

*Zweedse kleinste jagers zijn grotendeels inkomenbroeders in plaats
van kapitaalbroeders*

Een onderzoek naar de productie van eieren en het behoud van conditie van adulte vogels



Michiel Elderenbosch – 2016
Afstudeeropdracht

Zweedse kleinste jagers zijn grotendeels inkomenbroeders in plaats van kapitaalbroeders

Een onderzoek naar de productie van eieren en het behoud van conditie van adulte vogels

Afstudeeropdracht

M. Elderenbosch^{1*}, R.S.A. van Bemmelen², M.M.C. Christiaans³

¹*Student, Hogeschool van Hall Larenstein, Larensteinselaan 26a, 6882 CT Velp;*

²*Begeleidend pHd Student, IMARES Wageningen, Haringkade 1, 1976 CP IJmuiden;*

³*Begeleidend docent, Hogeschool van Hall Larenstein, Larensteinselaan 26a, 6882 CT Velp;*

**Corresponderende auteur: tel. +31648173626, e-mail: michielelderenbosch@hotmail.com*

Trefwoorden: kleinste jager, eiproductie, lemming

Woorden: samenvatting (662) hoofdtekst (5480)

Aantal figuren (8), tabellen (5), referenties (26)

Inhoud

Voorwoord	4
Samenvatting.....	5
1. Inleiding	6
1.1 De rol van lemmingen	6
1.2 Toendrasoorten, lemmingen en andere knaagdieren	7
1.3 Conditiebehoud	8
1.4 Onderzoeksvraag.....	8
2. Materiaal en methode.....	9
2.1 Soortintroductie	9
2.1 Studiegebied	9
2.2 Veldwerk.....	9
2.3 Biometrie & veermonsters	10
2.4 Eieren.....	10
2.5 Isotoop analyse.....	11
2.5.1 Monsterafnamemethodiek	11
2.5.2 Laboratorium werk.....	12
2.6 Knaagdierenindex.....	12
3. Resultaten.....	13
3.1 Isotopenanalyse	13
3.2 Lichaamsgewicht	14
3.3 Aantal lemmingen	15
3.4 Eigrootte	17
4 Conclusie	18
5 Discussie	18
Dankwoord	20
6 Bibliografie.....	21

Voorwoord

Als student ben ik, Michiel Elderenbosch, nog nieuw in de wereld van onderzoek en ben daarom erg nieuwsgierig naar wat er allemaal mogelijk is. Vanuit mijn opleiding, Bos- en Natuurbeheer is mij de mogelijkheid gegeven om hier achter te komen met een onderwerp wat mij erg boeit en geschikt is voor de laatste fase van mijn opleiding. De natuur van Scandinavië is erg inspirerend met al zijn soorten en verschillende ecosystemen. Het was dan ook niet moeilijk om te kiezen voor dit onderwerp en veldwerk te gaan doen in Zweden. De kleinste jager is de hoofdpersoon in dit onderzoek met aan zijn zijde de lemming. Een klein knaagdier met een erg grote invloed op het toendra-ecosysteem.

De vraag of kleinste jagers knaagdieren nodig hebben voor eiproductie en behoud van eigen conditie prikkelde mij om hier samen met Rob van Bemmelen in te duiken en het antwoord naar boven te halen. De samenwerking met Rob is goed verlopen en we hebben een mooi resultaat weten te behalen. Mijn dank gaat dan ook uit naar Rob voor het mede mogelijk maken van dit rapport.

Michiel Elderenbosch,

Velp 2016

Samenvatting

In de jaren 2007, 2010-2015 is er onderzoek gedaan naar broedende kleinste jagers op de toendra van Ammarnäs in Zweden. Het doel van het onderzoek was om meer kennis te krijgen over de migratie van kleinste jagers en het broedproces op de toendra. Op de toendra rond Ammarnäs is in drie deelgebieden veldwerk uitgevoerd. Tijdens de incubatie werden adulte vogels gevangen op het nest en na het uitkomen van de eieren werden de kuikens met de hand gevangen. Eenmaal gevangen werden van zowel de kuikens als de adulte vogels veermonsters genomen om hiervan later de isotoopwaarde te kunnen analyseren. Isotoopwaarden van veren kunnen duidelijkheid geven uit wat voor materiaal de veer bestaat en hieruit is af te leiden wat de verblijfplaats is geweest.

Kleinste jagers zijn lange afstandstrekken en overwinteren op de Zuidelijke Atlantische Oceaan rond Zuid-Afrika. Tijdens de trek leeft de kleinste jager van marien voedsel. Het broedgebied bevindt zich in Arctische gebieden op toendra's. Knaagdieren spelen een grote rol in het leven van de kleinste jager. Knaagdieren zijn namelijk bepalend voor de keuze om wel of niet te gaan broeden. Aan de andere kant arriveren kleinste jagers in goede conditie met veel vet maar toch zijn er blijkbaar voldoende lemmingen nodig om over te gaan tot broeden blijkt uit dit en eerder gedaan onderzoek. Er zijn namelijk jaren waarin er niet gebroed wordt. Dit is te wijten aan een lage knaagdierdichtheid.

De vraag die in dit onderhavige onderzoek centraal staat is in hoeverre kleinste jagers afhankelijk zijn van knaagdieren voor het produceren van eieren. Zijn kleinste jagers kapitaalbroeders of inkomenbroeders oftewel bouwen ze van te voren een reserve op van marien voedsel en leggen ze daar eieren van of gaat de kleinste jager eerst foerageren in het broedgebied en produceert daar eieren van terrestrisch voedsel? Om een antwoord te kunnen geven op deze onderzoeksvraag, is er in deze studie onderzoek gedaan naar de isotopen van de veren en dons van kleinste jagers.

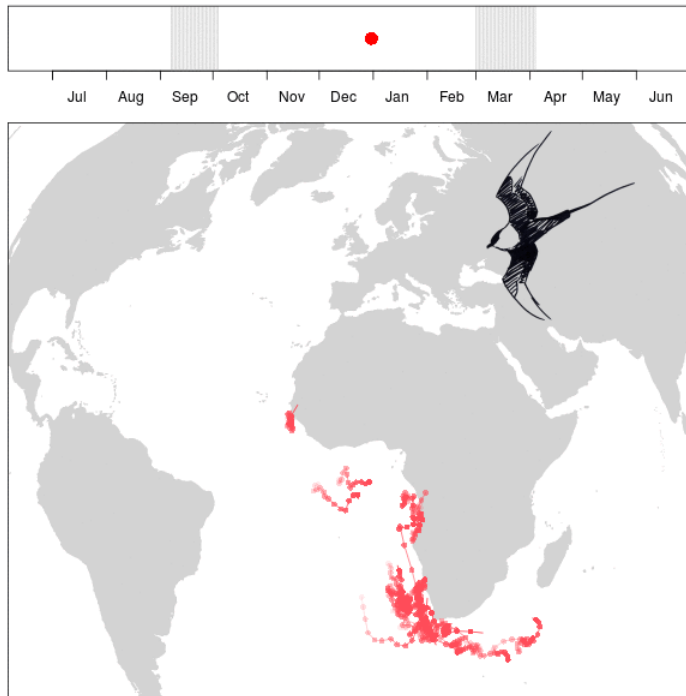
Om erachter te komen uit welk materiaal de eieren van kleinste jagers zijn opgebouwd, kan er gekeken worden naar ratio's van stabiele isotopen in het veermateriaal. Om te kijken of kleinste jagers afhankelijk zijn van lemmingen, zijn er van adulte, kuikens en juveniele vogels veren en dons verzameld. Aangezien adulte vogels op zee ruien en daar ook de nieuwe veren produceren is een mariene isotopensignatuur in de veer te verwachten van adulten. De juveniele vogels van een dag of tien oud worden door de adulte vogels gevoerd met knaagdieren, insecten en zelfs kleine bloemen en daarom is er een terrestrische samenstelling te verwachten. Het is echter nog onbekend waar de eieren van worden gemaakt en waaruit dus de kuikens bestaan.

De resultaten van het huidige onderzoek geven weer dat de adulte veren een andere samenstelling hebben dan juveniele veren en dons. Adulte vogels ruien hun veren op zee en op deze manier kunnen de waarden die uit de analyse komen geïnterpreteerd worden als marien. Dit doen ze voordat ze terug keren naar het broedgebied. Het doel is om te weten is uit welk materiaal de kuikens bestaan. De analyse met de Isotope Ratio Mass Spectrometer (IRMS) laat zien dat kuikendons grotendeels bestaat uit terrestrisch materiaal en een klein deel marien materiaal.

Uit de resultaten blijkt dat kleinste jagers lemming zeker nodig hebben voor de eileg aangezien het aandeel terrestrische isotopen in het kuikendons aanzienlijk groter is dan het mariene deel. De kuikens bestaan uit een mix van marien en terrestrisch materiaal en daarom zijn zowel knaagdieren en foerageergebieden op zee allebei van belang voor de reproductie van kleinste jagers. Naast het verschil in isotoopwaarde is er ook een verschil gevonden in eigrootheid en de conditie van adulte vogels tijdens het broedseizoen. In een jaar met weinig knaagdieren leggen kleinste jagers een kleiner ei dan in jaren met veel knaagdieren. Knaagdieren zijn dus op meerdere gebieden van invloed op het broedproces. In jaren met veel knaagdieren zijn adulte vogels ook een stuk zwaarder dan in jaren met weinig knaagdieren.

1. Inleiding

Het kader waarbinnen dit onderzoek valt is het in kaart brengen van de relatie tussen Arctische broedgebieden en de overwinteringsgebieden op de oceaan van de kleinste jager.



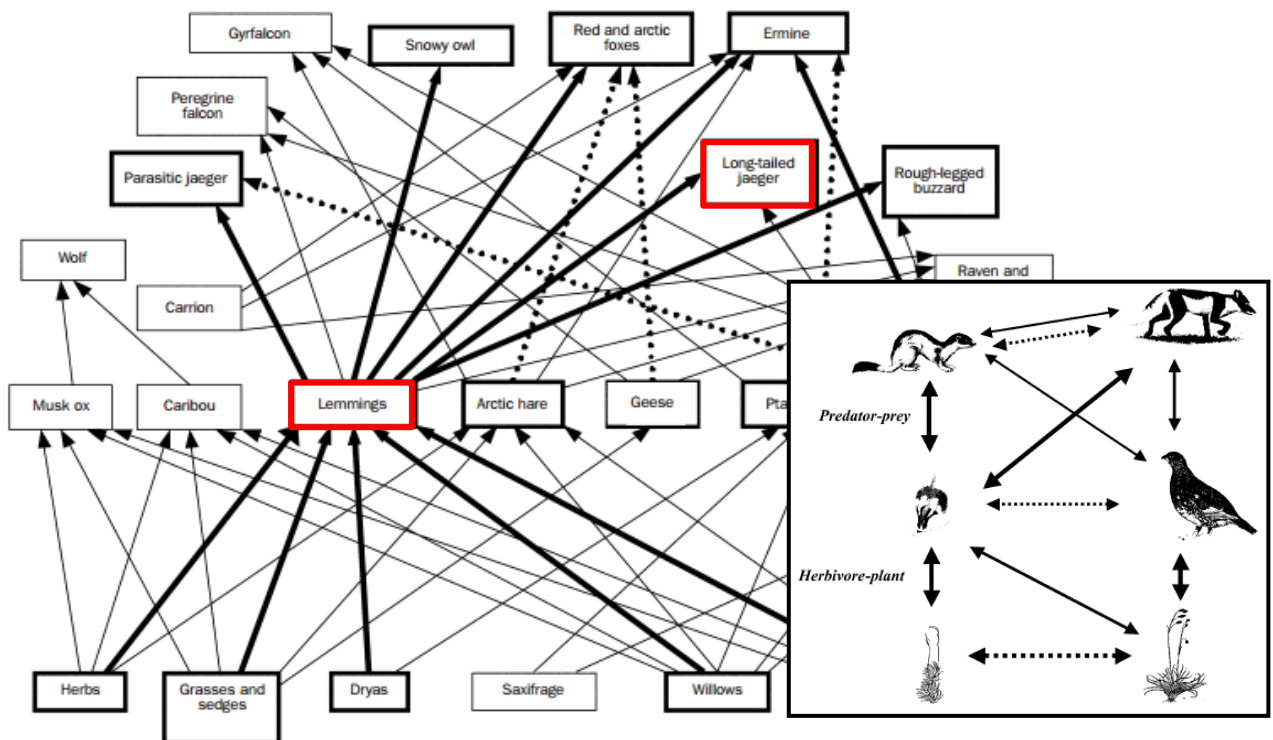
Figuur 1 Overwinteringsgebied begin januari. (printscreen: ani_tracks_all_daily.gif (RvB))

Een goede bescherming van Arctische trekvogels kan alleen als ook bekend is wat de trekroute is, hoe ze functioneren buiten de broedgebieden en hoe de condities buiten en in het broedgebied de broedresultaten beïnvloedt. Om een soort te beschermen moet bekend zijn waar een probleem zich voordoet. De verwachting is dat klimaatverandering vooral in Arctische gebieden een groot effect zal hebben, omdat hier de verwachte temperatuurstijging meer impact heeft dan elders, maar ook in mariene systemen worden er veranderingen verwacht. Een mogelijke negatief effect is uitdoving van de lemmingcycli (Hörnfeldt, Hipkiss, & Eklund, 2005). Veel Arctische soorten zijn voor hun reproductie afhankelijk van hoge lemmingdichtheden, waaronder enkele zeevogels zoals de kleinste jager (Gilg, Sittler, & Hanski, 2009). Omdat men niet precies weet

waardoor populaties van lemming-etende zeevogels onder druk komen te staan (Croxall, et al., 2012), is onderzoek naar de precieze rol van lemmingen en marien voedsel voor het broedsucces hard nodig. De bescherming van zeevogels op de oceaan staat nog in de kinderschoenen, maar in de toekomst zal de kennis van dit onderzoek naar verwachting hier zeker waardevol voor zijn.

1.1 De rol van lemmingen

De rol van de lemming en andere knaagdieren in het toendra-systeem is zeer groot. De lemming (*Lemmus lemmus*) is voor onder andere poolvos (*Vulpes lagopus*), sneeuwuil (*Bubo scandiacus*), hermelijn (*Mustela erminea*), uiteraard kleinste jager (*Stercorarius longicaudus*) en vele andere soorten, een essentiële prooi aangezien het een goede voedingsbron is van eiwitten. Een lemming eet voornamelijk grassen en korstmossen en heeft daarmee een grote invloed op de vegetatie op de toendra. Lemmingen kunnen tot acht keer hun eigen lichaamsgewicht eten per dag en dragen daarmee bij voor een groot gedeelte bij aan zaadverspreiding en het creëren van microklimaten voor zaailingen (Eskelinen & Virtanen, 2005; Virtanen, Henttonen, & Laine, 1997; Ims & Fuglei, 2005).



Figuur 2 Typische Arctisch voedselweb. De dikke lijnen indiceren een directe relatie met lemmingen, de stippellijnen een indirecte relatie (Ims & Fuglei, 2005). De uitsnede laat duidelijk zien dat de lemming op zowel predatoren als vegetatie een grote invloed heeft.

1.2 Toendrasoorten, lemmingen en andere knaagdieren

Een goede lemmingdichtheid heeft ook invloed op broedende ganzen, steltlopers en hoenders (zie figuur 2). Wanneer de lemmingdichtheden laag zijn, zijn er voor roofdieren weinig prooien en lopen legfels en pullen van ganzen, steltlopers en hoenders meer gevaar om gepredeerd te worden. Met een hoge lemmingdichtheid is er voldoende voedsel voor onder andere kleinste jagers en poolvossen, wat als gevolg heeft dat ganzen en steltlopers ontzien worden en ook succesvol kunnen broeden (Ims & Fuglei, 2005). De vegetatie die door de lemmingen gegeten wordt reproduceert zich over het algemeen langzamer dan de lemmingpopulatie zelf. De oorzaak hiervan is dat de temperaturen erg laag zijn en dat de bodem voor lange tijd met sneeuw is bedekt. Dit resulteert in een kort groeiseizoen en lage groeisnelheid voor flora in Arctische gebieden (Ims & Fuglei, 2005). De lemmingcyclus in Zweden duurt drie of vier jaar en wordt naar alle waarschijnlijkheid beïnvloed door predatie en de voedselkwaliteit en -kwantiteit van de vegetatie (Ims & Fuglei, 2005).

Wanneer de lemmingdichtheid erg laag is, kunnen predatoren overstappen op ander prooien of gebieden, de kleinste jager heeft echter maar enkele alternatieven zoals bijvoorbeeld insecten en bessen en kiest bij gebrek aan prooien niet voor een ander gebied om te broeden (de Korte, 1985). Waar de lemmingcyclus door beïnvloedt wordt is niet duidelijk, maar het zou kunnen dat predatoren de oorzaak zijn (top-down principe) of dat afweerstoffen in planten de cycli zouden reguleren (bottom-up principe) (Ims & Fuglei, 2005). Het top-down principe houdt in dat een ecosysteem wordt gestuurd vanuit de predatoren die boven aan de voedselketen staan. Een bottom-up principe staat voor het omgekeerde, een ecosysteem dat gestuurd wordt vanuit de vegetatie. Kortom, de lemming is een complexe maar belangrijke speler in het toendra-ecosysteem.

1.3 Conditiebehoud

Wanneer de kleinste jagers elk jaar rond halverwege mei aan land komen zijn ze in goede conditie. Ze zijn vet en uit eerder onderzoek blijkt dat ze ook vergrootte geslachtsorganen hebben en daarom klaar zijn om te broeden (de Korte, 1985). De vette conditie waarin ze aan land komen is opgebouwd uit marien voedsel, ze hebben immers overwinterd op de oceaan rond Zuid-Afrika en gepleisterd in de Noord-Atlantische Oceaan. Eenmaal aan land gekomen, schakelen de kleinste jagers over van een marien dieet naar een terrestrisch dieet. Uit onderzoek van de Korte(1985) en Andersson(1976) blijkt dat kleinste jagers elk jaar terug komen in het broedterritorium, maar alleen overgaan tot broeden wanneer er voldoende lemmingen zijn. In tegenstelling tot de ruigpootbuizerd en sneeuwuil gaan kleinste jagers niet op zoek naar een gebied waar de lemmingdichtheid hoger is dan in hun eigen territorium, maar gaan ze terug naar zee wanneer de lemmingdichtheden te laag zijn. Dit betekent dat ze dat jaar wanneer de lemmingdichtheid te laag is niet over gaan tot broeden. (de Korte, 1985; Andersson, 1976).

Dat lemmingen van belang zijn voor kleinste jagers is bekend, maar op wat voor manier en in welke periode ze een cruciale factor spelen tijdens het broedproces en daarmee voor de eiproductie is tot dusver onbekend. Kleinste jagers kunnen lemmingen nodig hebben voor drie redenen: voor het produceren van eieren, het behoud van conditie van adulte vogels en voor de groei van de pullen. In dit onderzoek worden de eerste twee aspecten onderzocht.

1.4 Onderzoeksvraag

De twee vragen die centraal staan in dit onderzoek zijn:

- 1) Wat is het belang van knaagdieren en/of marien voedsel voor de productie van eieren van de Zweedse (Ammarnäs) populatie kleinste jagers?
- 2) Wat is het belang van knaagdieren voor het op peil houden van de conditie van adulte vogels van de Zweedse (Ammarnäs) populatie kleinste jagers?

Veren van adulte vogels zijn van mariene afkomst, juveniele veren van terrestrische afkomst. De verwachting is dat veermonsters van kuikens bestaan uit mariene bestandsdelen. De verwachting voor de conditie van de adulte vogels is dat in jaren met weinig lemming ze hun conditie minder goed op peil kunnen houden dan in jaren met veel lemmingen.

Dit onderzoek gaat in op de ecologie en broedstrategie van kleinste jagers en kijkt naar eventuele gevolgen voor het toendra-ecosysteem. In hoofdstuk 2 worden de methode behandeld als mede het studiegebied en de soort die centraal staat. Vervolgens worden in hoofdstuk 3 de resultaten besproken en wordt in hoofdstuk 4 een conclusie gegeven. De resultaten worden als laatste vergeleken in hoofdstuk 5 Discussie, met eerder gedaan onderzoek. Wanneer bekend is wat het probleem is van eventuele achteruitgang van soorten op de toendra kunnen er maatregelen genomen worden zoals bijvoorbeeld bescherming van overwinteringsgebieden en/of het broedgebied. Door de twee bovenstaande vragen te beantwoorden zal duidelijk worden wat de behoeftes zijn van de kleinste jager op het gebied van de eileg en behoud van conditie. Zonder een goede basiskennis over broedstrategie is eventuele nodige bescherming lastig te verwezenlijken. Momenteel is dergelijk onderzoek bij de kleinste jager nog niet eerder uitgevoerd en daarmee uniek voor deze soort.

2. Materiaal en methode

Gedurende dit onderzoek zijn er verschillende methodes gebruikt zoals het vangen en ringen van vogels, veermonsters nemen en een isotopenanalyse. Hieronder worden deze methodes verder toegelicht.

2.1 Soortintroductie

De kleinste jager (*Stercorarius longicaudus*) is een lang levende zeevogel die broedt in de Arctische gebieden van Scandinavië, Canada en Groenland (Sittler, Aebischer, & Gilg, 2010). Het overwinteringsgebied van de Noord-Atlantische broedvogels is gelegen rond Zuid-Afrika met als belangrijkste plek de Benguelastroom, zie Figuur 1. Dit is een plek in de oceaan ver van de kust waar koud, zuurstof- en voedselrijk water aan de oppervlakte komt met een hoge voedselbeschikbaarheid als gevolg. Dit maakt dat dit gebied een aantrekkelijke plek is voor zeevogels om te overwinteren en te foerageren (Gilg, et al., 2013). Zoals de naam al doet vermoeden is de kleinste jager een echte jager en zijn hoofdvoedsel bestaat in het broedgebied dan ook uit lemmingen (*Lemmus lemmus*) en andere knaagdieren, aangevuld met insecten, bessen (Andersson, 1976), en tijdens de overwinteringstijd vermoedelijk voornamelijk uit vis.

2.1 Studiegebied

Het studiegebied van dit onderzoek ligt in het grootste natuurreservaat van Zweden genaamd Vindelfjällen en bedraagt ongeveer 550.000 hectare. Het gebied is gelegen in de gemeente Sorsele in de provincie Västerbottens Län nabij de plaats Ammarnäs((65° 57' NB, 16° 12' OL)(figuur 3)). Het is een van de belangrijkste toendragebieden voor de Zweedse populatie poolvossen waarvan er in heel Scandinavië nog maar een paar honderd zijn (Elmhagen, Tannerfeldt, Verucci, & Angerbjörn, 2000). Het studiegebied is op te delen in drie delen; Raurejaure, Gelmetje en Björkfjället, allemaal hooggelegen toendragebieden. Vooral Gelmetje en Raurejaure zijn vrij natte gebieden met veel kleine meertjes. Rond deze meertjes broeden onder andere grauwe franjepoot (*Phalaropus lobatus*), goudplevier (*Pluvialis apricaria*) en bonte strandloper (*Calidris alpina*). Björkfjället is een vlakker en hoger gelegen gebied en daardoor minder vochtig. De oppervlakte van deze drie gebieden bij elkaar bedraagt ongeveer 220 km². Het aantal broedparen kleinste jagers verschilt elk jaar maar in 2014 zijn er in de verschillende studiegebieden 17 broedparen gevonden en in 2015 waren dit er 39. Het broedgebied op de hoogvlaktes loopt van het midden van Zweden, op de grens van Zweden en Noorwegen, door tot aan de Noordkaap. Er is gekozen om met vogels uit deze gebieden te werken omdat de vogels door middel van geolocators al veel gegevens bekend zijn. De vegetatie op de vlaktes boven de boomgrens bestaat in alle drie de gebieden vooral uit dwergberk (*Betula nana*), kraaiheide (*Empetrum nigrum*), Rode bosbes (*Vaccinium vitis-idaea*), grassen en rendiermossen (*Cladina*).



Figuur 3 Locatie Ammarnäs

2.2 Veldwerk

Het veldwerk bestond uit het vinden en monitoren van nesten van kleinste jagers, het vangen van adulte vogels, pullen en juveniele vogels. Adulte vogels werden op het nest gevangen nadat de eieren waren vervangen door houten nepeieren om beschadiging aan de echte eieren te voorkomen. Afhankelijk van de locatie van het nest en het karakter van het individu werd er gebruik gemaakt van een klapval, een op afstand bestuurbare strik of een Super Talon Net Gun. Kuikens werden met de hand op of in de buurt van het nest gevangen.

2.3 Biometrie & veermonsters

Van de gevangen vogels werd de standaard biometrie (vleugellengte, staartprojectie, gewicht, tarsuslengte etc.) genomen en werden er nog een aantal andere metingen verricht zoals de controle van gestreepte veren, het aantal terug groeiende buikveren en er werden foto's genomen van poten en eventuele gestreepte veren. De meest noodzakelijke data voor dit onderzoek was het gewicht en de veermonsters. Als maat voor conditie van adulten werd het lichaamsgewicht gemeten. Er werden drie typen veermateriaal verzameld: dons, adult en juveniel. Het verschil tussen dons en juveniele veren is dat dons het eerste veermateriaal is dat nog geproduceerd wordt in het ei. Wanneer het kuiken rond de tien dagen oud was konden de juveniele veren verzameld worden.

Van drie handpennen en twee dekveren per adult (zie tabel 1 hieronder) werd ongeveer 3 cm² geknipt aan de basis van de binnenvlag van de veer. Op deze manier wordt het vliegvermogen zo min mogelijk aangetast. Van de kuikens werd een plukje dons van de rug of flank geknipt, en van oudere kuikens werden een paar juveniele vleugeldeken of schouderveren geknipt aangezien deze veren als eerste tot ontwikkeling komen en als eerste beschikbaar zijn voor monsterafname.

Het verzamelde veermateriaal werd ingewogen en geanalyseerd op Texel bij het Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee (NIOZ). Het inwogen van de verenmonsters wordt gedaan door Michiel Elderenbosch en Rob van Bemmelen, de analyse van de isotopen werd gedaan door medewerkers van het NIOZ. Het verwerken van de gegevens vond plaats in Velp (GLD), IJmuiden (IMARES) en Wageningen (WUR Universiteit).

Tabel 1 Veermonsters

Afkorting	Omschrijving
P1	Handpen 1
P5	Handpen 5
P8	Handpen 8
Pcov5	Handpendekveer 5 (in geheel)
Utcov	Onderstaartdekveer (in geheel)

2.4 Eieren

Van de gevonden nesten werd de locatie genoteerd door middel van de GPS-coördinaten. Tevens werd het aantal eieren geteld en de maten van de eieren genomen om het volume te berekenen. De grootte van het ei is een mogelijk gevolg van de stand van de knaagdierenindex. Wanneer er weinig knaagdieren zijn leggen kleinste jagers een kleiner ei en omgekeerd (zie 3.4). De lengte, breedte en gewicht van het ei werd gemeten met een schuifmaat en weegschaal tot op 0.1 mm/gram nauwkeurig. Het nest krijgt een code van de veldwerker die het nest gevonden heeft, gevolgd door een doorlopend nummer en een afkorting van de Engelse soortnaam. Eieren werden ook 'gefloat'. Dit houdt in dat het ei in lauwwarm water wordt gelegd en aan de hand van een bepaalde hoek waarin het ei 'drijft' werd bepaald wanneer het zal uitkomen. Dit is tot op één dag redelijk nauwkeurig te doen (van Paasen, Veldman, & Beintema, 1984).

Met de onderstaande formule wordt het eivolume berekend:

$$Volume = L * (B^2) * Vc$$

Hierin is L de maximale lengte van het ei in millimeters, B de maximale breedte in millimeters en Vc de coëfficiënt die staat voor volume berekeningen = 0.532 (Narushin, 2005).

2.5 Isotoop analyse

Om te kunnen bepalen uit welk materiaal veren zijn opgebouwd, zijn veermonster van groot belang. Uit de stabiele isotopen van koolstof (C) en stikstof (N) in de veren kan bepaald worden of de veer bestaat uit een mariene of terrestrische samenstelling of dat er sprake is van een combinatie van beide samenstellingen (Forero & Hobson, 2002). In dit onderzoek wordt alleen koolstof meegenomen in de analyse.

Alle biologische elementen bestaan uit verschillende isotopische vormen waarvan twee of meer stabiel zijn. Dit betekent bijvoorbeeld dat het meest voorkomende element koolstof, uit C^{12} bestaat en ongeveer 1% uit C^{13} . De verhouding tussen deze twee isotopen kan veranderen door biologische en geofysische processen. Hierdoor zijn stabiele isotopen bruikbaar voor onderzoek naar veren en de verhouding van C^{12}/C^{13} in veren en dons en daarmee het voedsel (marien of terrestrisch) als basis voor de veren/dons. (Stable Isotope Basics, 2016). Voor stikstof geldt een vergelijkbare samenstelling. N^{14} en N^{15} zijn de stabiele isotopen waarvan N^{14} meer voorkomt dan N^{15} (0.36% op Aarde (WolframAlpha, 2016))

Met dit isotopenonderzoek wordt gekeken wat de verschillen zijn tussen dons, juveniele veren en adulte veren en of er een verschil zit tussen een relatief lemmingarm jaar en een lemmingrijk jaar. De resultaten van de donsmonsters worden vergeleken met die van adulte en juveniele veren om zo te bepalen uit welke samenstelling ze bestaan.

Adulte vogels ruien het verenkleed in het najaar in het overwinteringsgebied (Olsen & Larsson, 1997). Op zee wordt dan een nieuw verenkleed geproduceerd (de Korte, 1985). Door het jagen op onder andere vis krijgen deze veren logischerwijs een mariene isotopensamenstelling (Mizutani, Fukuda, Kabaya, & Wada, 1990). De jongen worden gevoerd met prooien die op land zijn gevonden door de ouders, vooral lemmingen. Ook foerageert het jong zelf op insecten en flora (Andersson, 1976). Dit resulteert in een terrestrische samenstelling van de nog groeiende veren. Het dons wordt geproduceerd in het ei en is dus afkomstig van het vrouwtje en zou een mariene samenstelling kunnen hebben, alleen is dat niet zeker. Met deze kennis vormen de adulte veren en juveniele veren een referentiekader voor het dons materiaal.

2.5.1 Monsterafnamemethodiek

Eerst zijn er drie testmonsters geanalyseerd om de hoeveelheid in te wegen materiaal af te stemmen op de apparatuur en bekend te worden met de handelingen en de methode. De testmonster zijn goed uitgevoerd en kunnen ook benut worden als een onderzoeksresultaat. Daarna is er gekeken van welke nesten er veermateriaal er aanwezig was. Wanneer er van een nest drie verschillende veermonsters (dons, juveniel en adult) waren (m.a.w. een ideaal nest voor dit onderzoek) zijn ze

Tabel 2 Verdeling verenmonsters eerste analyse

Proefmonsters	3
2014	
Adult	3x
Juveniel	3x
Dons	3x
Subtotaal	9
2015	
Adult	3x
Juveniel	2x
Dons	4x
Subtotaal	9
Totaal	21

geselecteerd voor de analyse. Dit kwam neer op een totaal van 18 monsters. Samen met de eerste drie testmonster komt het totaal op 21 monsters. In Tabel 2 wordt weergegeven welke monsters er zijn gekozen en wat de verdeling van veermateriaal voor de eerste analyseronde is in de jaren 2014 en 2015. De twee jaren verschillen van elkaar omdat er uit 2015 maar van twee nesten een 'ideaal nest' was. Om dit gat op te vullen is er een extra donsmonster toegevoegd omdat dons het belangrijkste is om van te weten wat voor isotopensamenstelling het heeft. Na deze eerste analyseronde zijn er

meer monsters geanalyseerd om de steekproef te vergroten. Bij de tweede analyseronde zijn er nog eens 48 monster geanalyseerd wat het totaal op 69 brengt.

2.5.2 Laboratorium werk

Het wassen, inwegen en de analyse van de veren vond plaats op het NIOZ op Texel. Om de monsters in te kunnen wegen, moeten de monsters gewassen worden om ze van vetten en andere stoffen te ontdoen. Op die manier weeg je puur en alleen de veer en wordt de analyse niet vervuild door materiaal dat niet afkomstig is van de vogel. Het hanteren van de monsters gebeurt met pincetten die eerst werden gereinigd in hexaan (C_6H_{14}). Vervolgens wordt de veer in een bad van hexaan gespoeld en vervolgens nog in een bad van ethanol (C_2H_5OH), daarna moet de veer aan de lucht drogen. Wanneer het monster volledig was gedroogd wordt er tussen de 500 mg en de 1000 mg van het monster afgewogen. Deze hoeveelheid is voldoende voor een dergelijke analyse en bespaart verder verzameld monstermateriaal. Vervolgens werd het in een tinnen cupje opgevouwen. Het cupje werd opnieuw gewogen om zo het precieze gewicht van het veermonster te noteren voor het analyseapparaat, de Isotope Ratio Mass Spectrometer (IRMS) (Ouwehand, 2012).

De IRMS is een apparaat dat de stabiele isotopen kan meten in een bepaald weefsel of bodemonster. Het opgevouwen tinnen cupje valt in een verbrandingsoven waarna er vervolgens gassen vrij komen die geanalyseerd worden. Aan de hand van een aantal standaarden (Caseïne, Ace en Urea) die voor en na de monsters worden geanalyseerd, worden de hoeveelheden verhoudingen van de hoeveelheid koolstof en stikstof van het monster bepaald. De IRMS geeft geen uitslag of het materiaal marien of terrestrisch is maar met de juiste ecologische kennis (in dit geval tijdstip van ruien) van de desbetreffende soort kunnen de uitkomsten juist geïnterpreteerd worden, paragraaf 2.5.

2.6 Knaagdierenindex

Om de status van de conditie van adulte vogels te bepalen en om te kijken of adulte vogels zwaarder zijn wanneer er meer knaagdieren zijn, werd er gebruik gemaakt van de knaagdierenindex. Deze index wordt sinds 1995 bijgehouden door de Zweedse onderzoeker Birger Hörnfeldt, professor aan de Sveriges lantbruksuniversitet. Hörnfeldt e.a. inventariseren elk jaar, tweemaal de knaagdierenstand in de omgeving van Ammarnäs langs vaste transecten vanuit de vallei tot op de toendra. Alle knaagdieren worden gevangen door middel van een muizenklapval (Ecke, et al., 2001). Dit gebeurt in het voorjaar en in het najaar. De soorten die worden geïnventariseerd zijn berglemming, rosgrijze woelmuis, aardmuis, rosse woelmuis, boslemming en spitsmuis. Omdat kleinste jagers niet alleen lemmingen eten maar ook rosgrijze woelmuis en aardmuis, zijn deze drie soorten bij elkaar opgeteld aangezien deze soorten ook op de toendra voorkomen en dus als prooi kunnen dienen voor de kleinste jager. Op deze manier werden alle mogelijke knaagdieren van de kleinste jager die als prooi kunnen dienen meegenomen in de analyse. De andere soorten komen meer in de lagere bossen voor.

3. Resultaten

3.1 Isotopenanalyse

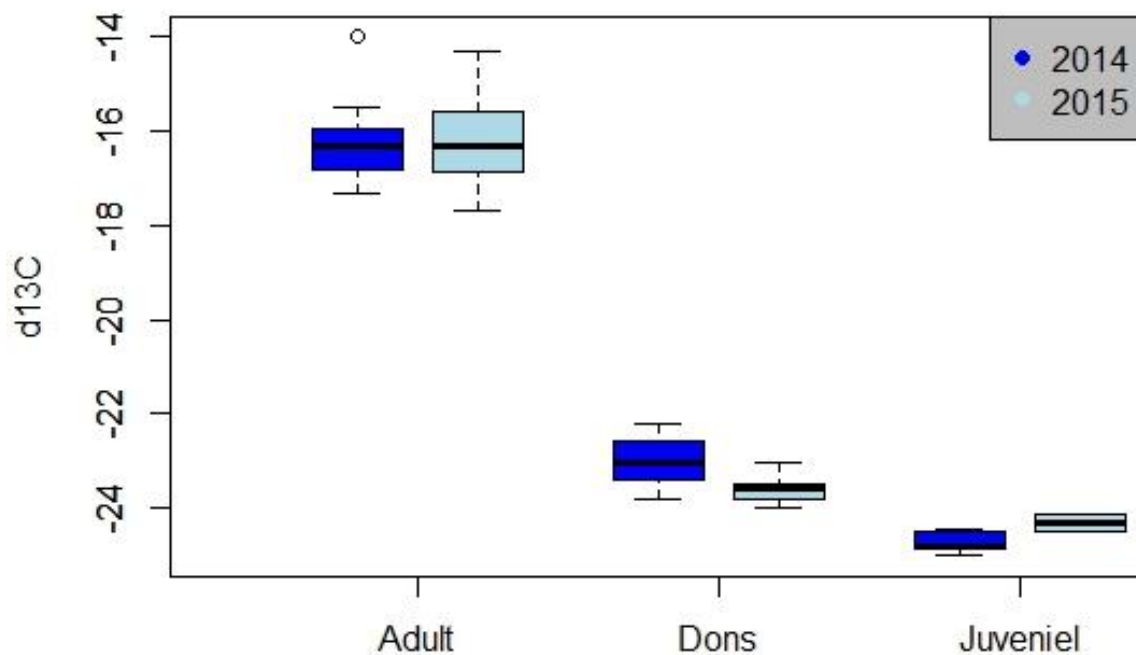
In totaal zijn er 69 veermonsters geanalyseerd. In Tabel 3 wordt de verdeling van het aantal dons, juveniele en adulte monsters weergegeven.

Wat de onderstaande samengestelde boxplot (figuur 4) laat zien is dat adulte veren een andere isotopensamenstelling hebben dan de juveniele veren. Door middel van een boxplot kan snel en gemakkelijk een overzicht gegeven worden van de verdeling binnen een groep/jaar en vergeleken worden met andere groepen/jaren. De isotoopwaarde van koolstof van de adulte veren ligt rond de $-16\delta^{13}\text{C}$ en dit kan gelijk gesteld worden aan een mariene isotopensamenstelling, zie paragraaf 2.5. De uitkomst van de meting van juveniele veren vormt een scherp contrast met die van de adulte veren. De juveniele veren hebben een terrestrische signatuur, de waarde hiervan zit rond de $-24\delta^{13}\text{C}$. Na het uitkomen van het ei wordt het jong gevoerd met prooien die op land zijn gevonden door de ouders, vooral lemmingen. Ook foerageert het jong zelf op insecten en flora (Andersson, 1976). Dit resulteert in een terrestrische isotopensamenstelling van de nog groeiende veren. De monsters van het dons komen uit rond de $-23\delta^{13}\text{C}$. De opbouw van de donsmonsters zit qua samenstelling dicht bij de juveniele veren dan bij de adulte veren, wat aangeeft dat de dons voor het merendeel uit terrestrische materiaal bestaat met een klein aandeel marien.

De isotoopwaarde is afhankelijk van wat de vogel heeft gegeten. De veren en dons worden gemaakt uit voedsel met een bepaalde C^{15} waarde die overal op Aarde verschilt. Een echte goede standaard verdeling is daarom niet te geven. Maar met de kennis van ruistrategie kan de uitkomst van de adulte veren als marien worden gezien. Ook kan zeker gesteld worden dat de waarden van juveniele veren terrestrisch is omdat het jong gevoerd wordt met lemmingen en ander landvoedsel.

Tabel 3 Totale steekproefgrootte

Juveniel	10
Adult	32
Dons	27



Figuur 4 Stabiele isotoopwaarde verenmonsters kleinste jagers

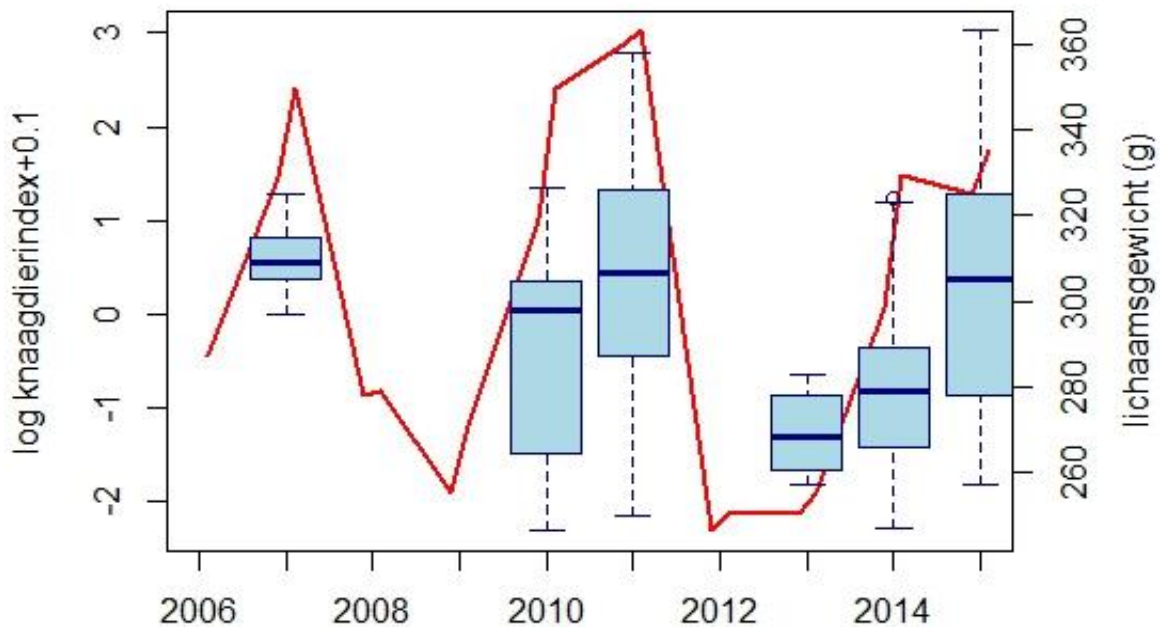
3.2 Lichaamsgewicht

Is het lichaamsgewicht van adulte vogels en daarmee de conditie, afhankelijk van het aantal lemming dat er in dat jaar voorradig is? Om deze vraag te beantwoorden is er eerst gekeken of het lichaamsgewicht verschilt per jaar. Dit is zeker het geval want in de jaren 2011, 2014 en 2015 zijn de gewichten beduidend hoger dan in de andere jaren met data.

In Figuur 5 wordt het lichaamsgewicht in de tweede helft van de broedperiode (d.w.z. > 15 juni) van alle gevangen adulte vogels per jaar weergegeven. De lichaamsgewichten zijn pas vanaf 15 juni meegenomen, omdat dan alle vogels op ongeveer de helft van de incubatieperiode zitten en dit het moment is waarop de meeste vogels zijn gevangen. Vogels konden niet eerder worden gevangen omdat het vaak nog te vroeg in het broedproces was. Te vroeg vangen kan verstoring van het nest opleveren met als gevolg dat het nest wordt verlaten. Figuur 5 laat zien dat er een correlatie is (0.63, $P < 0.10$) tussen het lichaamsgewicht en het aantal lemmingen, wat betekent hoe meer lemmingen des te hoger het lichaamsgewicht van de adulte kleinste jager blijft (Andersson, 1976). Er kan met 90% zekerheid gezegd worden dat er een correlatie is tussen het aantal lemmingen en het lichaamsgewicht van kleinste jagers. De P waarde is vrij hoog maar dit komt onder andere omdat er per jaar maar één gemiddeld gewicht is bij 6 zes jaar aan data

Tabel 4 Aantal genomen gewichten per jaar

2007	2010	2011	2013	2014	2015
6	7	42	4	17	30



Figuur 5 Lichaamsgewicht kleinste jager per jaar (boxplots) in correlatie met de logaritmische knaagdierenindex (rode lijn) van mannetje en vrouwtjes.

Het minimale gewicht van een adulte kleinste jager ligt rond de 250 gram en het maximale gewicht licht rond de 360 gram (alle vangsten bij elkaar, zie tabel 4).

In de twee onderzoeksjaren zijn er 106 metingen uitgevoerd van gewichten van adulte vogels. De spreiding in gewicht per jaar wordt onder andere veroorzaakt door het aantal gevangen vogels en het moment tijdens de incubatieperiode. Sommige vogels zijn vroeg in het seizoen gevangen en dit resulteert in een hoger lichaamsgewicht. Tabel 5 geeft weer van hoeveel gevangen vogels het gewicht is genomen per jaar.

Tabel 5 Overzicht van gewichten (gram) in de jaren 2014 en 2015

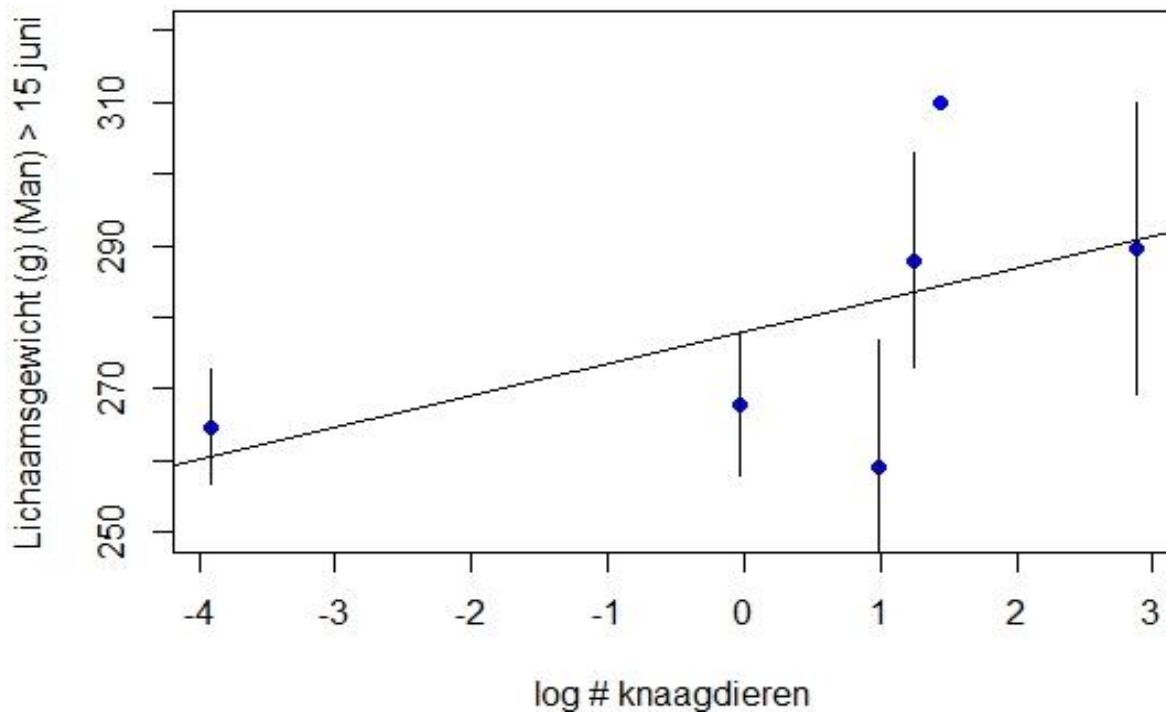
Jaar	2015	2014	2013	2011	2010	2007
Gem. gewicht	304	278	264	305	287	310
Min. gewicht	257	247	257	250	246,5	297
Max. gewicht	363	324	283	358	325,5	325

De correlatie is goed te zien in de jaren 2011-2015 en er is een link te leggen met de lemmingcycli. In de jaren 2008 en 2012 zijn er geen metingen gedaan van lichaamsgewicht met als oorzaak dat er geen legsels waren. Dit is te verklaren door het feit dat er na een lemmingpiek jaar een enorme ineensorting is binnen populaties van knaagdieren. In 2011 was de lemmingdichtheid uitzonderlijk hoog en dit is terug te zien in het aantal gevangen vogels in Tabel 4.

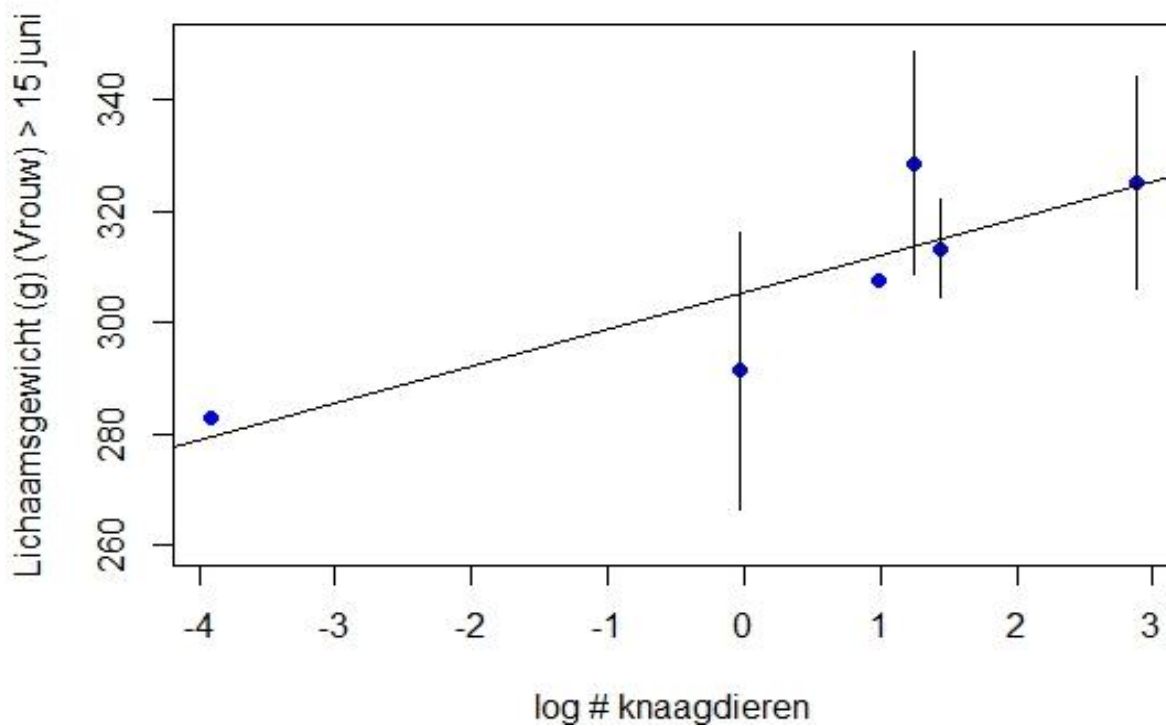
3.3 Aantal lemmingen

Een andere manier om de correlatie tussen knaagdieren en het lichaamsgewicht van kleinste jagers aan te geven laten de grafieken op de volgende pagina, Figuur 6 (mannetjes) en Figuur 7 (vrouwtjes) zien. De punten staan voor het gemiddelde lichaamsgewicht (Y-as) per onderzoeksjaar. Op de X-as wordt de logaritmische schaal weergegeven van het aantal lemmingen waarbij elke punt voor een jaar staat. De schaal loopt van -4 tot +3, waarbij -4 staat voor weinig tot geen lemmingen, en +3 voor een piekjaar in de lemmingdichtheid. Wanneer er weinig knaagdieren zijn, is het gewicht van de individuele kleinste jager laag, in tegenstelling tot wanneer er veel knaagdieren zijn. De twee punten waarbij geen spreiding wordt weergegeven zijn de jaren 2010 en 2013. In deze jaren zijn er slechts enkele vogels gevangen, waardoor er weinig tot geen uitspraken over deze jaren gedaan kunnen worden. Bij mannetjes kleinste jagers is dit verband minder sterk. Het hellingsgetal van deze lijn is 4.46 met een P-waarde van 0.27 en daarmee niet significant. Dit houdt in dat wanneer de knaagdierindex met 1% toeneemt het gemiddelde gewicht van mannetjes met 0.045 gram stijgt.

De punten liggen meer verspreid, echter is hetzelfde patroon te zien als bij vrouwtjes maar hier liggen de punten veel dichter bij de lijn. Het hellingsgetal van deze lijn is 6.64 waarbij de P-waarde 0.03 is en daarmee wel significant. Dit houdt in dat wanneer de knaagdierindex met 1% toeneemt het gemiddelde gewicht van vrouwtjes met 0.066 gram stijgt. Ondanks de lineaire lijn lijkt er een S-curve te zijn. Zowel bij mannetjes als bij vrouwtjes is er een drempelwaarde van rond de 1. Dit zou kunnen indiceren dat er een minimaal aantal lemmingen nodig is om over te gaan tot broeden.



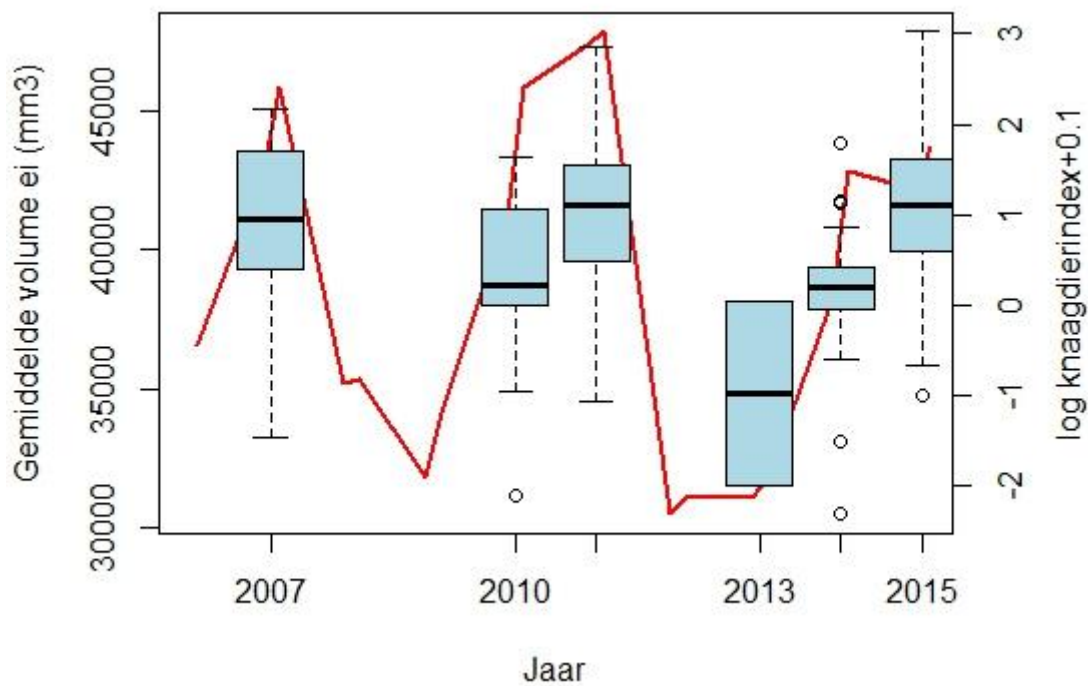
Grafiek 6 Gemiddelde lichaams gewichten (man) ten opzichte van de knaagdierdichtheid



Grafiek 7 Gemiddelde lichaams gewicht (vrouw) ten opzichte van de knaagdierdichtheid

3.4 Eigrootte

Wanneer er weinig voedsel beschikbaar is voor vogels, leggen ze een kleiner ei (Martin, 1987). Een ei produceren kost veel energie, en ook de condities, zoals bijvoorbeeld het weer moeten gunstig zijn. De eigen conditie moet zoveel mogelijk op peil gehouden worden om überhaupt te kunnen overleven. Het gevolg van het leggen van een klein ei is dat het jong ook kleiner is en dus minder sterk. De kans op overleving van het jong is dan een stuk kleiner (Galbraith, 1988). In Figuur 8 is te zien dat in jaren met weinig lemmingen en dus weinig broedsels de eieren kleiner waren in vergelijking met jaren met veel lemmingen. De correlatie is 0.67, P-waarde: 0.15 en daarmee niet significant. De losse punten zijn uitbijters.



Figuur 8 Gemiddelde eivolume per jaar ten opzichte van het aantal knaagdieren

4 Conclusie

De algemene conclusie van dit onderzoek is dat kleinste jagers voor het grootste gedeelte inkomenbroeders zijn in plaats van kapitaal broeders. Kleinste jagers gebruiken weinig energievoorraden die zijn opgedaan buiten het broedgebied tijdens de overwinteringsperiode. Ze gebruiken voor het merendeel energie uit het broedgebied (knaagdieren) om eieren te produceren en hun eigen energie op peil te houden. Ze gebruiken een deel mariene energie aangezien kleinste jagers met vergrootte geslachtsorganen in het broedgebied aankomen en zich op basis van deze energie klaarmaken voor het broeden. Deze conclusie kan worden getrokken op basis van de resultaten van het onderzoek naar de samenstelling van de drie verschillende soorten veren. Adulte veren hebben duidelijk een andere samenstelling dan dons- en juveniele veren. Juveniele veren en dons zitten qua samenstelling dicht bij elkaar wat indiceert dat het ei grotendeels van terrestrisch voedsel gemaakt wordt. Het lichaamsgewicht van zowel mannetjes als vrouwtjes neemt per dag af. Bij vrouwtjes is dit groter dan bij mannetjes wat waarschijnlijk te maken heeft met het feit dat het vrouwtje meer broedt dan het mannetje.

5 Discussie

Het aandeel terrestrische bestandsdelen in het dons verschilt echter wel in de onderzochte jaren 2014 en 2015. In 2014 was het aandeel marien groter ($-23.0 \delta^{13}\text{C}$) dan in 2015 ($-23.6 \delta^{13}\text{C}$). De knaagdierindex kan dit verschil verklaren: de dichtheid van knaagdieren was groter in 2015 dan in 2014. Kleinste jagers stoppen in een jaar met minder knaagdieren nog steeds dezelfde hoeveelheid marien voedsel in het ei blijkt uit het verschil in dons in 2014 en 2015, alleen het aandeel terrestrisch verschilt elk jaar. Een kleine onzekerheid hierin blijft wel aanwezig; er zijn slechts twee jaren onderzocht wat resulteert in een kleine steekproefgrootte. Om met meer zekerheid te kunnen vaststellen dat kleinste jagers zowel terrestrisch voedsel als marien voedsel nodig hebben voor de eiproduktie, en het verband tussen het aandeel terrestrisch voedsel en de lemmingdichtheden, is het aan te raden om de data uit de jaren 2007 en 2010 en 2011 mee te nemen in de analyse en meer data te verzamelen. In het najaar van 2016 is er de mogelijkheid om data uit de hiervoor genoemde jaren te analyseren.

Om te weten te komen of kleinste jagers knaagdieren nodig hebben voor de eigen conditie is er gekeken naar de gewichten na 15 juni per jaar. Hieruit komt naar voren dat in jaren met veel knaagdieren de adulte vogels hun conditie beter kunnen behouden dan in jaren wanneer er weinig knaagdieren zijn. De gewichten variëren behoorlijk tussen de jaren en de cyclus van de lemming sluit hier naadloos op aan. Wat al eerder bekend was, is dat er in jaren met weinig lemmingen er weinig tot niet gebroed wordt (Andersson, 1976). In een jaar met weinig lemmingen keren kleinste jagers na ongeveer een maand zelfs weer terug naar zee (Andersson, 1976). Echter is voedsel niet de enige limiterende factor. Behoud of verlies van lichaamsenergie en de ontwikkeling van geslachtsorganen zijn zeer bepalend voor de eileg die op hun beurt weer afhankelijk van voedsel. De ontwikkeling van de geslachtsorganen en het opvetten van het lichaam gebeurt op de tussenstop in de Noordelijke Atlantische Oceaan. Dit blijkt uit eerder gedaan onderzoek van vogels die op Spitzbergen broeden (Gilg, et al., 2013). Deze vogels nemen de zelfde route als de vogels uit Ammarnäs. Maar voor de eileg kan plaatsvinden, moet er ook een territorium vastgesteld worden en dit territorium moet ook sneeuwvrij zijn. In jaren met veel knaagdieren worden er meer broedende vogels waargenomen dan in jaren met weinig knaagdieren. Wanneer er meer knaagdieren zijn, zijn ook de eieren groter blijkt uit de data. Het aandeel terrestrisch voedsel wat in het ei getopt kan worden hangt samen met de knaagdierdichtheid van dat jaar. Dit resulteert in een klein of groot ei. Een groter ei kan garant staan

voor een sterker jong dan wanneer het ei klein is. De kans dat een jong succesvol groot wordt kan dan veel groter zijn (Williams, 1994).

Door te kijken naar de grootte van de eieren en het gewicht van de adulte vogels kan geconcludeerd worden dat kleinste jagers in ten minste twee opzichten afhankelijk zijn van het aantal knaagdieren die beschikbaar zijn op de toendra, namelijk produceren van eieren en behoud van conditie. De uitkomst is niet significant maar zou kunnen komen door een te kleine steekproef. Dit onderzoek naar de isotopensamenstelling van dons (en daarmee ei-materiaal) voor deze soort is uniek en daarom een mooie aanvulling op eerder gedaan onderzoek. Het laat zien dat knaagdieren van groot belang zijn voor een ecosysteem waarin veel soorten van elkaar afhankelijk zijn. Mocht de klimaatverandering doorzetten en de temperatuur doen stijgen dan is de kans groot dat het toendra ecosysteem sterk gaat veranderen; daar wordt immers de grootste temperatuurstijging verwacht. Als de lemmingcycli gaan afvlakken heeft dat grote gevolgen voor veel soorten waaronder de kleinste jager (Hörnfeldt, Hipkiss, & Eklund, 2005). In dit geval kunnen we wel zeggen dat er voor de kleinste jager een minimum aantal knaagdieren nodig is om over te gaan tot broeden. Hoeveel knaagdieren dit zijn is nog niet bekend maar uit de resultaten van dit onderzoek lijkt het als het bij een knaagdierenindex van 1 de drempel ligt. De kans bestaat ook dat het aantal misschien te laag wordt in de toekomst om een duurzame populatie van kleinste jagers in Zweden en daarbuiten in stand te houden.

Door de ecologie van kleinste jagers en andere zeevogels goed te bestuderen kunnen we er achter komen wat de verschillende soorten nodig hebben en ook hoe ze elkaar nodig hebben binnen het toendra-ecosysteem. Kennis van onder andere migratie, foerageergedrag en broedstrategie zijn essentieel om het voortbestaan van veel soorten te garanderen. Met de lemming (en andere knaagdieren) als motor van de toendra zijn er veel soorten die baat hebben bij dit kleine knaagdier. Zelfs buiten de toendra zijn soorten afhankelijk van de lemming. Steltlopers en ganzen die in Nederland en in de rest van Europa overwinteren, broeden in toendragebieden en zijn indirect afhankelijk van de lemming en zijn predatoren. Maar niet alleen in het broedgebied zijn er veel eisen voor een succesvolle populatie van kleinste jagers. In de overwinteringsgebieden in Benguelastroom en op de tussenstop in de Noord Atlantische Oceaan begint eigenlijk het broedseizoen al met het opvetten van het lichaam en de groei van de geslachtsorganen. Niet kunnen opvetten en je goed kunnen ontwikkelen voor het broedseizoen zijn voorbodes voor een slecht broedseizoen. Het hele plaatje moet compleet zijn zowel in het broedgebied als in de overwinteringsgebieden en alleen door middel van onderzoek op verschillende vlakken kan dit bewerkstelligd worden en kunnen er eventuele beschermingsplannen gemaakt worden. Alleen op die manier kan de kleinste jager voort blijven bestaan.

Dankwoord

Graag wil ik voor alle begeleiding die ik heb gekregen tijdens dit project mijn grote dank uiten naar Rob van Bemmelen. Dankzij de hulp van Rob zijn deze mooie resultaten tot stand gekomen en weten we nu weer iets meer over de kleinste jager en zijn broedstrategie.

Naast de begeleiding van Rob was er ook begeleiding vanuit Hogeschool van Hall Larenstein door Marius Christiaans. Rapportage technisch was de hulp van Marius erg welkom.

Verder wil ik voor alle overige hulp Hermien Dijk, Maarten, Marchje en Marlies Elderenbosch, en Matthijs Ruytenburg bedanken voor alle tips qua schrijfstijl.

Het was een grote uitdaging om dit onderzoek te doen maar het resultaat is erg bevredigend.

Michiel Elderenbosch
2016, Velp

6 Bibliografie

1. Administrative Board of Västerbotten. (sd). *Nature*. Opgehaald van Vindelfjallen.se: <http://www.vindelfjallen.se/english-vindelfjallen>
2. Andersson, M. (1976). Population Ecology of the Long-Tailed Skua (*Stercorarius longicaudus* Vieill.). *The Journal of Animal Ecology*, 537-559.
3. Calvert, S., & Price, N. (1971). Upwelling and nutrient regeneration in the Benguela Current, October, 1968. *Deep-Sea Research*, 505-523.
4. Croxall, J., Butchart, S., Lascelles, B., Stattersfield, A., Sullivan, B., Symes, A., & Taylor, P. (2012). Seabird conservation status, threats and priority actions a global assessment. *Bird Conservation International*, 1-34.
5. de Korte, J. (1985). Ecology of the Long-Tailed Skua, *Stercorarius Longicaudus* Vieillot 1812, at Scoresby Sund, East Greenland. Part ThreeC. *Beaufortia*, 93-127.
6. Ecke, F., Löfgren, O., Hörnfeldt, B., Eklund, U., Ericsson, P., & Sörlin, D. (2001). Abundance and Diversity of Small Mammals in Relation to Structural Habitat Factors. *Ecological Bulletins*, 165-171.
7. Elmhagen, B., Tannerfeldt, M., Verucci, P., & Angerbjörn, A. (2000). The arctic fox (*Alopex lagopus*): an opportunistic specialist. *Journal of Zoology*, 139-149.
8. Eskelinen, A., & Virtanen, R. (2005). Local and regional processes in low-productive mountain plant communities: the roles of seed and microsite limitation in relation to grazing. *Oikos*, 360–368.
9. Forero, M., & Hobson, K. (2002). Using stable isotopes of nitrogen and carbon to study seabird ecology: applications in the Mediterranean seabird community. *Scientia Marina*, 23-32.
10. Galbraith, H. (1988). Effects of egg size and composition on the size, quality and survival of lapwing *Vanellus vanellus* chicks. *Journal of Zoology*, 383–398.
11. Gilg, O., Moe, B., Hanssen, S., Schmidt, N., Sittler, B., Hansen, J., . . . Bollache, L. (2013). Trans-Equatorial Migration Routes, Staging Sites and Wintering Areas of a High-Arctic Avian Predator: The Long-tailed Skua (*Stercorarius longicaudus*). *PLoS ONE*.
12. Gilg, O., Sittler, B., & Hanski, I. (2009). Climate change and cyclic predator–prey population dynamics in the high Arctic. *Global Change Biology*, 2634–2652.
13. Hörnfeldt, B., Hipkiss, T., & Eklund, U. (2005). Fading out of Vole and Predator Cycles? *Biological Sciences*, 2045-2049.
14. Ims, R., & Fuglei, E. (2005, April). Trophic Interaction Cycles in Tundra Ecosystems and the Impact of Climate Change. *BioScience*, pp. 311-322.
15. Martin, T. (1987). Food as a Limit on Breeding Birds: A Life-History Perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 453-487.
16. Mizutani, H., Fukuda, M., Kabaya, Y., & Wada, E. (1990). Carbon Isotope Ratio of Feathers Reveals Feeding Behavior of Cormorants. *The Auk*, 400-403.

17. Narushin, V. (2005). Egg Geometry Calculation Using the Measurements of Length and Breadth. *Poultry Science*, 482–484.
18. Olsen, K. M., & Larsson, H. (1997). *Skuas and Jaegers*. London: Pica Press.
19. Ouwehand, J. (2012, februari 21). Protocol inwegen veermonsters. Groningen.
20. Sittler, B., Aebischer, A., & Gilg, O. (2010). Post-breeding migration of four Long-tailed Skuas from North and East Greenland to West Africa. *Journal of Ornithology*, 375-381.
21. *Stable Isotope Basics*. (2016, juli 13). Opgehaald van University of Wyoming: <http://www.uwyo.edu/sif/stable-isotopes/what-are-stable-isotopes.html>
22. van Bemmelen, R. (2016). (M. Elderenbosch, Interviewer)
23. van Paasen, A., Veldman, D., & Beintema, A. (1984). A simple device for determination of incubation stages in eggs. *Wildfowl*, 173-178.
24. Virtanen, R., Henttonen, H., & Laine, K. (1997). Lemming Grazing and Structure of a Snowbed Plant Community: A Long-Term Experiment at Kilpisjärvi, Finnish Lapland. *Oikos*, 155-166.
25. Williams, T. D. (1994). Intraspecific Variation In Egg Size And Egg Composition In Birds: Effects On Offspring Fittness. *Biological Reviews*, 35–59.
26. WolframAlpha. (2016). *N-15*. Opgehaald van WolframAlpha: <http://www.wolframalpha.com/input/?i=N-15>