Competitie en Niche-segregatie in *Larus argentatus* en *Larus fuscus*

Auteur: **Marijke Rauch**
Studentnummer: **1710559**
Datum: **1 november 2013**
Werkgroep: **Dierecologie**
Begeleider: **T. Piersma**

Samenvatting

In elk ecosysteem is sprake van competitie over resources. Competitie tussen soorten met sterk overlappende niches is bijna altijd nadelig en kan dus leiden tot niche-segregatie. De kans dat de niches van twee soorten sterk overlappen is het grootst bij verwante soorten, en dus worden in dit onderzoek twee nauw verwante soorten vergeleken: de Zilvermeeuw *Larus argentatus* en de Kleine Mantelmeeuw *Larus fuscus*. Door het vergelijken van morfologie, broedgedrag, voedselkeuze, foerageergebieden en foerageergedrag wordt bewezen dat er niche-segregatie bestaat tussen deze twee soorten, en door de populatietrends van deze twee soorten te vergelijken en verklaren wordt onderzocht of deze segregatie het gevolg is van recente competitie.

Inhoudsopgave

Inleiding....3
Beschrijving soorten....3
Resource partitioning....5
  Morfologie....5
  Broedgedrag....5
  Voedselkeuze....6
  Foerageergebieden....7
  Foerageergedrag....9
Populatietrends....10
  1900-1930....10
  1930-1960....10
  1960-1980....12
  1980-2000....12
  2000-2010....13
Conclusie....14
  Niche-segregatie....14
  Populatietrends....14
  Competitie....15
Referenties....16

Inleiding

Competitie is een belangrijke interactie in een ecosysteem. Resources als voedsel en ruimte zijn beperkt, en dus moeten soorten 'vechten' voor voldoende van deze resources om te overleven. Twee soorten kunnen daarom niet overleven op precies dezelfde resources, aangezien één soort altijd een voordeel heeft over de ander (Gause 1934). Dit 'competitive exclusion principle' wordt door Hardin (1960) nauwkeurig samengevat: "Complete competitors cannot coexist." Soorten kunnen dus alleen samenleven als ze verschillende niches bezetten. Als twee soorten met precies dezelfde niche samen voorkomen zijn er twee mogelijke uitkomsten: de soort die in het nadeel is sterft uit, of de soorten passen hun niche aan zodat ze niet langer in competitie zijn, wat uiteindelijk leidt tot niche-segregatie (Gause 1934).

Om de aanwezigheid van niche-segregatie ten gevolge van competitie te bewijzen, moeten de relevante dimensies van de niches van twee nauw verwante soorten worden vergeleken. Verwante soorten lijken immers sterk op elkaar en hebben dus de grootste kans om dezelfde resources te gebruiken en met elkaar in competitie te zijn. (Lack 1945) Het vergelijken van niches is echter niet voldoende om te bewijzen dat deze segregatie het gevolg is van competitie. Om dit te bewijzen moet niet alleen bewezen worden dat twee soorten dezelfde resources gebruiken, maar ook dat competitie over deze gedeelde resources een negatief effect heeft (Wiens 1989).

Met dit onderzoek wil ik bewijzen dat er niche-segregatie bestaat tussen twee nauw verwante soorten, de Zilvermeeuw *Larus argentatus* de Kleine Mantelmeeuw *Larus fuscus*. Hiervoor zal ik het foerageer- en broedgedrag van deze twee soorten vergelijken; dit zijn de twee dimensies van hun niches waar de kans op competitie het grootst is. Daarnaast wil ik onderzoeken of deze segregatie het gevolg is van huidige danwel recente competitie. Om dit te bereiken zal ik voor mijn onderzoek twee specifieke populaties van deze meeuwen gebruiken, die gezamenlijk broeden op het eiland Texel. Omdat de Kleine Mantelmeeuw een relatief recente toevoeging is aan het ecosysteem (Camphuysen 2013), kunnen de populatietrends van deze twee groepen worden gebruikt om te onderzoeken of competitie een negatief effect heeft op in ieder geval één van deze soorten.

Beschrijving soorten

Zilvermeeuwen en Kleine Mantelmeeuwen zijn grote meeuwensoorten die vaak sympatrisch broeden in gemengde kolonies, meestal aan de kust. Waar de Kleine Mantelmeeuw een duidelijke trekvogel is (Camphuysen et al. ongepubliceerd), blijft de Zilvermeeuw in de winter dichter bij huis (Camphuysen et al. 2011). Kleine Mantelmeeuwen overwinteren voornamelijk in Frankrijk, het Iberisch Schiereiland en het noord-westen van Afrika. Zilvermeeuwen daarentegen overwinteren in Nederland, België en Noord-Frankrijk. Aankomst- en vertrekperiodes van de twee soorten in de Kelderhuispolder zijn sterk gesynchroniseerd, en beide soorten zijn in de kolonie aanwezig van april tot augustus. Hoewel de vertrek- en aankomsttijden in de kolonie vrijwel gelijk zijn, zijn de legtijden dat niet; Zilvermeeuwen beginnen gemiddeld zes dagen eerder met leggen dan Kleine Mantelmeeuwen (Camphuysen 2013).

Op soort-niveau zijn beiden generalisten, maar individuen zijn specialisten. Hoewel beide soorten in principe alles eten, hebben Kleine Mantelmeeuwen een duidelijk mariene orientatie, terwijl Zilvermeeuwen voornamelijk foerageren in de getijdenzone. Beide soorten maken bovendien gebruik van terrestrische habitats (Camphuysen 2013). Rond Texel worden mariene prooien voornamelijk verkregen uit afval van vissersschepen, die tijdens het vissen door de meeuwen worden gevolgd. De meeuwen vissen ook zelf, maar in mindere mate. In terrestrische habitats wordt handig gebruik gemaakt van menselijke activiteit: ploegen, maaien, het bijvoeren van schapen en menselijk afval zorgen allemaal voor bronnen van voedsel. Daarnaast vindt er in de kolonie predatie op eieren en kuikens plaats, zowel inter- als intraspecifiek.

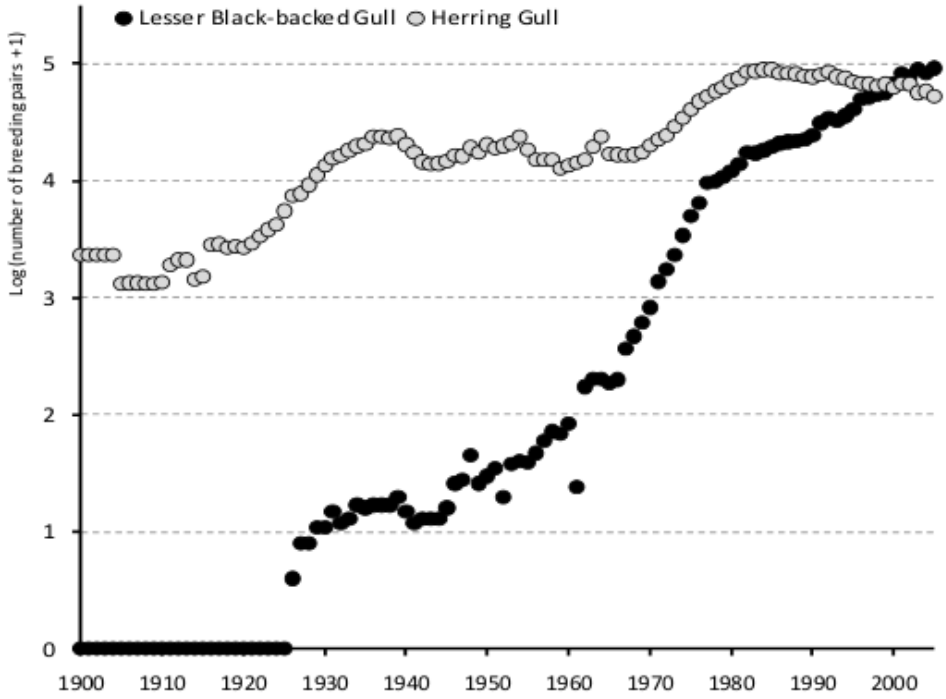
De voedselkeuze van beide soorten overlapt voor een groot deel, maar de voorkeur voor bepaalde voedselsoorten verschilt (Camphuysen 2013). Vóór kuikenzorg geven Kleine Mantelmeeuwen de

voorkeur aan vis, borstelwormen, zwemkrabben en insecten. Zilvermeeuwen hebben op dat moment een sterke voorkeur voor mosselen en andere tweekleppigen, en een mindere voorkeur voor strandkrabben, kannibalistische prooien, vis en menselijk afval. Tijdens de kuikenzorg krijgen Kleine Mantelmeeuwen een sterkere voorkeur voor vis en zwemkrabben, terwijl andere, eerder populaire prooien een stuk minder worden gegeten. Zilvermeeuwen behouden een sterke voorkeur voor tweekleppigen, maar eten daarnaast meer vis, garnalen, kannibalistische prooien en afval.

Voor kuikenzorg				**Tijdens kuikenzorg**			
Kleine Mantelmeeuw	%	**Zilvermeeuw**	%	**Kleine Mantelmeeuw**	%	**Zilvermeeuw**	%
Pleuron./ Limanda	51	*Mytilus edulis*	71	*Pleuron./ Limanda*	36	*Mytilus edulis*	55
		Ensis directus	9			*Pleuron./ Limanda*	12
Merl. merlangus	35	meeuwenei	8	*Merl. merlangus*	25		
Nereis longissima	22	*Carcinus maenas*	8	*Liocarc. holsatus*	21	*Carcinus maenas*	12
Liocarc. holsatus	18			*Trach. trachurus*	20	*Merl. merlangus*	9
Trach. trachurus	16	*Cerastod. edule*	5	*Nereis longissima*	8	*Liocarc. holsatus*	8
Solea solea	13	*Pleuron/ Limanda*	4			meeuwenkuiken	7
Coleoptera	11			*Ammodytes*	7	*Crangon crangon*	6
Ammodytes	8	*Merl. merlangus*	3	meeuwenkuiken	6	*Ensis directus*	4
onbekend insect	8	*Rutilus rutilus*	2	*Solea solea*	6	plastic	4
Eutrigla gurnardus	7	*Coleoptera*	2	*Coleoptera*	5	verpakking	
		kip	2	*Sprattus sprattus*	5	meeuwenei	4

Tabel 1. Voedselkeuze vergeleken. Naar: Camphuysen 2013

Aan het eind van de 20ste en het begin van de 21ste eeuw ging in Nederland een sterke steiging van het aantal Kleine Mantelmeeuwen gepaard met een aanzienlijke daling in het aantal Zilvermeeuwen (Camphuysen en Gronert 2012). In recente jaren is echter het voortplantingssucces van Kleine Mantelmeeuwen erg laag, terwijl het met Zilvermeeuwen relatief beter gaat. De overlevingskans van volwassenen is daarentegen nog altijd hoger voor Kleine Mantelmeeuwen. Het verschil in broedsucces zou de huidige populatietrend kunnen omkeren, maar door het verschil in overlevingskans is dit onmogelijk te voorspellen (Camphuysen 2013).



Figuur 1. Populatietrends van Kleine Mantelmeeuwen en Zilvermeeuwen in de 20ste eeuw. Naar: Camphuysen 2013

Resource partitioning

Morfologie (Verbeek 1977)

In beide soorten zijn mannetjes groter dan vrouwtjes. Kleine Mantelmeeuwen van beide sexen hebben kleinere kop-en-snavels dan Zilvermeeuwen van dezelfde sexe. Kleine Mantelmeeuwen hebben iets langere snavels dan Zilvermeeuwen, maar kortere koppen. Ook is de snavel minder hoog. Kleine Mantelmeeuwen zijn lichter en hebben een kortere staart dan Zilvermeeuwen. De spanwijdte van beide soorten is ongeveer gelijk, maar de vleugels van Kleine Mantelmeeuwen zijn significant smaller, en ook het lichaam is smaller, waardoor Kleine Mantelmeeuwen significant lichter zijn.

Dit verschil in morphologie betekend dat Zilvermeeuwen sterker zijn, maar Kleine Mantelmeeuwen wendbaarder. De grotere kop betekend mogelijk dat Zilvermeeuwen sterkere kaakspieren hebben, en dus een betere grip op bijvoorbeeld mosselen, die mogelijk van het substraat moeten worden losgetrokken en open gebroken. De langere, smallere snavel van Kleine Mantelmeeuwen maakt het mogelijk makkelijker om te foerageren op aardwormen. Omdat het lichaam van Kleine Mantelmeeuwen kleiner is ten opzichte van de vleugels, hoeven deze minder gewicht te dragen; vliegen kost minder energie en Kleine Mantelmeeuwen zijn hierdoor beter in staat lange vluchten te maken.

Broedgedrag

Zilvermeeuwen beginnen gemiddeld een week eerder met leggen dan Kleine Mantelmeeuwen. Beide soorten leggen gemiddeld drie eieren, maar de eieren van Zilvermeeuwen zijn een stuk groter, waardoor ook de kuikens bij uitkomen groter zijn. De kuikens groeien ook iets sneller dan die van Kleine Mantelmeeuwen. Kannibalisme komt bij Kleine Mantelmeeuwen een stuk meer voor, waardoor het broedsucces veel lager is. Kleine Mantelmeeuwen broeden een stuk dichter op elkaar dan Zilvermeeuwen, wat het verschil in de hoeveelheid van kannibalisme in ieder geval voor een deel kan verklaren. Hoewel beide soorten in principe jaarlijks broeden, blijken Kleine Mantelmeeuwen in de praktijk gemiddeld elke 2,1 jaar te broeden, terwijl Zilvermeeuwen eens in de 1,5 jaar te broeden (Camphuysen 2013).

Zilvermeeuwen geven de voorkeur aan nest-locaties op of vlak bij een uitkijkpunt op gebroken grond, terwijl Kleine Mantelmeeuwen de voorkeur geven aan nesten op vlakke grond. Zilvermeeuwen vermijden locaties met veel hoge vegetatie, terwijl Kleine Mantelmeeuwen gebroken grond zonder vegetatie vermijden (Calladine 1997).

Deze verschillen in nestlocatie zijn waarschijnlijk het gevolg van de verschillende verdedigings-strategieën van beide soorten. Tijdens de incubatie, wanneer er minder voedsel nodig is, kunnen broedende vogels meer bij het nest aanwezig zijn, en de mogelijkheid om zichzelf te beschermen is voor ouders op dit moment een bepalende factor, ook omdat er, zeker in het begin van het broedseizoen, nog nieuwe eieren gelegd kunnen worden om verloren eieren te vervangen. Een nest op vlakke grond, zoals voornamelijk door Kleine Mantelmeeuwen wordt gebruikt, biedt een groter gezichtsveld, en is dus ideaal wanneer ouders voornamelijk alleen bij het nest aanwezig zijn. De grotere afstand waarop Kleine Mantelmeeuwen van de kolonie foerageren maakt deze situatie waarschijnlijk.

De Zilvermeeuw, die dichter bij de kolonie foerageert en dus vaker gezamenlijk bij het nest aanwezig kan zijn, lijkt meer te vertrouwen op een gezamenlijke verdedigings-strategie. De ongelijke grond beperkt het gezichtsveld vanaf het nest, maar het uitkijkpunt vlakbij kan door de partner die niet broedt worden gebruikt om de omgeving in de gaten te houden.

Hoge vegetatie zorgt dat de eieren minder zichtbaar zijn, maar maakt het ook lastiger om snel weg te vliegen. Er moet dus een afweging worden gemaakt tussen de eigen veiligheid en die van de

eieren. De Zilvermeeuw, die zwaarder en minder behendig is, heeft hier meer last van en geeft dus de voorkeur aan een nest met weinig of geen vegetatie, terwijl de lichtere, snellere Kleine Mantelmeeuw kan kiezen voor een locatie met meer bescherming voor het nest.

Tijdens het grootbrengen van de kuikens is er meer voedsel nodig, omdat zowel de ouders als de kuikens voldoende moeten eten, en dus zijn beide soorten minder bij het nest aanwezig. Verloren kuikens kunnen, in tegenstelling tot eieren, niet vervangen worden, en dus wordt de mogelijkheid om kuikens te beschermen het belangrijkste criterium. Kleine Mantelmeeuwen, die verder van de kolonie foerageren en dus vaker beiden afwezig zijn, geven dan ook de voorkeur aan nesten met meer omringende vegetatie, waar kuikens zich kunnen verstoppen en bovendien kunnen schuilen voor de elementen. Zilvermeeuwen hebben deze vegetatie minder nodig, aangezien ze dichter bij de kolonie foerageren en er dus meestal minimaal één ouder aanwezig kan zijn, die door het nabije uitkijkpunt de omgeving goed in de gaten kan houden.

Voedselkeuze (Camphuysen 2013)

Vóór de kuikenzorg werden 246 verschillende prooien gevonden. 48% daarvan kwam in het dieet van beide soorten voor. Van de prooien die uniek waren voor een van de twee soorten kwamen slechts drie regelmatig (>=1%) in het dieet voor, allemaal uniek voor de Zilvermeeuw: Mosselen *Mytilus edulis* (70%), Strandkrabben *Carcinus maenas* (7%) en Kokkels *Cerastoderma edule* (4%).

Tijdens de kuikenzorg werden 280 verschillende prooien gevonden, waarvan 51% in het dieet van beide soorten voorkwam. Veel prooisoorten die regelmatig in het dieet van een soort voorkwamen waren echter zeldzaam in de andere soort. Mosselen (54%) kwamen opnieuw alleen in het dieet van Zilvermeeuwen voor. Zeevis is tijdens het hele seizoen de belangrijkste voedselbron voor Kleine Mantelmeeuwen, maar wordt tijdens de kuikenzorg een belangrijkere bron voor Zilvermeeuwen. De belangrijkste component van het dieet van Kleine Mantelmeeuwen is zeevis, terwijl Zilvermeeuwen voornamelijk tweekleppigen eten, vooral Mosselen.

	Kleine Mantelmeeuwen		**Zilvermeeuwen**	
	Voor kuikenzorg	*Tijdens kuikenzorg*	*Voor kuikenzorg*	*Tijdens kuikenzorg*
Insecten	22	14	5	5
Borstelwormen	24	9	2	1
Ringwormen	4	3	1	1
Zeesterren	-	0	1	3
Slakken	1	1	1	0
Zeeslakken	3	1	1	0
Tweekleppigen	0	1	**77**	**58**
Inktvissen	0	0	-	0
Schaaldieren	20	26	11	24
Zoutwatervissen	**64**	**61**	8	19
Zoetwatervissen	0	0	3	2
Platvissen	**60**	**41**	5	15
Vogels	3	8	8	11
Zoogdieren	1	1	2	1
Planten	9	11	6	6
Menselijk afval	6	6	8	18
Overig	1	1	1	2

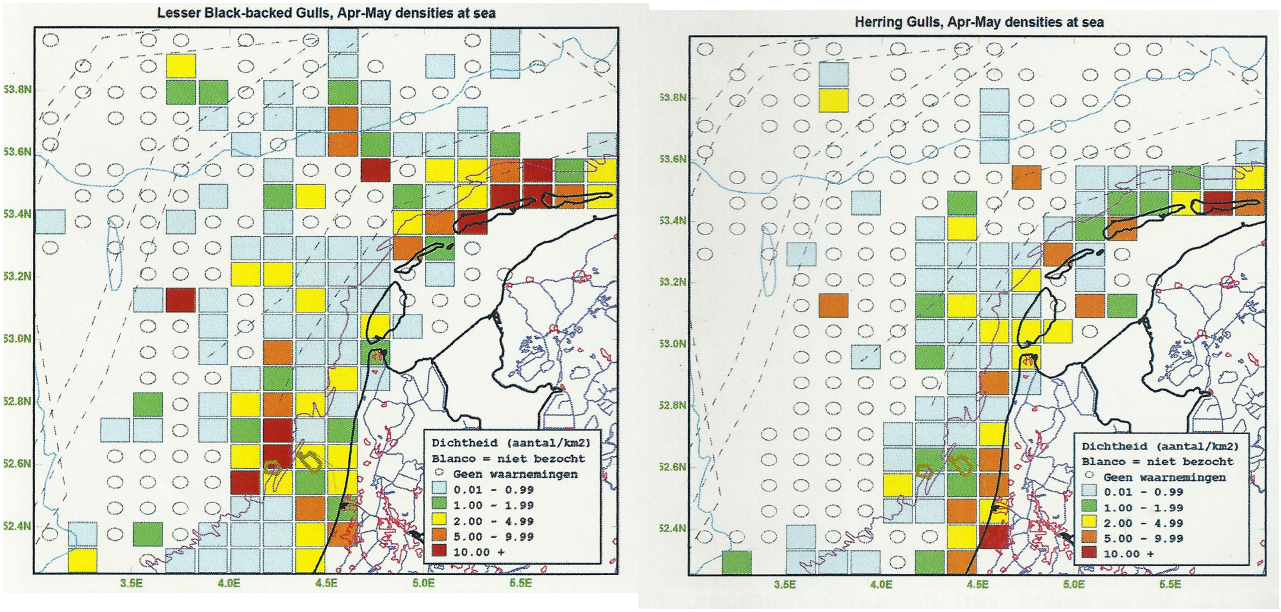
Tabel 2. Dieet van Kleine Mantelmeeuwen en Zilvermeeuwen voor en tijdens de kuikenzorg, gebaseerd op percentages gevonden in braakballen, kuikenvoeding en drollen. Naar: Camphuysen 2013, nadruk toegevoegd.

Naast het soort prooien is ook het formaat van bemachtigde prooien belangrijk. Ondanks het feit dat

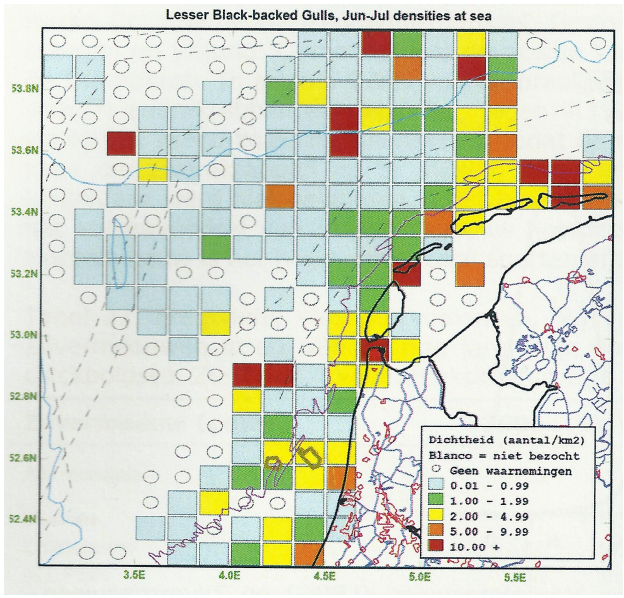
de Zilvermeeuw groter is dan de Kleine Mantelmeeuw, brengen Kleine Mantelmeeuwen grotere vissen de kolonie in dan Zilvermeeuwen. Zilvermeeuwen vangen wel grotere Zwemkrabben dan Kleine Mantelmeeuwen. Na correctie van de data voor prooi-formaat tijdens de kuikenzorg, lijken de twee soorten gebruik te maken van visprooien van verschillende grootte. Wanneer beide soorten achter een vissersboot foerageren, hebben Zilvermeeuwen een voorkeur voor grotere prooien dan Kleine Mantelmeeuwen.

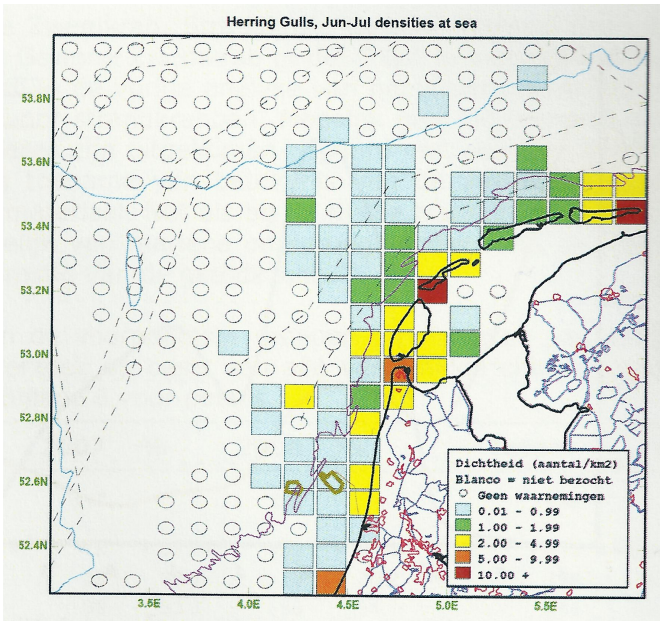
Foerageergebieden (Camphuysen 2013)

Het zuid-westelijke deel van de Noordzee is het belangrijkste foerageergebied voor Kleine Mantelmeeuwen, omdat hier de boomkor-visserij het meest intensief is. Deze visserij komt zowel dicht bij de kust als verder op zee voor, maar grote vissersboten mogen alleen op minimaal 12 nautische mijlen van de kust opereren. Kleine Mantelmeeuwen zijn de meest voorkomende soort bij vissersboten verder op zee, maar maken ook gebruik van activiteiten dichter bij de kust. Zilvermeeuwen blijven liever dichter bij de kust en dus zijn de grote boten verder op zee te ver weg om interessant te zijn. Daarnaast vissen beide soorten ook zelf. Ook in dit geval komen Kleine Mantelmeeuwen opnieuw verder uit de kust voor dan Zilvermeeuwen.

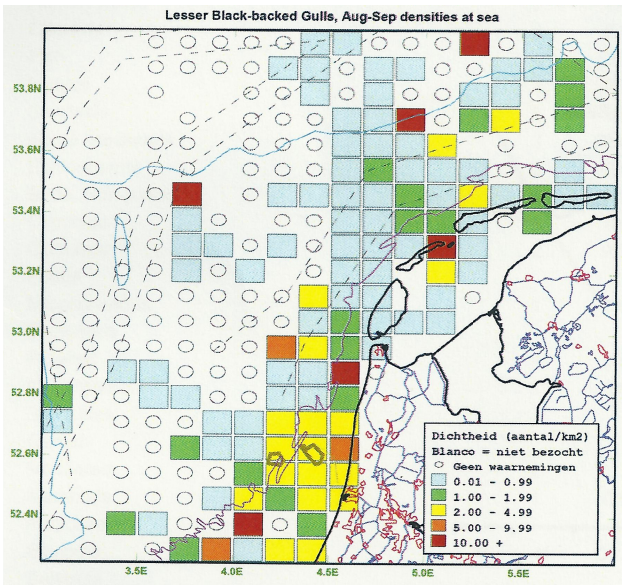


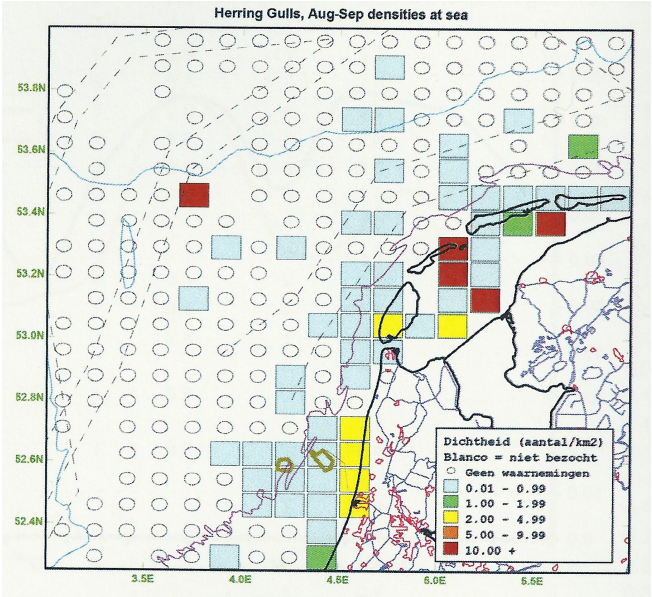
Figuur 2. Verspreiding van Kleine Mantelmeeuwen en Zilvermeeuwen op zee (n km^{-2}) in april-mei, 1987-2008. Naar: Camphuysen et al. 2008



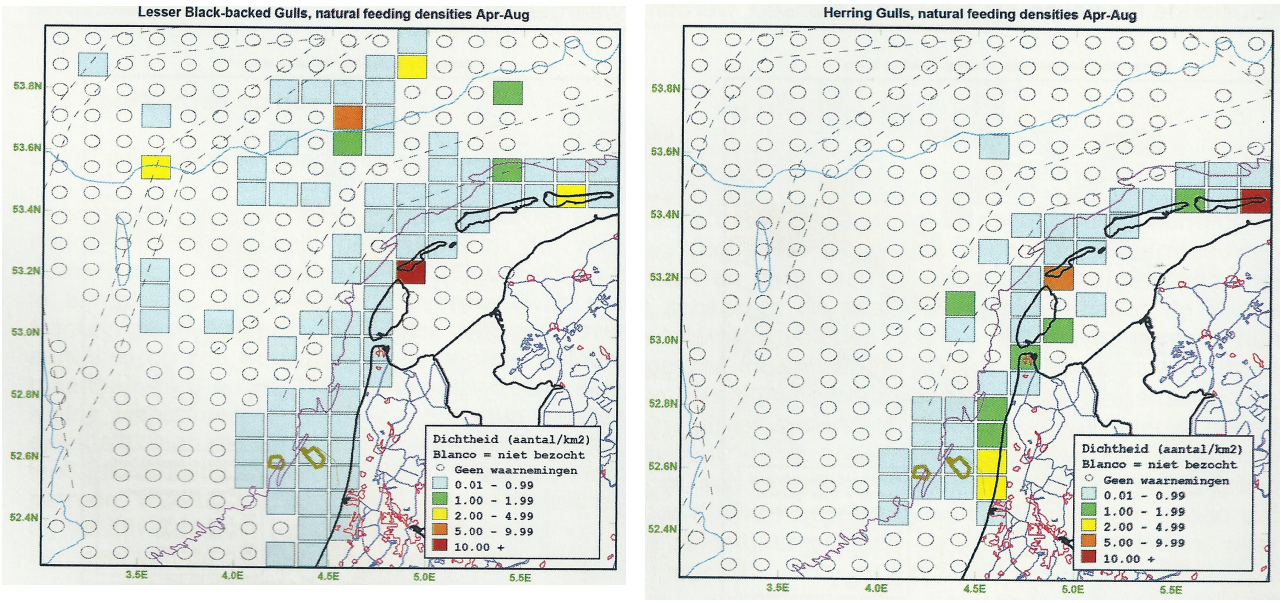


Figuur 3. Verspreiding van Kleine Mantelmeeuwen en Zilvermeeuwen op zee (n km^{-2}) in juni-juli, 1987-2008. Naar: Camphuysen et al. 2008





Figuur 4. Verspreiding van Kleine Mantelmeeuwen en Zilvermeeuwen op zee (n km^{-2}) in augustus-september, 1987-2008. Naar: Camphuysen et al. 2008



Figuur 5. Verspreiding van natuurlijk foeragerende Kleine Mantelmeeuwen en Zilvermeeuwen op zee(n km^{-2}) in april-augustus, 1987-2008. Naar: Camphuysen et al. 2008

De getijdenzone rond Texel wordt bijna exclusief gebruikt door Zilvermeeuwen, waar ze voornamelijk foerageren op zandbanken, die bij laag water droog komen te liggen. Een aanzienlijk aantal Kleine Mantelmeeuwen foerageert wel in de Waddenzee, maar bijna alleen in de diepe geulen waar vissersboten opereren. Er is geen bewijs dat Kleine Mantelmeeuwen foerageren op de zandbanken in de Waddenzee, of regelmatig foerageren in andere delen van de getijdenzone.

Een andere populaire habitat voor Zilvermeeuwen zijn golfbrekers langs de kust van het vasteland van Noord-Holland. Dit gebied is vooral in de zomer populair, en is het belangrijkste foerageergebied voor Texelse Zilvermeeuwen binnen de getijdenzone.

Beide soorten maken gebruik van terrestrische habitats, maar het preciese gebruik van deze habitats moet verder onderzocht worden. Rioolwaterzuiveringsinstallaties, steden, vuilnisbelten, grasvelden en landbouwvelden worden door beide soorten gebruikt. Vuilnisbelten zijn (of waren) een belangrijke voedselbron voor Zilvermeeuwen. Bij eigen onderzoek naar het gebruik van landbouwvelden door Kleine Mantelmeeuwen bleken vooral velden waar geploegd werd populair te zijn, vermoedelijk omdat op dat moment wormen en insecten makkelijk te vangen waren (Rauch 2013). Op de velden waar Kleine Mantelmeeuwen aanwezig waren, waren geen of weinig Zilvermeeuwen aanwezig, maar omdat tellingen alleen plaatsvonden voor velden waar Kleine Mantelmeeuwen aanwezig waren, kunnen hierover geen conclusies worden getrokken (Rauch en Verwoerd, ongepubliceerde data).

Ook vindt bij beide soorten kannibalisme van eieren en kuikens plaats in de kolonie, zowel inter- als intraspecifiek.

Foerageergedrag (Camphuysen 2013)

Beide soorten foerageren achter vissersboten, maar dit wordt voornamelijk gedaan door Kleine Mantelmeeuwen. Tijdens de kuikenzorg neemt het aantal Zilvermeeuwen achter vissersboten wat toe. Ook natuurlijk vissen op zee komt meer voor bij Kleine Mantelmeeuwen, maar voor beide een stuk minder dan foerageren achter vissersboten. Achter vissersboten gaan Zilvermeeuwen voornamelijk achter het restafval aan, terwijl Kleine Mantelmeeuwen voornamelijk bijvangst pakken.

Zilvermeeuwen foerageren voornamelijk op mosselen en andere schelpdieren in de getijdenzone, wat weer weinig bij Kleine Mantelmeeuwen voorkomt. Kannibalisme komt meer en later in het seizoen voor bij Kleine Mantelmeeuwen, en bovendien op grotere kuikens. Bij beide soorten komt

kannibalisme meer voor als paren dichter op elkaar broeden.

Populatietrends (Camphuysen 2013)

1900-1930 (1300-13.500 bp Zilvermeeuwen, 0-10 bp Kleine Mantelmeeuwen)

De 20ste eeuw begon met een kleine populatie Zilvermeeuwen van ongeveer duizend broedparen, terwijl de Kleine Mantelmeeuw helemaal niet in Nederland broedde. Dit was het gevolg van in de 19de eeuw weidverspreidde jacht en vernietiging van eieren van alle soorten meeuwen, die werden gezien als een plaag. Hier kwam in het begin van de 20ste eeuw verandering in, toen in 1907 het grootschalige verzamelen van eieren bij wet verboden werdt en Zilvermeeuwen een veel hoger broedsucces kregen. Er broedden op dit moment geen Zilvermeeuwen meer op Texel, omdat de kleine daar aanwezige populatie door verstoringen en het verzamelen van eieren was verdwenen. Kleine Mantelmeeuwen kwamen alleen in kleine getalen in de winter in Nederland voor.

Dankzij verdere wetgeving in 1912, en bescherming van kolonies vanuit prive-initiatieven, konden kolonies zich voor het eerst ongestoord ontwikkelen, met een vervolgde stijging van de populatie Zilvermeeuwen als gevolg. In 1917 wordt voor het eerst melding gemaakt van het dieet van Zilvermeeuwen, waarbij voornamelijk mosselen werden gevonden (Vijverberg 1917).

In de jaren 20 steeg de populatie Zilvermeeuwen sterk, en er vondt dan ook uitgebreide kolonisatie plaats. Hierdoor steeg het aantal kolonies uiteindelijk tot 20 en de hele Nederlandse kustlijn werdt gekoloniseerd. In deze periode begon de Zilvermeeuw dan ook weer te broeden op Texel. De eerste broedpogingen van Kleine Mantelmeeuwen werden waargenomen in 1926, en in 1929 broedden min of meer geïsoleerde paren in tenminste drie verschillende Zilvermeeuw-kolonies, soms als een gemengd paar met een Zilvermeeuw. Menselijk afval en zoogdieren worden voor het eerst genoemd als voedsel van Zilvermeeuwen (Bouma 1927).

1930-1960 (13.500-23.700 bp Zilvermeeuwen, 10-85 bp Kleine Mantelmeeuwen)

De populatie Zilvermeeuwen bleef stijgen, en hiermee ontstond de angst voor overpopulatie en een negatieve invloed op andere broedvogels. Hoewel onderzoek naar het dieet van de meeuwen aantoonde dat het aantal aanvallen op nesten te verwaarlozen was (Bakker 1937), werd de schade die door meeuwen werdt gedaan aan de eieren en jongen van andere soorten als een ernstig probleem gezien. Om het tij te keren ontstonden verschillende initiatieven om de populatie terug te dringen, maar deze waren over het algemeen slecht georganiseerd. In eerste instantie werden alleen grote kolonies aangepakt, terwijl kleinere kolonies onverstoord konden gedijen. Later werden ook kleinere kolonies aangepakt, maar de verstoring van kolonies zorgde voornamelijk voor een verspreiding van vogels en het ontstaan van meer en kleinere kolonies. Vuilnisbelten bleken een belangrijke anthropogene voedingsbron van Zilvermeeuwen te zijn (Binsbergen 1935). De populatie op Texel steeg in deze periode tot ongeveer 1800 broedparen.

Ondertussen bleef de populatie Kleine Mantelmeeuwen langzaam stijgen. Gemixte paren leken in de tweede helft van het decenium niet meer voor te komen. De aanwezigheid van broedende paren op Texel werdt voor het eerst bevestigd in 1935. De kleur van de vleugels was lichter dan normaal is in Kleine Mantelmeeuwen, en vermoedelijk waren dit hybriden (Makkink 1935).

Tijdens de Tweede Wereldoorlog werden uitzonderlijk veel meeuwen-eieren verzameld voor voedsel, en kolonies op het vasteland produceerden praktisch geen nieuwe rekruten. Andere kolonies werden echter beschermd door omringende landmijnen, en meeuwen konden daar praktisch onverstoord broeden. In 1947 kon voor het eerst weer een telling plaatsvinden. De populatie was op dat moment gedaald tot ongeveer 16.000 broedparen. Na de oorlog begon op bevel van de regering een systematische vernietiging van de populatie Zilvermeeuwen. Per jaar werden honderden meeuwen gedood, en er werden zoveel eieren vernietigd dat alle 'overvloedige

productie' verloren ging. De populatie groeide in deze periode dan ook maar langzaam. Dit goldt ook voor de populatie Kleine Mantelmeeuwen, vermoedelijk als gevolg van de verstoringen in de kolonie en onverhoopte vernietiging van eieren, die moeilijk te onderscheiden zijn van die van Zilvermeeuwen. De totale populatie aan het eind van de jaren 40 was dan ook maar 40-50 broedparen. De populatie Zilvermeeuwen op Texel steeg in deze periode van tot ongeveer 4000 broedparen.

Van 1949 tot 1955 fluctueerde de populatie Zilvermeeuwen rond een gemiddelde van c. 19.000-20.000 paren. Op Texel werdt het aantal nestlocaties uitgebreid, en de populatie had de neiging om te stijgen, hoewel bijna elk jaar veel eieren werden verwijderd, en jongen en zelfs volwassenen werden gedood. In '54, '55 en '56 werden controle-maatregelen nog strenger dan voorheen, vanwege verwachte schade die aan andere vogelsoorten zou worden toegebracht. Het effect van de maatregelen in '54 en '55 was merkbaar in het volgende jaar, maar de campagne in '56 leek geen effect te hebben. Gesuggereerd werdt dat dit het gevolg was van immigratie uit het buitenland. Deze maatregelen werden in 1957 vervolgd in een poging de populatie terug te brengen tot zo'n 10.000 broedparen in de jaren 60. De populatie Kleine Mantelmeeuwen telde aan het eind van de jaren 50 nog altijd minder dan 100 broedparen.

Locatie	**1926**	**1938**	**1948**	**1957**
Rottum	800	1000	2200	1150
Noordwestplaat	275	175	*	*
Schiermonnikoog	3500	4000	2000	1400
Ameland	5	400	750	175
Terschelling	1300	6000	1600	1750
Vlieland	500	2500	800	900
Texel	300	1800	4000	1800
Callantsoog	30	800	1350	1200
Schoorl	Geen data	50	Geen data	970
Bergen	250	500	400	150
Heemskerk	Geen data	3100	200	1400
Kennemerduinen	Geen data	Geen data	Geen data	600
Zandvoort	Geen data	Geen data	Geen data	40
Noordwijk	45	100	100	30
Wassenaar	80	60	400	1000
De Beer	Geen data	0	Geen data	275
Voorne	0	20	Geen data	0
Scheelhoek	0	0	60	70
Goeree	0	0	0	5
Schouwen	'100den'	5000	4000	1800
Walcheren	0	0	0	45
Saeftinghe	0	0	1	250
Braakman				41

Totaal	7085	26045	19661	15051
Schatting	10000	26000	19000	15000

*Tellingen samengevoegd met Rottum

Tabel 3. Geschatte aantallen broedparen Zilvermeeuwen in Nederland van eind jaren 20 tot eind jaren 50. Naar: Camphuysen 2013

1960-1980 (13.600-70.750 bp Zilvermeeuwen, 85-12.000 bp Kleine Mantelmeeuwen)

Vergiftiging van Zilvermeeuwen, veroorzaakt door vervuiling van het kustwater met pesticiden, werdt een ernstig probleem in de jaren '60. Ook werdt begin jaren 60 het boomkorvissen in Nederland geïntroduceerd, een methode die veel meer bijvangst produceert dan de eerder gebruikte borden-visserij. In minder dan tien jaar tijd ging de hele industrie over op deze methode. Er werdt steeds meer gevist, en in gebieden en perioden waar voorheen niet of veel minder gevist werd, en dit zorgde voor een massieve toename in foerageermogelijkheden.

Midden jaren 60 werd de jacht op volwassen meeuwen grotendeels beëindigd, dankzij een toenemend publiek bewustzijn van het belang van milieuconservatie. In combinatie met de sterke toename van beschikbaar voedsel, zou zorgen voor een sterke populatiegroei in de jaren 60 en 70.

In deze periode daalde de populatie Zilvermeeuwen op het vasteland, terwijl de populatie in het Waddengebied sterk steeg. Ook de populatie in het Delta-gebied steeg, maar lang niet zo veel als op de Wadden-eilanden. De daling op het vasteland was voornamelijk het vervolg van jacht op volwassen meeuwen en verstoring van nesten. Ook watervervuiling was een probleem, vooral in Zuid-Holland. Een kolonie in Zuid-Holland werdt ongeschikt als broedlocatie door een verandering in vegetatie.

Vanaf het midden van de jaren 60 nam de populatie Kleine Mantelmeewen in de meeste kolonies sterk toe, vooral op de Waddeneilanden, maar ook in alle andere gebieden. Dit was voornamelijk het gevolg van de toenemende visintensiteit, wat zorgde voor een nieuwe niche die al snel door Kleine Mantelmeeuwen werd benut.

De populatie Zilvermeeuwen explodeerde in de jaren 70 van iets meer dan 20.000 tot ruim 70.000 broedparen, en populaties in alle gebieden stegen sterk. Dit werd veroorzaakt door een combinatie van factoren: de beïndiging van systematische vervolging, een sterke vermindering van chemische vervuiling, een toename van het aantal open vuilnisbelten door het hele land; die zorgden voor een rijke bron van voedsel, en verdere intensivering van de visserij. In het Waddengebied was deze stijging prominenter in het westen dan het oosten, waar de effecten van vervuiling in de jaren 60 kleiner waren.

De stijging in de populatie Kleine Mantelmeeuwen was nog dramatischer. Essentieel hiervoor was de beëindiging van het systematisch vernietigen van alle meeuwen-kolonies, maar ook de verdere intensivering van de boomkor-visserij, waardoor er geen gebrek was aan voedsel.

Eind jaren 60 en begin jaren 70 werdt de vos in de duingebieden van het vasteland geïntroduceerd. Meeuwen reageerden op deze bedrijging door te gaan broeden op daken of naar een ander gebied te verhuizen waar de soort niet voorkwam.

1980-2000 (70.750-85.000 bp Zilvermeeuwen, 12.000-67.000 bp Kleine Mantelmeeuwen)

Populatietrends waren variabeler in deze periode. Zilvermeeuwen bereikten een piek van rond de 90.000 broedparen midden en eind jaren 80, maar stabiliseerden of daalden daarna. Een daling eind jaren 80 was vooral sterk in kolonies op het vasteland, voornamelijk door verhuizingen naar het noordelijke Delta-gebied om predatie door vossen te vermijden. Hier explodeerde de populatie dan ook tot 10.000 broedparen.

De populatiestijging van Kleine Mantelmeeuwen vertraagde, maar de populatie bleef groeien. Ook

hier daalde de populatie op het vasteland, maar de populatie in het Delta-gebied verviervoudigde. Kleine broedpopulaties Zilvermeeuwen in het binnenland bleven dalen, maar populaties Kleine Mantelmeeuwen bleven stijgen.

In de jaren 90 vondt er een verandering in de afvalverwerking plaats, waardoor veel vuilnisbelten werden gesloten. Veel vuilnisbelten werden afgedekt, en afval werd steeds meer verbrand in plaats van gedumpt. Deze trend viel samen met een stabilisatie en gelijdelijke daling van de populatie Zilvermeeuwen in het noordelijke Delta-gebied in de tweede helft van de jaren 90. Na sluiting en afdekking van de vuilnisbelt op Texel in 1992 daalde de populatie daar met tot wel 36% in zes jaar tijd.

De populatie Zilvermeeuwen in het Waddengebied daalde in 10 jaar van 50.000 tot minder dan 30.000 broedparen. In dezelfde periode daalde de populatie in de kustgebieden van 3500 tot iets meer dan 2000 broedparen, waarvan het grootste deel broedde in steden. De populatie in het Delta-gebied stabiliseerde, terwijl de populatie in het binnenland sterk steeg, van 20 tot 600 broedparen.

Ondertussen bleef de populatie Kleine Mantelmeeuwen stijgen, van bijna 25.000 tot circa 67.000 broedparen. Kolonies op het vasteland bleven min of meer stabiel, maar in de Delta- en Waddengebieden bleef de eerdere stijging doorgaan. De populatie in het binnenland nam spectaculair toe, van 90 tot 950 broedparen. Ook Kleine Mantelmeeuwen die aan de kust broedden deden dit voornamelijk in steden. Op Texel steeg de populatie in drie jaar tijd met 73,3%, van 2979 broedparen in 1995 tot 11.161 in 1998 (Dijksen et al. 1999). Volgens de auteurs wordt deze stijging deels verklaard door de daling van de populatie Zilvermeeuwen.

2000-2010 (53.000-67.800 bp Zilvermeeuwen, 67.000-92.000 bp Kleine Mantelmeeuwen)

Rond 2005 was de populatie Zilvermeeuwen afgenomen tot ongeveer 52.750 broedparen. Met 32.700 broedparen was het Waddengebied nog altijd een van de belangrijkste broedgebieden. Ongeveer 3750 paren broeden in de kustgebieden, iets meer dan 16.000 in het Delta-gebied, en slechts een paar honderd in het binnenland. De populatie Kleine Mantelmeeuwen werd rond de 92.000 broedparen geschat, waarvan 53.000 in het Wadden-gebied, minder dan 4500 in de kustgebieden, bijna 34.000 in het Delta-gebied en iets meer dan 600 paren in het binnenland.

Op Texel was er geen census in 2005, maar in 2004 werden 6024 territoria van Zilvermeeuwen aangetroffen, en het aantal Kleine Mantelmeeuwen werd geschat op 14.454 broedparen. Een eerdere census in 2001 vondt 6592 broedparen Zilvermeeuwen en 13.426 paren Kleine Mantelmeeuwen. De populatie Zilvermeeuwen werdt dus gezien als nog altijd dalend, en de populatie Kleine Mantelmeeuwen nog altijd stijgend.

Kleine Mantelmeeuwen						**Zilvermeeuwen**					
	Wadden	Kust	Delta	Binnen land	Totaal		Wadden	Kust	Delta	Binnen land	Totaal
1960	80	0	1	2	80	**1960**	6250	5460	1880	5	13590
1965	170	20	0	0	190	**1965**	13690	1820	1470	1	16980
1970	700	90	30	3	820	**1970**	16140	1460	2580	0	20180
1975	4500	300	200	4	5000	**1975**	31610	2980	6390	1	40980
1980	9670	1460	840	10	11980	**1980**	46520	7080	17040	110	70750
1985	14540	2770	2070	20	19400	**1985**	54440	9970	24370	100	88880
1990	13510	1770	9270	90	24640	**1990**	49910	3450	23760	20	77140
1995	20780	980	18900	340	41000	**1995**	38090	2910	28130	460	69590

2000	32610	1700	31610	950	66870	**2000**	29570	2150	28690	620	61030
2005	53090	4310	33970	630	92000	**2005**	32710	3740	16110	170	52730

Tabel 4. Populatietrends (geschat en afgerond) van broedende Kleine Mantelmeeuwen en Zilvermeeuwen van 1960 to 2005 in het Waddengebied, in kust-kolonies op het vasteland (Noord- en Zuid-Holland), in het Delta-gebied en in het binnenland. Naar: Camphuysen 2013

Conclusie

Niche-segregatie

Er bestaat duidelijk niche-segregatie tussen de twee soorten. Hoewel het dieet van beide soorten qua aanwezige soorten voor een groot deel overlapt, is de precieze samenstelling zeer verschillend en ligt de nadruk op verschillende prooisoorten. Waar het dieet overlapt zijn de prooien bovendien vaak afkomstig uit een andere habitat. Zeevis komt bij Kleine Mantelmeeuwen bijvoorbeeld van de bijvangst van grotere vissersscheppen ver uit de kust op de Noordzee, terwijl dezelfde soorten voor de Zilvermeeuw voornamelijk afkomstig zijn van kleinere schepen dichter bij de kust, zowel op de Noordzee als in de diepere geulen van de Waddenzee.

Beide soorten verschillen ook in het algemeen van habitat. De Kleine Mantelmeeuw is duidelijk marien georiënteerd, terwijl de Zilvermeeuw duidelijk de voorkeur geeft aan de getijdenzone. Beide gebruiken terrestrische habitats, maar de precieze habitats van beide soorten verschillen.

Ook als dezelfde habitat wordt gebruikt is er segregatie. Beide soorten foerageren in de Waddenzee, maar Kleine Mantelmeeuwen concentreren zich hier voornamelijk op garnalen, terwijl Zilvermeeuwen zich hier voornamelijk concentreren op zeevis en mosselen.

De soorten verschillen ook in morfologie. Dit is vooral gerelateerd aan hun verschillende foerageergedrag. Omdat ze kleiner zijn kost vliegen voor Kleine Mantelmeeuwen minder energie en dus kunnen ze verder van de kolonie foerageren. De sterkere kaken van Zilvermeeuwen zorgen dat ze beter in staat zijn mosselen te eten, die dichter bij de kolonie te vinden zijn.

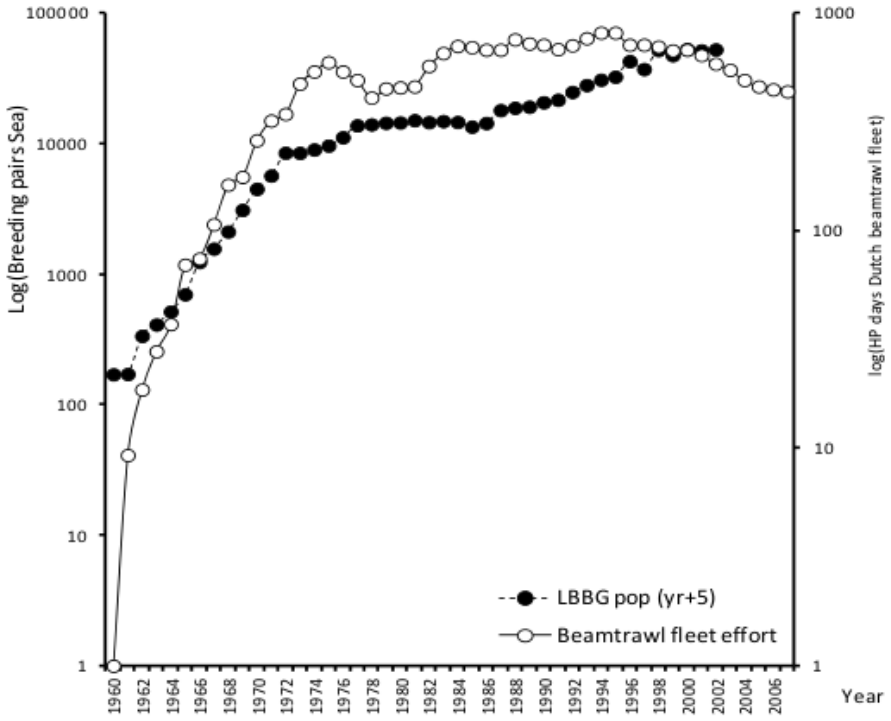
Ook de nestkeuze van beide soorten lijkt voornamelijk gerelateerd aan verschillen in foerageergedrag. Kleine Mantelmeeuwen foerageren verder van de kolonie af en kunnen daarom minder bij het nest aanwezig zijn. Ze kiezen dan ook een nestlocatie met voldoende vegetatie om de eieren en jongen te camoufleren, en op vlakke grond om de omgeving vanaf het nest in de gaten te kunnen houden. Zilvermeeuwen kunnen daarentegen meer bij het nest aanwezig zijn, en kiezen in plaats van camouflage voor een uitkijkpunt vlak bij het nest. Omdat ze vaker samen bij het nest aanwezig zijn is camouflage minder nodig, omdat een van de ouders de omgeving in de gaten kan houden terwijl de ander het nest beschermt. Daarnaast maakt vegetatie rond het nest het lastiger om te vluchten voor eventuele vijanden, iets waar de wendbaardere Kleine Mantelmeeuw minder last van heeft.

Naast nestkeuze is ook de timing van het broeden verschillend. Hoewel beide soorten praktisch tegelijk in de kolonie aankomen, broeden Kleine Mantelmeeuwen gemiddeld een week later dan Zilvermeeuwen. Ook broeden ze minder vaak, gemiddeld elke 2,1 jaar tegen een gemiddelde van 1,5 jaar voor Zilvermeeuwen.

Populatietrends

De belangrijkste invloeden op populatietrends zijn vervolging, conservatie, predatie en hoeveelheid beschikbaar voedsel. De sterkste stijgingen in beide soorten zijn te zien na beëindiging van vervolging, begin van natuurbescherming en intensivering van visserij. De sterkste dalingen kwamen voor na hervatting of verheviging van vervolging en na toenames in predatie, bijvoorbeeld door vossen.

Daarnaast was er een duidelijke stijging te zien in de populatie Zilvermeeuwen na het openen van een groot aantal vuilnisbelten, en een sterke daling na het sluiten en afdekken van een groot deel hiervan. Een extreem sterke stijging in de populatie Kleine Mantelmeeuwen volgde na de intensivering van de visserij, vooral in de jaren 70.



Figuur 6. Veranderingen in intensitiet van boomkorvissen in Nederland, van 1960 tot 2008 en veranderingen in de broedpopulatie Kleine Mantelmeeuwen in het Waddengebied 5 jaar later. Naar: Camphuysen 2013

Competitie

De huidige segregatie tussen de twee soorten lijkt niet veroorzaakt te worden door recente of huidige competitie, maar door al bestaande voorkeuren. Bij het foerageren achter vissersboten is de grotere, sterkere Zilvermeeuw in het voordeel, en het kleine aantal aanwezige Zilvermeeuwen ten opzichte van Kleine Mantelmeeuwen achter vissersboten op open zee is dus waarschijnlijk geen gevolg van competitie, maar van de bestaande voorkeur van Zilvermeeuwen om dichter bij de kolonie te foerageren.

Daarnaast zijn beide soorten fysiek aangepast aan hun respectievelijke niches. Gezien de tijd die nodig is om deze aanpassing te bereiken in soorten die zo lang leven als deze (beide soorten kunnen meer dan 30 jaar worden) is het onwaarschijnlijk dat deze segregatie een recent fenomeen is.

De enige plek waar competitie mogelijk nadelig is, is in de kolonie zelf. Kannibalisme komt meer voor bij een hogere nest-dichtheid, vooral bij Kleine Mantelmeeuwen, en de aanwezigheid van een andere soort in de kolonie kan dit probleem mogelijk verergeren. Maar ook deze competitie lijkt geen niche-segregatie te veroorzaken. De bestaande voorkeuren in nestlocatie worden voornamelijk veroorzaakt door de verschillen in foerageergedrag en morfologie, en verschillen in de aanvang van het leggen kunnen allerlei oorzaken hebben, bijvoorbeeld beschikbaarheid van voedsel.

Populatietrends in 20ste en 21ste eeuw zijn vooral veroorzaakt door menselijk handelen, ook hier is geen effect van competitie te ontdekken. Ik moet dan ook concluderen dat voorzover er competitie tussen de twee soorten bestaat, dit niet nadelig genoeg is om niche-segregatie te veroorzaken, en dat deze segregatie al langere tijd aanwezig is.

Referenties

- Bakker, H.C. 1937. Geen Gevaar. *Texelse Courant* **15 mei 1937**: 6.
- Binsbergen, N. 1935. De Schuilhut op de Belt. *De Levende Natuur* **39**: 297-302.
- Bouma, J.P. 1929. In en om de Schuilhut I. Om de Schuilhut. *De Levende Natuur* **33**: 273-279.
- 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.
- Camphuysen C.J. 2013. *A Historical Ecology of Two Closely Related Gull Species (Laridae): Multiple Adaptations to a Man-made Environment*. Ph.D.-thesis, Univ. Groningen, Groningen.
- Camphuysen, C.J. et al. 2008. *De Voedselkeuze van Kleine Mantelmeeuwen en Zilvermeeuwen en Andere Indicaties die Aanwijzingen Geven over het Ruimtegebruik van deze Vogelsoorten in de Noord-Hollandse Kustwateren*. NIOZ Koninklijk Nederlands Instituut voor Zeeonderzoek, Texel
- Camphuysen, C.J. et al. Ongepubliceerd. The Annual Cycle of a Scavenging Seabird: A Change in Phenology. In: *Camphuysen 2013.*
- Camphuysen, C.J., Gronert, A. 2012. Apparent Survival and Fecundity of Sympatric Lesser Black-backed Gulls and Herring Gulls with Contrasting Population Trends. *Ardea* **100**: 113-122.
- Camphuysen, C.J., Vercruijsse, H.J.P, Spaans, A.L. 2011. Colony- and Age-specific Seasonal Dispersal of Herring Gulls *Larus argentatus* Breeding in the Netherlands. *Journal of Ornithology* **152**: 849-868.
- Dijksen A.J., A. Wassink & M. Witte (eds). 1999. *Ornithologisch Jaarverslag Texel 1998*. Vogelwerkgroep Texel, Den Burg.
- Gause, G.F. 1934. *The Struggle for Existence*. Macmillan (Hafner Press), New York.
- Hardin, G. 1960. The Competitive Exclusion Principle. *Science* **131**: 1292-1297.
- Lack, D. 1945. The Ecology of Closely Related Species with Special Reference to Cormorant (*Phalacrocorax carbo*) and Shag (*P. aristotelis*). *The Journal of Animal Ecology* **14**: 12-16.
- Makkink, G.F. 1935. Korte Mededeelingen. British Lesser Black-backed Gull x Herring Gull in Texel. *Ardea* **24**: 208-209.
- Rauch, M.B. 2013. Tijdsbesteding van de Kleine Mantelmeeuw in de Velden van Texel. *Verslag Dierecologie Research.*
- Verbeek, N.A.M. 1977. Comparative Feeding Ecology of Herring Gulls *Larus argentatus* and Lesser Black-backed Gulls *Larus fuscus*. *Ardea* **65**: 25-42.
- Vijverberg, J. 1917. Uit het Gezinsleven van Meeuwen en Sterns. *De Levende Natuur* **21**: 361-369.
- Wiens, J.A. 1989. *The Ecology of Bird Communities*. Cambridge University Press, Cambridge.