. jongen/paar <i>fledged young/pair</i>	0.26	0.46	0.35	0.37	0.71	0.46
N nesten <i>N nests</i>	(35)	(37)	(34)	(49)	(65)	(220)

¹ exclusief vervangingslegsels *excluding replacements*.

Uitkomst van de eieren, eipredatie, eisterfte

De uitkomstdatum van de allereerste eieren varieerde bij de Kleine Mantelmeeuw van 22 mei tot 1 juni (mediane uitkomstdatum over alle legsels 8 juni; tabel 2) en bij de Zilvermeeuw van 20 mei tot 29 mei (mediaan 3 juni; tabel 3). Het uitkomstpercentage van eieren verschilde over de gehele periode gemeten niet significant tussen de twee soorten (76% bij de Kleine Mantelmeeuw, 72% bij de Zilvermeeuw; $G_{adj,1}=2.75$, n.s.). In 2006 kwam bij de Zilvermeeuw echter 80% van de eieren uit tegen slechts 61% bij de Kleine Mantel-

meeuw ($G_{adj,1}=11.63$, $P<0.01$). Het omgekeerde was het geval in 2007 (64% Zilvermeeuw, 78% Kleine Mantelmeeuw; $G_{adj,1}=9.16$, $P<0.01$).

Gemiddeld mislukten 8% van de broedpogingen bij de Kleine Mantelmeeuw (tabel 2) en 12% bij de Zilvermeeuw (tabel 3). Zilvermeeuwen hadden vooral in 2007 te lijden van eipredatie (26%, gemiddeld 2006-10: 17%), Kleine Mantelmeeuwen vooral in 2006 (29%, gemiddeld 2006-10: 16%). Herleg of aanvullende eileg kwam weinig voor: 3.3% van de Kleine Mantelmeeuwen en 2.7% van de Zilvermeeuwen.

Tabel 3. Broedparameters van de Zilvermeeuw in de Kelderhuispolder, 2006-10. Conventies als in tabel 2. *Breeding parameters for Herring Gull in the Kelderhuispolder, 2006-10. Conventions as in table 2.*

	2006	2007	2008	2009	2010	totaal
<i>Broedseizoen breeding season</i>						
eerste eieren <i>first eggs laid</i>	2 mei	26 apr	25 apr	23 apr	26 apr	23 apr
mediaan eileg <i>median egg laying</i>	8 mei	6 mei	7 mei	5 mei	2 mei	6 mei
25-75% eileg <i>25-75% laying dates</i>	6-11 mei	4-9 mei	4-7 mei	3-8 mei	1-6 mei	2-9 mei
broedperiode <i>incubation period</i>	12 mei-2 jun	10-30 mei	8-30 mei	9-30 mei	7-28 mei	10-30 mei
broedduur (d) <i>incubation duration</i>	28	28	27	29	29	28
eerste jongen <i>first chicks hatched</i>	29 mei	23 mei	22 mei	20 mei	23 mei	20 mei
mediaan uitkomst <i>median hatching</i>	5 jun	3 jun	3 jun	3 jun	31 mei	3 jun
25-75% uitkomst <i>25-75% hatched</i>	3-8 jun	31 mei-7 jun	31 mei-5 jun	31 mei-5 jun	29 mei-3 jun	31 mei-6 jun
kuikenzorgperiode <i>chick period</i>	9 jun-19 jul	8 jun-18 jul	6 jun-16 jul	6 jun-16 jul	4 jun-14 jul	7 jun-17 jul
eerste uitvliegers <i>first fledglings</i>	12 jul	2 jul	7 jul	11 jul	6 jul	2 jul
<i>Legsels clutches</i>						
legselgrootte ± SD <i>clutch size</i>	2.71 ± 0.51	2.58 ± 0.69	2.86 ± 0.43	2.69 ± 0.56	2.81 ± 0.48	2.74 ± 0.54
N nesten ¹ <i>N nests</i>	(42)	(55)	(69)	(65)	(58)	(289)
drielegselvolume (cm ³) ± SD <i>three egg clutch volume (cm³)</i>	247 ± 23	242 ± 24	249 ± 22	241 ± 24	248 ± 20	246 ± 23
N nesten <i>N nests</i>	(31)	(38)	(58)	(48)	(49)	(224)
mislukte legsels <i>failed nests</i>	14.3%	16.1%	10.8%	10.8%	8.3%	11.8%
herleg <i>relaying</i>	-	1.8%	6.8%	-	3.3%	2.7%
N nesten <i>N nests</i>	(42)	(56)	(74)	(65)	(60)	(297)
<i>Eieren eggs</i>						
gepredeerd <i>egg predation</i>	18.4%	26.0%	18.8%	13.7%	10.6%	17.2%
sterfte anders <i>other mortality</i>	0.9%	9.6%	13.1%	15.4%	7.6%	10.1%
uitgekomen <i>hatched</i>	79.8%	63.7%	68.1%	70.3%	81.8%	72.3%
N eieren <i>N eggs</i>	(114)	(146)	(213)	(175)	(170)	(818)
<i>Jongen young</i>						
gepredeerd <i>chicks predated</i>	33.3%	39.1%	25.0%	51.2%	20.0%	32.3%
sterfte anders <i>other mortality</i>	42.4%	8.7%	25.0%	7.0%	21.8%	21.2%
uitgevlogen <i>fledged</i>	24.2%	52.2%	50.0%	39.5%	58.2%	46.0%
N kuikens <i>N hatchlings</i>	(33)	(23)	(44)	(43)	(55)	(198)
vliegvl. jongen/paar <i>fledged young/pair</i>	0.62	0.80	1.10	0.81	1.33	0.98
N nesten <i>N nests</i>	(13)	(15)	(20)	(21)	(24)	(93)

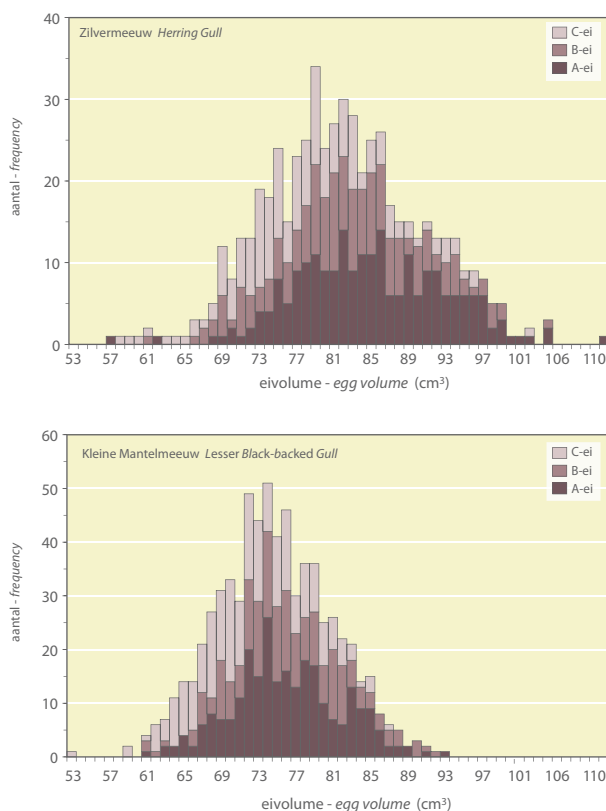
¹ exclusief vervangingslegsels *excluding replacements*.

Het niet uitkomen van eieren, als gevolg van onvruchtbaarheid of door sterfte van het embryo, bedroeg ongeveer 8% bij de Kleine Mantelmeeuw (tabel 2), maar verschilde sterk van jaar tot jaar bij de Zilvermeeuw (gemiddeld 10%, tabel 3).

Bij de Kleine Mantelmeeuw verdween 36% (N=181) van de gepredeerde eieren in de eerste week van de broedperiode van 28 dagen. Bij de Zilvermeeuw bedroeg dit percentage 36% (N=140). De eipredatie nam bij de Kleine Mantelmeeuw in de tweede (18%) en derde week (11%) sterk af, maar kende een opleving rond de uitkomst van de eieren (25%). Eieren die als 'gepredeerd' geboekt werden na meer dan vier weken (11%) waren vermoedelijk al dood. Bij de Zilvermeeuw werd 15% gepredeerd in de tweede week, 21% in de derde week, 20% in de vierde week en 7% na de berekende uitkomstdatum.

In 2007 werd getracht om de voornaamste predatoren te identificeren. In dat jaar werd het vermoeden bevestigd dat vrijwel alle gepredeerde eieren door andere 'grote meeuwen' werden geroofd. Meeuweneieren waren veel voorkomende prooiresten op nestranden en in territoria, vooral van Zilvermeeuwen (398 gevallen tegen 58 bij Kleine Mantelmeeuwen). Ten minste zes gespecialiseerde paren Zilvermeeuwen werden gevonden, twee in 2007 (totaal 184 eieren), twee in 2008 (83 eieren) en twee in 2009 (63 eieren). Bij deze paren, die nestelden op duintoppen met een goed overzicht over de kolonie, werd 91% van de 398 aantoonbaar door Zilvermeeuwen geroofde eieren aangetroffen. Aantekeningen op de eieren wezen uit dat deze uit de gehele kolonie afkomstig waren.

De sterfte van eieren (onbevrucht en voortijdig gestorven embryo's) was bij de Kleine Mantelmeeuw het hoogst (10%)



Figuur 4. Volumes (cm³) van A-, B- en C-eieren van Zilvermeeuwen en Kleine Mantelmeeuwen, Kelderhuispolder, Texel, 2006-10. Volume (cm³) of A-, B- and C- eggs of Herring Gulls and Lesser Black-backed Gulls, Kelderhuispolder, Texel, 2006-10.

bij de C-eieren (A-eieren 5%, B-eieren 9%). Bij de Zilvermeeuw kwam 11% van de A-eieren niet uit, 5% van de B-eieren en 18% van de C-eieren. Er was een positief verband tussen legselgrootte en uitkomstsucces. Slechts 6% van de éénlegsels van Kleine Mantelmeeuwen kwam uit (N=18), terwijl bij de Zilvermeeuw daarvan 39% uitkwam. Bij zowel de Kleine Mantelmeeuw (tweelegsels 86%, N=56; drielegsels 96%, N=362; $G_{adj,1}=8.10$, $P<0.01$), als de Zilvermeeuw (tweelegsels 80%, N=51; drielegsels 92%, N=224; $G_{adj,1}=5.05$, $P<0.05$) hadden ook tweelegsels een lager uitkomstpercentage dan drielegsels.

Jongensterfte, kuikenpredatie, uitvliegsucces

Over alle jaren berekend werd bij de Kleine Mantelmeeuw 54% van de jongen geïmpregeerd, stierf 23% voortijdig en werd slechts 21% vliegvlug (2% onbekend; tabel 2). Bij de Zilvermeeuw werd 32% van de jongen geïmpregeerd, 21% stierf voortijdig en 46% werd vliegvlug (0.5% onbekend; tabel 3). Gemiddeld leverde dit 0.46 uitvliegende jongen per paar op bij de Kleine Mantelmeeuw en 0.98 jongen/paar bij de Zilvermeeuw (tabel 2-3). Het niveau van kuikenpredatie lag bij Kleine Mantelmeeuwen elk jaar veel hoger dan bij de Zilver-

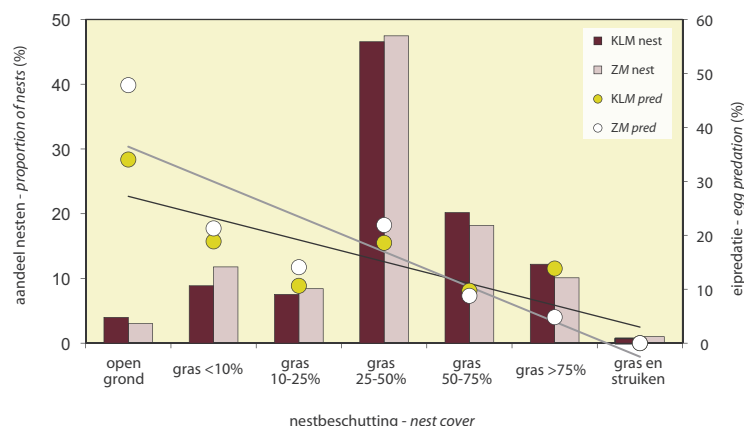
meeuw ($G_{adj,1}=26.71$, $P<0.001$; tabel 2-3). Voor beide soorten was het uitvliegsucces het laagst in 2006. De volgende drie seizoenen waren zeer matig bij de Kleine Mantelmeeuw, maar vrij goed voor de Zilvermeeuw. Bij de Kleine Mantelmeeuw was alleen 2010 vrij productief (0.71 jongen/paar), zeker in vergelijking met de eerdere seizoenen waarin de kuikenpredatie steeds ruim boven de 60% lag. Bij Zilvermeeuwen schommelde het broedsucces tussen 0.80 en 1.33 jongen/paar.

Kuikenpredatie was vrijwel geheel het gevolg van kannibalisme of predatie van de ene meeuwensoort door de andere. Roofdieren, ratten of roofvogels speelden hierbij geen rol van betekenis. Soms werden specialisten aangetroffen (drie gevallen bij Zilvermeeuw, twee bij Kleine Mantelmeeuw). Bij de Kleine Mantelmeeuwen speelde kannibalisme een grote rol en daarbij waren bovendien veel verschillende vogels betrokken. Alleen in 2010 bleef een dergelijke 'koloniebrede' predatie achterwege. De term 'predatie' wordt hier overigens gebruikt voor alle jongen die op jonge leeftijd spoorloos uit enclosures verdwenen (ontsnappende kuikens zoveel mogelijk uitgesloten) en jongen die stierven door pikwonden aan het lichaam (vooral op de kop). Veel 'gepredeerde' kuikens werden alleen maar door andere meeuwen afgemaakt, maar niet (of pas later) deels opgegeten.

Natuurlijke jongensterfte anders dan predatie was bij de Kleine Mantelmeeuw relatief hoog in 2006 en vooral in 2010 (tabel 2). In het eerste seizoen werd mogelijk nog onvoldoende onderscheid gemaakt tussen geïmpregeerde en anderszins gestorven jongen. In 2010 was de sterfte opvallend onder kleine kuikens in een gedeelte van de kolonie. Deze jongen hadden symptomen van een Salmonella-vergiftiging (Friend & Franson 1999). Ook bij de Zilvermeeuw werden forse fluctuaties in de sterfte van jongen gevonden (tabel 3), maar afgezien van verzwakking en gestagneerde groei (diagnose ondervoeding) kon geen bijzondere doodsoorzaak worden vastgesteld.

Broedsucces en timing

Noch bij de Kleine Mantelmeeuw, noch bij de Zilvermeeuw verschilden de uitkomstpercentages tussen vroege, gemiddelde en late legsels (tabel 4). Bij laat leggende Kleine Mantelmeeuwen kwamen meer kuikens om door predatie, maar alleen het percentage uitvliegende jongen was significant verschillend. Ook bij de Zilvermeeuw was het aantal uitvliegende jongen per paar over het algemeen lager bij late legsels, maar de verschillen waren niet significant (tabel 4). Van herleggende paartjes bedroeg het uitkomstpercentage van de eieren 74% bij de Kleine Mantelmeeuw (N=42 eieren uit 15 nesten) en 69% bij de Zilvermeeuw (N=16 eieren uit 8 nesten). Bij veel eerdere studies werd bij laat leggende paren een veel lager broedsucces gevonden. Op Texel werden maar weinig ver na de legpiek nestelende meeuwen onderzocht. Er is ech-



Figuur 5. Eipredatie (punten en regressielijnen; %) in relatie tot de mate van beschutting van nesten bij Kleine Mantelmeeuwen (N=451) en Zilvermeeuwen (N=297), Kelderhuispolder, 2006-10. De staven geven de frequentie van voorkomen (%) weer van nesten met een verschillende mate van beschutting. *Egg predation (%) in relation to amount of nest cover in Lesser Black-backed Gulls (N=451 nests) and Herring Gulls (N=297 nests), Kelderhuispolder, 2006-2010. The frequency of occurrence (%) of nests with certain levels of cover is shown by the bars. KLM= Lesser Black-backed Gull, ZM= Herring Gull.*

ter volop anekdotische informatie dat de legsels van pas in juni leggende meeuwen op Texel meestal mislukten.

Habitats, nestbeschutting en predatie, nestdichtheid

Kleine Mantelmeeuwen waren het talrijkst in duinvlakten omgeven door steile duinpartijen (overgroeide stuifdijken). Zilvermeeuwen nestelden juist in die omringende duinpartijen en op de hoger gelegen delen van de centrale vlakke. Slechts 0.7% van de gemarkeerde nesten van Kleine Mantelmeeuwen bevond zich op duintoppen, 21% op duinhellingen en 78% op vlakke delen van het terrein (N=451 nesten). Bij Zilvermeeuwen werd 38% van de gemarkeerde nesten op duintoppen gevonden, 47% op duinhellingen en 16% op als vlak aangemerkte gebieden (N=297). Dit grote verschil is deels een artefact, veroorzaakt door de keuze van proefvlakken, maar het weerspiegelt wel degelijk een verschil in habitatpreferentie tussen beide soorten. De mate van beschutting van de

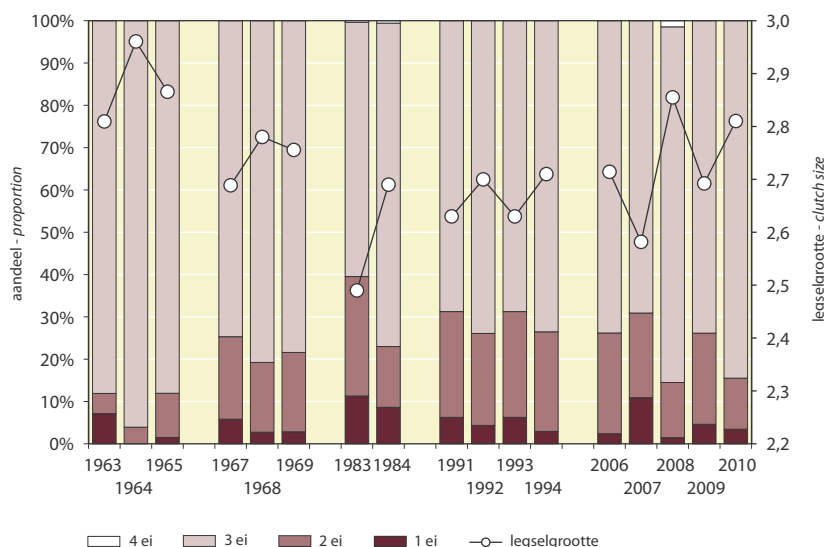
nesten was gelijk bij beide soorten. De eiverliezen waren groter bij nesten met minder beschutting (figuur 5). Open grondnesten leidden ook tot een laag uitvliessucces: alle uitgekomen jongen van Kleine Mantelmeeuwen werden daar gepredeerd, waarvan 83% binnen vijf dagen na uitkomst. Bij Zilvermeeuwen was het verschil met beter beschutte nesten minder groot, maar nog steeds viel 60% van de jonge Zilvermeeuwen uit open grondnesten ten prooi aan predatie, waarvan 40% binnen enkele dagen.

DISCUSSIE

Het onderzoek op Texel toonde allereerst een onverwacht laag broedsucces bij de Kleine Mantelmeeuw aan. Kort na aanvang van het onderzoek bleek dat het aantal broedparen Kleine Mantelmeeuwen in dit deel van de Waddenzee inderdaad niet meer toenam (van Dijk *et al.* 2010). Een tweede re-

Tabel 4. Broedresultaten (% uitgekomen eieren in gemarkeerde nesten en % jongenpredatie, % uitvliessucces en het aantal uitvliegende jongen per nest in enclosures) in relatie tot legdatum bij Kleine Mantelmeeuw (KLM) en Zilvermeeuw (ZM) in de Kelderhuispolder, 2006-10. Gegeven zijn de gemiddelde waarden voor de 25% vroegst broedende paren in elk seizoen ('vroeg'), de 25% laatst broedende ('laat'), en de 50% die daar tussenin begon ('gemiddeld'). Steekproefgroottes zijn tussen haakjes vermeld. De resultaten van vroege, gemiddelde en late legsels werden voor beide soorten apart vergeleken met verwachtingen gebaseerd op het totale aantal nesten, gelegde eieren of uitgekomen jongen in elke periode. *Breeding success (% eggs hatched in marked nests and % chick predation, % fledging success and number of fledglings per nest in enclosures) in relation to laying date in Lesser Black-backed Gulls (LBBG) and Herring Gulls (HG) in the Kelderhuispolder, 2006-10. Given are mean values for the 25% earliest-breeding pairs in each year ('early'), the 25% latest-breeding pairs ('late'), and the 50% in between ('average'). Sample sizes are given in parentheses. The observed frequencies were tested against expectations based on the total number of nests, eggs laid or chicks hatched in each species and period (G_{adj} -test).*

	uitkomst eieren <i>hatching eggs</i>		kuikenpredatie <i>chick predation</i>		uitvliessucces <i>fledging success</i>		vliegvl. jongen/paar <i>fledglings/pair</i>	
	KLM LBBG	ZM HG	KLM LBBG	ZM HG	KLM LBBG	ZM HG	KLM LBBG	ZM HG
vroeg <i>early</i> (0-25%)	78.1%	73.4%	50.6%	37.5%	31.0%	44.6%	0.69	1.13
	(274)	(177)	(87)	(57)	(87)	(57)	(39)	(24)
gemiddeld <i>average</i> (25-75%)	79.2%	74.2%	50.8%	26.9%	24.0%	56.4%	0.57	1.13
	(625)	(418)	(246)	(78)	(246)	(78)	(103)	(39)
laat <i>late</i> (75-100%)	72.1%	75.3%	62.3%	34.9%	11.0%	34.9%	0.21	0.73
	(312)	(186)	(146)	(63)	(146)	(63)	(77)	(30)
G_{adj} test	0.84	0.01	1.28	0.65	6.70	1.78	10.50	1.69
	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	P<0.05	n.s.	P<0.01	n.s.



Figuur 6. Gemiddelde legselgrootte (punten en lijn) en het aandeel één-, twee-, drie-, en vierlegsels (staven) van broedende Zilvermeeuwen op Schiermonnikoog in 1963-65 (Drent 1967), Terschelling in 1967-69 en 1983-84 (Spaans & Spaans 1975; Spaans *et al.* 1987) en op Schouwen in 1991-94 (Vercruijse 1999) en Texel in 2006-10 (deze studie). Mean clutch size (line graph) and the proportion one-, two-, three-, and four-egg clutches (bars) of Herring Gull on Schiermonnikoog in 1963-65 (Drent 1967), Terschelling in 1967-69 and 1983-84 (Spaans & Spaans 1975; Spaans *et al.* 1987), on Schouwen in 1991-94 (Vercruijse 1999) and on Texel in 2006-10 (this study).

sultaat was het groter dan verwachte aantal uitvliegende jongen bij de Zilvermeeuw; minder dan op Terschelling in de jaren zestig (Spaans & Spaans 1975), maar duidelijk meer dan in de jaren tachtig (Spaans *et al.* 1987) en zeker meer dan bij de Kleine Mantelmeeuwen op Texel. Het beeld was dus gekanteld: een populatieafname kon worden voorzien bij de Kleine Mantelmeeuw, terwijl de Zilvermeeuw zich kennelijk herstelde na een periode van sterke afname.

Spaans *et al.* (1987) relateerden het afgenomen broedsucces van de Zilvermeeuw op Terschelling aan de sterk toegenomen populatie, maar vooral aan een sterk toegenomen dichtheid van nestelende vogels. De Zilvermeeuwen waren bovendien eerder gaan broeden. Zij concludeerden dat het afgenomen broedsucces vooral werd veroorzaakt door toegenomen predatie door soortgenoten. Tenslotte werd vastgesteld dat de eieren in de jaren tachtig gemiddeld kleiner waren dan in de jaren zestig, dat de jongen zich minder snel ontwikkelden en dat het uitvlieggewicht lager was. De resultaten zouden de hypothese van Coulson *et al.* (1982) ondersteunen: competitie tussen soortgenoten als belangrijkste regulerende factor van het broedsucces. De Kleine Mantelmeeuw bleef hier als 'regulerende factor' nog buiten beeld, maar in latere publicaties werd de voedselconcurrentie tussen beide soorten aangevoerd (Noordhuis 1987, Spaans 1987, Spaans & Noordhuis 1989, Noordhuis & Spaans 1992). Deze publicaties bieden nogal wat aanknopingspunten om het op Texel verzamelde materiaal mee te vergelijken. Omdat dit vooral een beschrijvende studie was vergelijken wij de gegevens zonder oorzaken en gevolgen uitputtend te bediscussieren.

Dichtheden broedparen

Allereerst de vraag hoe de dichtheid van nestelende meeuwen op Texel zich verhiel tot andere studies. De ge-

middelde dichtheid van Kleine Mantelmeeuwen en Zilvermeeuwen samen op Terschelling bedroeg 30.5 (28.4-33.2) nesten/ha aan het einde van de jaren zestig en 96.7 (94.4-98.9) nesten/ha aan het begin van de jaren tachtig. Op Texel werd in 2009-10 een nog aanzienlijk hogere gemiddelde dichtheid van 360 nesten/ha vastgesteld. Het vergelijken van de dichtheden is niet zo gemakkelijk, omdat de oppervlakte waarover ze werden berekend verschilt van kolonie tot kolonie (cf. Spaans & Spaans 1975). Op Texel werden 'gebruikte' lege nesten (niet te verwarren met speelnesten; Goethe 1937) meegeteld, maar zelfs wanneer de telling beperkt bleef tot nesten met eieren werd nog een dichtheid van 295 nesten/ha vastgesteld: het drievoudige van Terschelling in de jaren tachtig. De verschillen in broeddichtheid tussen Kleine Mantelmeeuwen en Zilvermeeuwen op Texel waren opvallend: 76% van de Zilvermeeuwen op Texel nestelden in terrein met minder dan 50 nesten/ha (minder dan de gemiddelde dichtheid op Terschelling in de jaren tachtig), terwijl tweederde van alle Kleine Mantelmeeuwen broedde in gebieden met de hoogste dichtheden (veel hoger dan de gemiddelde dichtheid op Terschelling in de jaren tachtig; figuur 3). Eventuele dichtheidsafhankelijke effecten mogen dus vooral worden verwacht bij de Kleine Mantelmeeuw op Texel.

Aanvang van het broedseizoen

Spaans *et al.* (1987) documenteerden een vervroeging van de aanvang van het broedseizoen bij Zilvermeeuwen in de loop der jaren. Het nestbegin in de jaren zestig op Terschelling en Schiermonnikoog viel ruim tien dagen later dan tegenwoordig op Texel en ook in de jaren tachtig begonnen Zilvermeeuwen gemiddeld vier dagen later dan nu op Texel. Incidentele waarnemingen suggereren dat de legdatum op Terschelling tegenwoordig niet wezenlijk verschilt van die op Texel. Zilvermeeuwen zijn in het Nederlandse Waddenge-

bied in de loop der jaren dus steeds eerder gaan broeden. Voor Kleine Mantelmeeuwen bestaan weinig vergelijkbare historische gegevens uit ons land, maar op Texel produceerden zij hun eerste eieren nu gemiddeld vier dagen later dan Zilvermeeuwen. De mediane datum van het legbegin op Texel (10 mei) komt overeen met de waarde die Bukaciński *et al.* (1998) vonden bij Kleine Mantelmeeuwen in 1992 op Terschelling. In tegenstelling tot de situatie bij de Zilvermeeuw zijn er bij Kleine Mantelmeeuwen dus geen aanwijzingen voor een vervroeging van de legdatum bij een toenemende dichtheid van broedparen.

Legselgrootte

Wat betreft de legselgrootte bij Zilvermeeuwen zijn er veel vergelijkingen mogelijk (figuur 6). Op Terschelling werden in de jaren tachtig bij Zilvermeeuwen kleinere legfels gevonden dan op Schiermonnikoog en Terschelling in de jaren zestig (Drent 1967, Spaans *et al.* 1987). Opvallend waren ook de grote aantallen één- en tweelegfels in 1983. Op Schouwen, waar in het begin van de jaren negentig een onderzoek werd uitgevoerd naar het broedsucces van net tot de populatie toetredende vogels van bekende leeftijd (meest jong en onervaren; Vercuijsse 1999), werd een gemiddelde legselgrootte gevonden van 2.67 (N=105), iets kleiner dan tegenwoordig op Texel onder meeuwen van onbekende leeftijd (2.74, N=289), maar met een sterk overeenkomstig aandeel drielegfels. Het

materiaal van Schouwen (beginnende broedvogels) is onvergelijkbaar in deze reeks, maar de gegevens suggereren dat Zilvermeeuwen 'grote legfels' (veel drielegfels) produceerden in jaren van onstuimige populatiegroei, en kleinere legfels (weinig drielegfels) wanneer de populatie stabiliseert en zelfs afneemt. De nieuwste gegevens lijken te wijzen op een terugkeer naar grotere legfels en meer drielegfels nu de populatieafname tot staan is gekomen.

Voor de Kleine Mantelmeeuw zijn minder geschikte gegevens voorhanden om veranderingen te documenteren. Bukaciński *et al.* (1998) vonden op Terschelling in 1992 een legselgrootte van 2.92 ± 0.32 eieren (N=26), een getal dat niet significant verschillend is van de gemiddelde legselgrootte op Texel tijdens het hier beschreven onderzoek (tabel 2; $z=1.16$, $P>0.05$).

Eigrootte en overleving

Het volume van Zilvermeeuweieren op Terschelling in de jaren tachtig was kleiner dan dat in de jaren zestig (Spaans *et al.* 1987). De auteurs rapporteren geen volumes van drielegfels, maar wanneer we de gemiddelde waarden van A-, B-, en C-eieren optellen komen we tot een gemiddelde van 261.8 cm^3 (N=73 legfels) in de jaren zestig, 253.4 cm^3 (N=188) in 1983 en 260.3 cm^3 (N=190) in 1984. Al deze waarden liggen ruim boven de drielegselvolumes op Texel (245.7 cm^3 , tabel 3). De kleine legselvolumes zouden kunnen wijzen op beperkende factoren voor de Zilvermeeuwen op Texel tegenwoordig.



Kees Camphuysen

Gekleurde jonge Zilvermeeuwen in een enclosure. Colour-ringed Herring Gull fledglings in an enclosure.



Kees Camphuysen

Dood meeuwen jong als voedsel voor uitkomende Kleine Mantelmeeuwen *Dead chick as food for hatching Lesser Black-backed Gulls.*

Spaans *et al.* (1994) vergeleken de eimaten en eivolumes van drielegels van Kleine Mantelmeeuw in acht kolonies langs de Nederlandse kust (Schouwen tot Schiermonnikoog). De tegenwoordig op Texel gevonden waarden komen goed overeen met het eivolume gemiddeld over al deze kolonies. Vooral in de Europoort (1992 en 1993), maar soms ook op de Maasvlakte (1993) en op Schiermonnikoog (1993) werden opvallend kleine eieren geproduceerd. Deze inventarisatie laat een flinke variatie in legselvolumes zien en waar het de Zilvermeeuw betreft ook een afname in de tijd. Omdat het eivolume zo bepalend is voor het broedsucces, is dit een aspect dat om nadere aandacht vraagt in vervolganalyses.

Bij veel meeuwensoorten is het derde ei in een drielegsel duidelijk kleiner dan de beide eerste eieren (Parsons 1970). Ook op Texel werd dit bij beide soorten gevonden (figuur 4), al was het verschil bij de Kleine Mantelmeeuw slechts klein. Bij beide soorten konden paren met 'grote eieren' worden onderscheiden van paren met 'kleine eieren' (positief verband tussen het volume van A-, B-, en C-eieren). Bij beide soorten was er ook een sterk negatieve correlatie tussen het eivolume en het percentage dode eieren, ongeacht de legvolgorde. Andere onderzoekers vonden een verband tussen eivolume en broedsucces: naarmate het eivolume toeneemt stijgen de kansen op vliegvlugge jongen (Bolton 1991). Dat was ook op Texel het geval.

Uitkomst eieren

Op Schiermonnikoog in 1963-65 kwam 66% van de Zilvermeeuweneieren uit ($N=350$ eieren; Drent 1967), wat significant minder is dan wat Spaans & Spaans (1975) rapporteerden voor Terschelling in 1967-69 (77% uit, $N=1374$ eieren; $G_{adj,1}=16.18$, $P<0.001$). Het uitkomstsucces in de jaren tachtig op Terschelling daarentegen (62%, $N=1697$), was niet van dat op Schiermonnikoog te onderscheiden ($G_{adj,1}=2.21$, n.s.), maar verschilde op zijn beurt significant met de uitkomst van eieren op Terschelling in de jaren zestig ($G_{adj,1}=79.95$, $P<0.001$). Vercruijse (1999), die de leeftijd van zijn gekleurde broedvogels kende, vond geen significante verschillen tussen de vier verschillende jaren van studie (gemiddelde uitkomst 71%, $N=261$ eieren) en dus ook geen aanwijzingen voor een verband tussen leeftijd en uitkomstsucces. De uitkomstpercentages op Texel waren duidelijk hoger dan die op Terschelling in de jaren tachtig ($G_{adj,1}=28.69$, $P<0.001$). De verschillen in uitkomst waren minder duidelijk maar nog steeds significant verschillend van de resultaten op Schiermonnikoog ($G_{adj,1}=4.95$, $P<0.05$) en Terschelling in de jaren zestig ($G_{adj,1}=4.83$, $P<0.05$). Ook hier lijken dus tekenen van een herstel waarneembaar.

Bukaciński *et al.* (1998) vonden bij Kleine Mantelmeeuwen op Terschelling 1992 een uitkomstpercentage van 2.69 ± 0.47 jongen per paar (26 legsels), hetgeen een aanzienlijk hoger aantal is dan de 2.14 uitgekomen jongen per nest bij Kleine

Mantelmeeuwen op Texel in de vijf jaren van dit onderzoek. Omdat de steekproef op Terschelling zo klein was, gaan we verder niet op dit verschil in.

Eipredatie

Drent (1967) vond op Schiermonnikoog dat ongeveer één op de vijf gelegde eieren werd geroofd. De identificatie van de daders was alleen in 1965 succesvol (3x onbekend, 13x Zilvermeeuw, 7x Bruine Rat *Rattus norvegicus*). De verliezen traden hoofdzakelijk op gedurende de eerste week, voordat de oudervogels tot min of meer onafgebroken bebroeding overgingen. Op Texel was de eipredatie bij de Zilvermeeuw (gemiddeld 17%) min of meer homogeen verdeeld over de vier weken broedtijd. Bij de Kleine Mantelmeeuw (16%) werd een tweetoppig patroon gevonden met duidelijk verhoogde predatie in de eerste en in de laatste week van bebroeding. Spaans & Spaans (1975) rapporteerden een gemiddelde predatie van 8% (N=1374), met een groot verschil tussen drielegsels (6%, N=1149 eieren) en éénlegsels (67%, N=21). In de jaren tachtig werd op Terschelling over alle eieren gemeten een veel hoger percentage gevonden: 22% (N=1697 eieren; Spaans *et al.* 1987). De eipredatie onder Zilvermeeuwen op Texel verschilde daarmee niet van die op Schiermonnikoog in de jaren zestig ($G_{adj,1}=1.41$, n.s.), maar was veel hoger dan op Terschelling in de jaren zestig ($G_{adj,1}=39.16$), en lager dan op Terschelling in de jaren tachtig ($G_{adj,1}=9.27$, $P<0.001$).

Kuikensterfte, predatie en broedsucces

Spaans *et al.* (1987) vergeleken het broedsucces van de Zilvermeeuw op Terschelling in jaren van onstuimige groei (1967-1969) met een periode van stabilisatie (1983-84) en constateerden dat het broedsucces aanzienlijk lager was geworden (0.34-0.44 tegen 1.25-1.50 jongen/paar). Dit werd in verband gebracht met de hogere nestdichtheid en een toegenomen predatie door soortgenoten. Op Texel werden nu weer duidelijk betere broedresultaten gevonden (0.62-1.33 jongen/paar), een aanwijzing dat het deze soort (hier) weer beter gaat.

In de Kelderhuispolder was de jongenpredatie hoog (gemiddeld 32%). Spaans & Spaans (1975) rapporteerden een uitvliegpercentage van 58% (N=865; gemiddeld 1.35 jongen/paar). Het restant was gestorven (10%) of eenvoudig verdwenen (32%). Het gaat te ver om al deze jongen als 'gepredeerd' te beschouwen en de auteurs zelf vermoeden dat het uitvliegpercentage hoger lag dan opgegeven. Spaans *et al.* (1987) noemden deze eerder gerapporteerde 10% gestorven vogels een combinatie van gepredeerde en dood gevonden kuikens, waarmee nog steeds een groot aantal jongen met onbekend lot resteert. De gegevens uit de jaren tachtig (596 jonge Zilvermeeuwen) suggereren een sterk toegenomen predatie (23% uitgevlogen, 23% gepredeerd, 15% anderszins gestorven en 39% onbekend; gemiddeld 0.39 jon-

gen/paar uitgevlogen). Ook Brouwer *et al.* (1995) concludeerden op grond van onderzoek in 1985 en 1990 dat kannibalisme de voornaamste doodsoorzaak was van jonge Zilvermeeuwen, maar zij konden gepredeerde jongen niet onderscheiden van anderszins gestorven exemplaren. Het uitvliegsucces werd door hen namelijk bepaald door waarnemingen met de telescoop van overlevende dieren in het terrein, niet door het volgen van gemerkte jongen. De verschillende methoden maken het moeilijk om de niveaus van kuikenpredatie te vergelijken, maar de Texelse cijfers komen beter overeen met die van Terschelling in de jaren zestig (populatiegroei), dan in de jaren tachtig (stabilisatie).

De jongenpredatie onder Kleine Mantelmeeuwen op Texel (gemiddeld 54%) was aanzienlijk hoger dan bij de Zilvermeeuw. In een kolonie op Isle of May (Oost-Schotland) werd kannibalisme toegeschreven aan enkele specialisten, die vooral toesloegen in delen van de kolonie met lage dichtheden nestelende meeuwen (Parsons 1971). Op Texel werden ook enkele gespecialiseerde predatoren gevonden, maar de predatiedruk was er veruit het hoogst in de terreindelen met de hoogste dichtheden. Op Texel namen juist veel verschillende volwassen individuen deel aan de slachting. Interessant in dit verband zijn de waarnemingen van Davis & Dunn (1976), die vanuit een schuilhut in een kolonie Kleine Mantelmeeuwen zagen dat dikwijls de naaste burens de predators waren. Niet zelden waren de daders vogels die zojuist hun eieren of jongen waren verloren en het effect was een kettingreactie van predatie die zich door de kolonie verplaatste. Een dergelijk patroon werd bij de Kleine Mantelmeeuw opgemerkt in 2006-2009, maar niet in 2010.

Habitats

Dat er (subtiele) verschillen bestaan in de broedbiotopen van Kleine Mantelmeeuwen en Zilvermeeuwen in gemengde kolonies werd al eerder waargenomen (Harris 1964, Spaans *et al.* 1987, Calladine 1997). Ook op Texel waren er gebieden waar de ene soort talrijker was dan de andere, die opvielen door landschapskenmerken (vlakte meer gekozen door Kleine Mantelmeeuwen, steile duinen door Zilvermeeuwen). Ofschoon het verband tussen nestbeschutting en eiverliezen bij beide meeuwensoorten op Texel niet bijzonder duidelijk was, zijn er wel degelijk verschillen gevonden in broedsucces tussen paren in verschillende habitats (figuur 5). Zeer laat nestelende paren (beginners?) vestigden zich doorgaans op weinig voor de hand liggende, onbeschutte locaties en deze pogingen mislukten steevast. Kim & Monaghan (2005) toonden experimenteel aan dat niet zozeer de beschutting van het nest bepalend was voor de broedresultaten, maar dat ervaren (kwalitatief betere) broedvogels de beste plekken wisten te bezetten. De verschillende proefvlakken in de kolonie op Texel en het in 2006 geïnitieerde kleurringprogramma bieden goede mogelijkheden om dit kwaliteitsaspect en de neiging

tot 'inschuiven' naar betere nestlocaties met toenemende ervaring verder te onderzoeken.

CONCLUSIES

De voorlopige conclusie van het broedbiologische onderzoek in de Kelderhuispolder is dat de populatie Kleine Mantelmeeuwen op het moment niet floreert. Ondanks het redelijke broedsucces van 2010 zou de populatie wel eens kunnen gaan afnemen. Verdere analyses van met kleurringen verzamelde gegevens zijn nodig om te berekenen hoe het staat met de overleving en terugkeer van de uitvliegende jongen en de oudervogels, zodat een demografisch model kan worden geparametriseerd om te bezien of het broedsucces voldoende is om de populatie op peil te houden, of een afname inderdaad onvermijdelijk zal zijn. De aantallen uitvliegende jongen bij de Zilvermeeuw lagen op een redelijk niveau, wat zou kunnen wijzen op een herstel na een periode van afname.

DANKWOORD

Wij zijn dank verschuldigd aan Staatsbosbeheer Texel voor de steeds soepel verleende toestemming om in een voor het publiek gesloten natuurgebied ongestoord onderzoek te kunnen doen. Wij danken in het bijzonder Kees Bruin, Aris Ellen, Marcel Groenendaal, Erik van der Spek en Jan Witte voor de samenwerking. Het Koninklijk Nederlands Instituut voor Zeeonderzoek verschaftte de voor dit onderzoek zo benodigde faciliteiten en tal van NIOZ medewerkers hebben aan het project bijgedragen. Lieuwe Dijkse (SOVON) leverde telgegevens van meeuwen in het gebied sinds het midden van de jaren zestig. Wij zijn bijzondere dank verschuldigd aan de studenten Vicky Hunt en Sharon Boekhout (veldseizoen 2006), Tim van Nus (2007), Janne Ouwehand (2008), Damian Cosme Roumay (2009) en Rim Lucassen (2010). Talloze vrijwilligers hebben één of meerdere malen geholpen bij het veldwerk en onze dank geldt hen allen. Arie Spaans, Theunis Piersma en de redactie van Limosa gaven nuttig commentaar op een eerdere versie van dit artikel.

LITERATUUR

Bolton M. 1991. Determinants of chick survival in the Lesser Black-backed Gull: relative contributions of egg size and parental quality. *Journal of Animal Ecology* 60: 949-960.

Brouwer A., A.L. Spaans. & A.A.N. de Wit 1995. Survival of Herring Gull *Larus argentatus* chicks: an experimental analysis of the need for early breeding. *Ibis* 137: 272-278.

Bukacinski D., M. Bukacinska & A.L. Spaans 1998. Experimental evidence for the relationship between food-supply, parental effort and chick survival in the Lesser Black-backed Gull *Larus fuscus*. *Ibis* 140: 422-430.

Calladine J. 1997. A comparison of Herring Gull *Larus argentatus* and

Lesser Black-backed Gull *Larus fuscus* nest sites: their characteristics and relationships with breeding success. *Bird Study* 44: 318-326(9).

Camphuysen C.J. 1995. Herring Gull *Larus argentatus* and Lesser Black-backed Gulls *Larus fuscus* feeding at fishing vessels in the breeding season: competitive scavenging versus efficient flying. *Ardea* 83: 365-380.

Coulson J.C., N. Duncan & C. Thomas 1982. Changes in the breeding biology of the Herring Gull (*Larus argentatus*) induced by reduction in the size and density of the colony. *Journal of Animal Ecology* 51: 739-756.

Davis J.W.F. & E.K. Dunn 1976. Intraspecific predation and colonial breeding in Lesser Black-backed Gulls *Larus fuscus*. *Ibis* 118: 65-77.

van Dijk A.J., F. Hustings, A. Boele, K. Koffijberg, D. Zoetebier & C. Plate 2010. Kolonievogels en zeldzame broedvogels in Nederland in 2006 en 2007. *Limosa* 83: 1-20.

Drent R.H. 1967. Functional aspects of incubation in the Herring Gull (*Larus argentatus* Pont.). Proefschrift Rijksuniversiteit Groningen, Groningen.

Friend M. & J.C. Franson (eds) 1999. Field manual of wildlife disease: General field procedures and diseases of birds. USGS Biological Resources Division, Madison.

Goethe F. 1937. Beobachtungen und Untersuchungen zur Biologie der Silbermöwe (*Larus argentatus* Pontopp.) auf der Vogelinsel Memmertsand. *Journal für Ornithologie*. 85: 1-119.

Harris M.P. 1964. Aspects of the breeding biology of the gulls *Larus argentatus*, *L. fuscus* and *L. marinus*. *Ibis* 106: 432-455.

Kim S.-Y. & P. Monaghan 2005. Interacting effects of nest shelter and breeder quality on behaviour and breeding performance of herring gulls. *Animal Behaviour* 69: 301-306.

Mayfield H. 1975. Suggestions for calculating nest success. *Wilson Bulletin* 87: 456-466.

Noordhuis R. 1987. Voedseloeologie van zilver- en kleine mantelmeeuw op Terschelling: een geval van het 'competitive exclusion principle'. Intern rapport, Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Arnhem.

Noordhuis R. & A.L. Spaans 1992. Interspecific competition for food between Herring *Larus argentatus* and Lesser Black-backed Gulls *L. fuscus* in the Dutch Wadden Sea area. *Ardea* 80: 115-132.

Paludan K. 1951. Contributions to the breeding biology of *Larus argentatus* and *Larus fuscus*. Meddelelser frå Naturfredningsraadets Reservatudvalg 38: 1-142.

Parsons J. 1970. Relationship between egg size and post-hatching chick mortality in the Herring Gull (*Larus argentatus*). *Nature* 228: 1221-1222.

Parsons J. 1971. Cannibalism in herring gulls. *British Birds* 64: 528-537.

Parsons J. 1975. Asynchronous hatching and chick mortality in the Herring Gull *Larus argentatus*. *Ibis* 117: 517-520.

Spaans A.L. 1987. Stabilisatie van broedvogelaantallen bij de Zilvermeeuw. *Limosa* 60: 99-100.

Spaans A.L. 1998a. Breeding Lesser Black-backed Gulls *Larus graellsii* in The Netherlands during the 20th century. *Sula* 12: 173-182.

Spaans A.L. 1998b. The Herring Gull *Larus argentatus* as a breeding bird in The Netherlands during the 20th century. *Sula* 12: 183-196.

Spaans A.L. 2002a. Kleine Mantelmeeuw. In: Hustings F. & Vergeer J.-W. (eds). Atlas van de Nederlandse broedvogels, 1998-2000: 238-239. Nederlandse Fauna 5, Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & European Invertebrate Survey, Leiden.

Spaans A.L. 2002b. Zilvermeeuw. In: Hustings F. & Vergeer J.-W. (eds). Atlas van de Nederlandse broedvogels, 1998-2000: 242-243. Nederlandse Fauna 5, Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & European Invertebrate Survey, Leiden.

Spaans A.L. 2007. Meeuwenbestrijding in historisch perspectief. In: Saris F. (ed.) Een eeuw vogels beschermen: 154-163. KNNV Uitgeverij, Zeist.

Spaans A.L., M. Bukacinska, D. Bukacinski & N.D. van Swelm 1994. The relationship between food supply, reproductive parameters and population dynamics in Dutch Lesser Black-backed Gulls *Larus fuscus*: a pilot study. IBN Research Report 94/9, Instituut voor Bos-

en Natuuronderzoek, Arnhem.
 Spaans A.L. & R. Noordhuis 1989. Voedselconcurrentie tussen Kleine Mantelmeeuwen en Zilvermeeuwen. *In*: Spaans A.L. (ed.) *Wetlands en Watervogels*: 35-47. Pudoc, Wageningen.
 Spaans M.J. & A.L. Spaans 1975. Enkele gegevens over de broedbiologie van de Zilvermeeuw *Larus argentatus* op Terschelling. *Limosa* 48: 1-39.
 Spaans A.L., A.A.N. de Wit & M.A. van Vlaardingen 1987. Effects of increased population size in Herring Gulls on breeding success and other parameters. *In*: Hand J.L., Southern W.E. & Vermeer K. (eds)

Ecology and Behavior of Gulls, Studies of Avian Biology 10: 57-65.
 Stonehouse B. 1966. Egg volume from linear dimensions. *Emu* 65: 227-228.
 Vercruisje H.J.P. 1999. Zilvermeeuwen uit de duinen van Schouwen: verspreiding, sterfte en broedbiologie. Eigen uitgave H.J.P.Vercruisje, ISBN 90-9013167-1, Tilburg.
 Wit A.A.N. de 1988. Onderzoek naar telmethoden voor grote kolonies met Zilvermeeuwen en Kleine Mantelmeeuwen (deel 1). Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Arnhem.

Kees (C.) J. Camphuysen, Koninklijk Nederlands Instituut voor Zeeonderzoek (NIOZ), postbus 59, 1790 AB Den Burg;
 kees.camphuysen@nioz.nl
 Arnold Gronert, Plein 1945 9, 1755 NH Petten; arnold.rineke@gmail.com

Breeding biology of Herring Gull *Larus argentatus* and Lesser Black-backed Gull *Larus fuscus* on Texel (The Netherlands), 2006-2010

The breeding populations of both Herring Gull (HG) and Lesser Black-backed Gull (LBBG) have increased markedly in the Netherlands in the 20th century. In the 1990s and early 21st century, however, contrasting trends were recorded: a population decline in HG and a continued increase in LBBG. To try and understand these populations trends, a study of the species' breeding biology and foraging ecology commenced in 2006, focusing on a large mixed colony on the southern tip of the island of Texel (western Wadden Sea; Fig. 1). This paper reports on the timing of egg laying, clutch size, egg volumes, hatching and fledging success during the first five years of study (2006-2010). Comparisons are made with historical data for HGs on Schiermonnikoog (Eastern Dutch Wadden Sea, 1963-65), Terschelling (Central Dutch Wadden Sea, 1967-69, 1983-84), and Schouwen (Dutch Delta area, 1991-1994), and of LBBGs on Terschelling in the 1990s.

The most striking result was that, contrary to expectation, the reproductive success of LBBG was very low, while that of HG was reasonably high, certainly higher than in the 1980s, just prior to the population crash. From these data, it is suggested that the population of LBBG is at the brink of a collapse, whereas that of HG is stabilising, perhaps even recovering.

The Kelderhuispolder colony is part of more extensive colonies on the southern tip of Texel, totalling 11,500 pairs of LBBG and 5060 pairs of HG during the most recent survey. Transect counts within the 8.3 ha study colony revealed that in 2009 and 2010 approximately 1985 nests of LBBG were built (240 Apparently Occupied Nests /ha) and 1025 nests of HG (123 AON/ha, totalling 363 pairs/ha).

Basic breeding biology parameters are summarized in Tables 2 (LBBG) and 3 (HG). The timing of egg-laying in HG was much advanced in comparison with previous studies, and even now, there was a tendency to nest earlier every year

on Texel. LBBG commenced laying in early May (median first egg date 10 May), with no sign of advance over time, so that the difference with HG was increasing (9 days in 2010). Remarkably, there was no firm evidence that early-nesting HG performed better than late-nesting birds (with the exception of the latest pairs; our studies were mostly confined to the central 95% of the laying date distribution; Table 5). Reproductive success of LBBG, however, declined through the season (the earliest, central two and latest quartiles of pairs fledged 0.69, 0.57 and 0.21 young/pair, respectively). Differences in breeding success of LBBG between nesting areas were mostly caused by different levels of chick predation (cannibalism); in HG no such differences were observed (Table 6). Chick predation overall was particularly high in LBBG (>60% in 2006-2009), but much reduced in 2010, leading to a higher reproductive success (Table 2).

Clutch size and egg volumes were compared with historical data and with colonies in the neighbourhood. In HG, a tendency towards smaller egg volumes over time was found, while LBBG egg volumes were similar to those in the 1990s. Since egg volume and breeding success were strongly correlated, it is concluded that a more extensive analysis is required.

Subtle differences in habitat choice between the species suggested that the competition for nesting space may be limited for the moment. The high predation pressure may have been caused by a shortage of suitable resources, but the study of the foraging ecology should shed more light in these issues. Future work will reveal whether the foraging grounds are shared and foraging competition is an issue. All fledged chicks were colour-ringed to monitor first-year and later survival as well as recruitment and colony fidelity in years to come.