

Rechten voorbehouden

Van interne verslagen zijn nadruk of aanhalingen
slechts toegestaan met uitdrukkelijke toestemming
van het NIOZ.

Energiebalans van de zeekoet (Uria aalge)

door

J.W.M. Kuijpers

Intern verslag

over

werkzaamheden verricht als doctorale studie

in het tijdvak van oktober tot april 1975

aan

het NIOZ te Texel

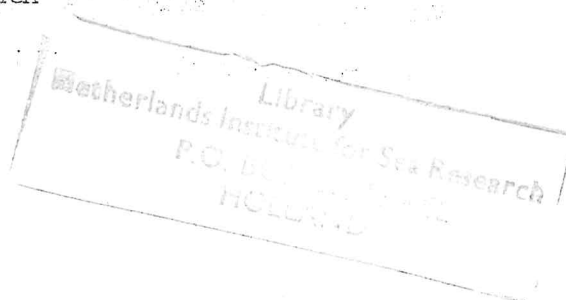
voor

Dr C.W. Stortenbeker

Rijksuniversiteit Utrecht

onder supervisie van

C. Swennen



NEDERLANDS INSTITUUT VOOR ONDERZOEK DER ZEE

PUBLICATIES EN VERSLAGEN:

nummer 1975 - 18

Energiebalans van de zeekoet (Uria aalge)

door

J.W.M. Kuijpers

Intern verslag

Inhoud:

I. Summary & Samenvatting	3
II. Inleiding	4
III. Materiaal en methoden	5
3.1. Meting van het rustmetabolisme	5
3.2. Metabolisme in de buitenkooi	6
3.3. De activiteit van de vogels in de buitenkooi	6
3.4. Bepalingen van calorische waarden	7
3.4.1. Vis	7
3.4.2. Uitwerpselen	7
IV. Resultaten	8
4.1. Voedsel	8
4.1.1. Calorische waarde van de vis	8
4.1.2. Voedselopname	8
4.1.2.1. Voedselopname tijdens de RM-bepalingen	8
4.1.2.2. Voedselopname in de buitenkooien	9
4.2. Excretie	9
4.2.1. Calorische waarde van de uitwerpselen	9
4.3. Relatie tussen netto voedselopname en lichaamsgewicht	10
4.3.1. Relatie tussen de hoeveelheid as in voedsel en uitwerpselen	10
V. Discussie	11
5.1. Metabolisme en enkele factoren die hierop van invloed zijn	11
5.1.1. Temperatuur	11
5.2. De verhouding tussen basaalmetabolisme, metabolisme in kleine kooien en metabolisme in het veld	13
5.2.1. De relatie tussen energieverbruik en activiteit	14

5.3. Vergelijking van de voedselopname met enkele andere visetende vogelsoorten	15
5.4. Gewichtsverandering en vethuishouding	16
5.5. Voedsel van zeekoeten in de natuur	18
VI. Literatuur	19
Tabellen	

I SUMMARY

Metabolism at rest in Guillemots (*Uria aalge*) has been determined by subtracting the energy excreted in the faeces from the energy taken up with the food. During this experiment the birds were kept resting - as far as possible - at a temperature of ca. 19°C. This metabolism at rest is abt. 150 Cal/day for a guillemot of abt. 700 gr., which works out at ± 180 Cal/day for a bird of 925 g. This is 2.5 x the theoretical standard metabolism.

At temperatures over 5°C metabolism is probably not correlated with temperature. The fat contents in the faeces strongly depend on those in the consumed fish. Digestion efficiency is over 80%. During starvation a daily loss of 2.5-3% of the body weight is experienced from the second day onwards.

The net energy consumption of the birds in the outercage, where they can dive, fly etc. is ca. 260 Cal/day for an average weight of 925 g. This is partly explained by the greater activity. Estimated energy costs for various activities are given. In nature the gross energy consumption is estimated at 350-400 Cal/day. This corresponds to 175-275 g. of fish.

SAMENVATTING

Het rustmetabolisme van zeekoeten (*Uria aalge*) is bepaald door de in de uitwerpselen uitgescheiden energie af te trekken van de met het voedsel opgenomen energie. De vogels verkeerden hierbij zoveel mogelijk in rust bij een temperatuur van $\pm 19^{\circ}\text{C}$. Het rustmetabolisme is voor een zeekoet van ± 700 gram 150 Cal/dag. Omgerekend voor een vogel van 925 gram is dit ± 180 Cal/dag. Dit 2.5 x het theoretische standaardmetabolisme.

Het metabolisme is bij temperaturen boven 5°C waarschijnlijk niet gecorreleerd met de temperatuur. Het vetgehalte van de uitwerpselen is sterk afhankelijk van het vetgehalte van de geconsumeerde vis. De verteerings-efficiency is ruim 80%. Bij hongeren treedt vanaf de tweede dag een dagelijks gewichtsverlies op van 2.5-3.0% van het lichaamsgewicht.

Het netto energieverbruik van de vogels in de buitenkooi waar duiken, vliegen etc. mogelijk is, is ± 260 Cal/dag (gem. gewicht 925 gram). Dit wordt ten dele verklaard door de grotere activiteit. De geschatte energetische kosten voor de verschillende activiteiten worden gegeven. Geschat wordt dat in de natuur het bruto energieverbruik 350-400 Cal/dag bedraagt. Dit komt overeen met 175-275 gram vis.

II INLEIDING

In het kader van de werkgroep "Produktie en voedselketenonderzoek" wordt op het NIOZ te Texel onderzoek verricht aan voedselconsumptie van zeevogels. In de Waddenzee wordt ongeveer 10% van de totale vogelconsumptie gevormd door vissen. In de Noordzee en op de Oceaan ligt dit percentage veel hoger (SWENNEN, 1975).

De zeekoet (*Uria aalge*) is een van de talrijkste visetende vogels van de noordelijke zeeën. Over zijn voedselopname en energiebehoefte is echter weinig bekend, dit is vrijwel beperkt tot kwalitatieve gegevens uit de broedtijd (BELOPOL'SKII, 1957; KARTASCHEW, 1960; PEARSON, 1968). Dit houdt enerzijds verband met het feit dat het vrijwel onmogelijk is betrouwbare gegevens te verzamelen van de op volle zee levende vogels, anderzijds met het feit dat het tot voor kort niet gelukt was alkachtigen voor langere tijd in gevangenschap in goede conditie te houden, waardoor deze dieren ook niet toegankelijk waren voor experimenteel onderzoek. Dankzij het in 1972 op het NIOZ gestarte Zeevogelproject (SWENNEN, 1973), is men hier thans in staat zeevogels te houden en er zelfs mee te kweken (SWENNEN, 1975).

In dit verslag wordt getracht te komen tot een schatting van de energiebehoefte en daarmee van de hoeveelheid vis die in het wild levende zeekoeten buiten de broedtijd nodig hebben. Hierover zijn op drie niveaus gegevens verzameld:

1. het basaalmetabolisme (BM), dit is het metabolisme van nuchtere, volledig in rust verkerende en zich in een thermoneutrale omgeving bevindende dieren. Op grond van metingen aan een groot aantal vogelsoorten zijn regressielijnen opgesteld die het verband weergeven tussen BM en lichaamsgewicht (ASCHOFF & POHL, 1970; LASIEWSKI & DAWSON, 1967). Bij het onderzoek is van de op grond van deze formules verkregen theoretische waarden uitgegaan.
2. Het metabolisme van zoveel mogelijk in rust verkerende vogels. Het energieverbruik is experimenteel bepaald door de energie van de uitwerpselen af te trekken van de energie van het opgenomen voedsel. Indien lichaamsgewicht en lichaamssamenstelling constant zijn, geeft deze waarde het rustmetabolisme (RM) aan.
3. Het metabolisme van de zeekoeten in de buitenkooien van het NIOZ. Hiervoor is gebruik gemaakt van de gegevens over de voedselopname

van deze vogels en is er vanuit gegaan dat de verteringsefficiëncy (opgenomen energie - uitgescheiden energie gedeeld door opgenomen energie) gelijk is aan de waarde die bij de in rust verkerende vogels is gevonden.

Voor de activiteiten in de buitenkooi, waar duiken, vliegen, sociaal contact etc. mogelijk is, zijn protokollen gemaakt en getracht wordt een verband te leggen tussen activiteit (arbeid) en metabolisme.

Door de drie gevonden waarden te extrapoleren kan een schatting worden gemaakt van de energiebehoefte van vrij levende vogels. De bij dit onderzoek verkregen resultaten worden vergeleken met andere onderzoekingen op het gebied van de energie-huishouding van vogels.

Voor een goed overzicht van de verschillende methodes, met hun voor- en nadelen, die worden gebruikt bij metabolisme-bepalingen van vogels wordt verwezen naar GESSAMAN (1973).

III MATERIAAL EN METHODEN

3.1 Meting van het rustmetabolisme

Voor de bepaling van het rustmetabolisme werden telkens twee vogels tegelijkertijd gebruikt, de eerste een gerevalideerd olieslachtoffer dat sinds november 1973 in een zeevogelkooi van het NIOZ verblijft, de tweede een vogel die in december 1974 op Texel met een lichte oliebesmetting werd gevonden. Beide waren adulte vogels, maar zowel geslacht als leeftijd zijn onbekend.

Tijdens de RM-metingen werden de vogels gehouden in hokjes van 46 x 29 x 43 cm, waar ze steeds 16-20 uur voor de aanvang van een serie metingen in werden gedaan om te acclimatiseren. De bodem van de hokjes bestond uit gaas zodat de mest verzameld kon worden in een mestlade, waarin een stuk aluminiumfolie was aangebracht. Aan de zijkant van de hokjes bevond zich een voerbakje waarin gedurende de periode dat het licht aan was steeds één tot op 0.01 g. nauwkeurig gewogen visje aanwezig was. Gevoerd werden sprat (Sprattus sprattus) en kevers (Gadus esmarki) beiden met een versgewicht van 15 tot 30 gram. Tijdens één serie metingen werd steeds één soort vis gevoerd. De metingen duurden 1 tot 6 maal 24 uur.

De omgevingstemperatuur varieerde tussen de 18° en 23°C. Boven de

hokjes hing een TL-lamp welke d.m.v. een tijdklok werd ingeschakeld tussen 08.00 en 18.00 uur. Iedere morgen werden de vogels voor ze vis kregen gewogen tot op 5 gram nauwkeurig. Ook werden iedere morgen de uitwerpselen verzameld. De opgenomen energie werd berekend door per periode van 24 uur de calorische waarde van de uitwerpselen af te trekken van de calorische waarde van de opgegeten vis.

3.2 Metabolisme in de buitenkooi

In tegenstelling tot de procedure bij de bepaling van het rustmetabolisme was het hier uiteraard niet mogelijk het metabolisme van één vogel te meten. De enige meetbare factor is de totale voedselopname per 24 uur van een groep (20 vogels). Omdat om praktische redenen in de buitenkooi geen uitwerpselen konden worden verzameld, is de verteerings-efficiency van de vogels in rust als norm genomen voor de vogels in de buitenkooi. Zo kon uit de bruto-opname toch een netto-waarde berekend worden. Van de vogels in de buitenkooi werd eens per maand het gewicht bepaald. De voorkomende gewichtsveranderingen zijn zo gering dat hun invloed op het metabolisme verwaarloosbaar is. Op de invloed van activiteit en temperatuur wordt nog nader ingegaan. De vogels kregen vis in overvloed. De voedselopname werd bepaald door het gewicht van de niet opgegeten vis, na correctie voor de wateropname, af te trekken van het gewicht van de gegeven vis.

3.3 De activiteit van de vogels in de buitenkooi

Naast het bepalen van de voedselopname is geprobeerd te komen tot een kwantificering van de activiteit (= verrichte arbeid) van de zeekoeten die verblijven in de buitenkooien van het NIOZ. Het bassin van deze kooien is 10 x 10 m. met een waterdiepte van 1 meter. De bovenbouw die ruim $2\frac{1}{2}$ m. hoog is, is van gaas. Voor een uitgebreidere beschrijving wordt verwezen naar SWENNEN (1973). In twee van deze kooien bevinden zich elk 20 zeekoeten. De vogels worden meestal gevoerd met ontdooide diepgevroren vis (*Sprattus sprattus*, *Gadus esmarki*) die ze van de bodem opduiken.

Om een inzicht te krijgen in de activiteit van de vogels in de buitenkooi is in november, december en januari een aantal dagen het gedrag van de vogels vanuit een schuilhut geprotocolleerd. Hiertoe werd het gedrag verdeeld in een zestal categoriën en werd met behulp van een stopwatch per half uur genoteerd hoeveel tijd door één

gemerkte vogel aan ieder van deze categoriën besteed werd. Deze categoriën zijn: 1. slapen, 2. langzaam zwemmen, 3. snel zwemmen, 4. poetsgedrag, a. alleen met snavel of poot, b. d.m.v. het schudden van veren en vleugels, 5. duiken, 6. vliegen. De waarnemingen zijn gespreid tussen één uur voor zonsopgang en één uur na zonsondergang. Enkele keren is ook 's nachts waargenomen.

3.4 Bepaling van de calorische waarde

3.4.1 Vis

Van de partij vis, die voor de voerproeven werd gebruikt, en die bij -20° werd bewaard, werd van zes vissen de calorische waarde bepaald. Na het ontdooien werd de vis oppervlakkig met een filtreerpapiertje gedroogd en gewogen tot op 0.01 g. nauwkeurig. Hierna werd de vis op een gewogen stukje aluminiumfolie (om het verloren gaan van tijdens het drogen uit de vis lopend vet te voorkomen) drie dagen gedroogd bij 60°C en werd het drooggewicht bepaald tot op 10^{-5} g. Vervolgens werd het vet geëxtraheerd met pentaan in een Soxhlet apparaat en ingedampt. Het vet werd dan nog 24 uur gedroogd bij 60°C om eventuele achtergebleven pentaanresten te verwijderen en vervolgens gewogen tot op 10^{-5} g. Tot slot werd de verbrandingswarmte bepaald in een micro-bom calorimeter. Voor een beschrijving hiervan wordt verwezen naar PHILLIPSON (1964). Van de vetvrije rest werd het asgewicht bepaald na verbranding bij 600°C . Voor de bepaling van de calorische waarde werd de vetvrije rest eerst gemalen in een kogelmolen. Hiervan werden dan pilletjes geperst met een gewicht van 10-30 mg. die werden verbrand in de calorimeter.

3.4.2 Uitwerpselen

De op het aluminiumfolie verzamelde uitwerpselen werden 1 tot 2 dagen gedroogd bij 60°C waarna het drooggewicht bepaald werd tot op 10^{-4} g. Vervolgens werd het vet geëxtraheerd, ingedampt en gedroogd, als bij de vis. Van het vet werd de calorische waarde bepaald, van de vetvrije rest de calorische waarde en het asgehalte, beide door middel van steekproeven.

IV RESULTATEN

4.1 Voedsel

4.1.1 Calorische waarde van de vis

De resultaten van de visanalyse worden gegeven in tabel I en II. Hieruit blijkt dat er tussen beide vissoorten wel enige verschillen zijn. Van Gadus is met name het drooggewicht en het vetgehalte hoger. Dit resulteert erin dat de calorische waarde van Gadus per gram vers gewicht ± 0.35 Cal hoger is dan van Sprattus. De calorische waarde van Sprattus-vet is iets hoger dan van Gadus-vet. De calorische waarde van de vetvrije rest is nauwelijks verschillend.

4.1.2 Voedselopname

4.1.2.1 Voedselopname tijdens de RM-bepalingen.

Bij de voedselopname was er een groot verschil tussen de beide proefdieren. Vogel A weigerde in eerste instantie volledig te eten en nam tijdens de proeven dan ook sterk in gewicht af, wel werd waargenomen dat deze vogel af en toe kleine hoeveelheden water dronk. Bij de latere proeven at deze vogel wel, maar de hoeveelheid bleef ver onder de dagelijkse behoefte, wat tot uitdrukking komt in het doorgaande gewichtsverlies. Deze vogel vertoonde van 26-2 tot 26-3 rui van kopveren. Vogel B at van het begin af aan goed en vertoonde tijdens de proeven dan ook een constant gewicht of een gewichtstoename.

Omdat vogel A alleen tijdens de latere series vis at, en dan nog slechts 1 of 2 visjes per dag met uitzondering van 7-4 (zie tabel III) zal hier niet nader op de voedselopname van deze vogel worden ingegaan. Het merkwaardige feit dat op twee dagen (9-3 en 7-4), ondanks een relatief geringe voedselopname toch geen gewichtsdaaling resp. een geringe gewichtstoename optrad komt later nog ter sprake.

In tabel IV wordt de dagelijkse voedselopname van vogel B zowel in grammen vis als in Cal weergegeven. De voedselopname van vogel B lag steeds tussen de 87.00 en 154.00 gram vis per dag. Tijdens de eerste series proeven was de gemiddelde voedselopname bijna 130 gram per dag oftewel 220 Cal. Dit ging echter steeds gepaard met een gewichtstoename van enkele tientallen grammen. Tijdens de serie metingen van 5-3 tot 10-3 was de voedselopname belangrijk minder, gemiddeld bijna 110 gram oftewel 185 Cal. Het gewicht

was vrijwel constant. Toen vanaf 25-3 Gadus werd gevoerd verschilde de voedselopname in grammen niet veel van die van sprout, van 2-4 tot 6-4 bijna 115 gram. In Cal uitgedrukt was deze hoger, 235 Cal per dag. Ook dit ging echter gepaard met een gewichtstoename. Op 7-4 werd naast de vis 15.91 gram levertraan gevoerd. Dit resulteerde in een opname van 336 Cal, wat echter slechts een geringe gewichtstoename tot gevolg had.

4.1.2.2 Voedselopname in de buitenkooien.

In tabel VI wordt de gemiddelde voedselopname van één zeekoet, berekend uit de voedselopname van een groep van twintig vogels, gegeven gedurende de maanden december, januari en februari. Per maand is op 10 tot 15 dagen de voedselopname bepaald. Hoewel in beide kooien de vogels gedurende deze periode in gewicht afnamen is deze gewichtsafname zo gering dat ze over perioden van 24 uur geen rol speelt.

Er is duidelijke afhankelijkheid van de soort vis. Als Sprattus gevoerd wordt is de netto-voedselopname bijna steeds 15-20% hoger dan wanneer Gadus gevoerd wordt. Toch werd bij de laboratoriumproeven geen groot verschil in verteringsefficiëncy gevonden.

Voor Gadus is de gemiddelde netto-opname 244 Cal/dag, voor Sprattus 279 Cal/dag. Opvallend is dat de voedselopname in kooi 2 vrijwel altijd lager is dan in kooi 1, ondanks het gemiddeld hogere gewicht van de vogels in kooi 2.

4.2 Excretie

4.2.1 Calorische waarde voor de uitwerpselen

De calorische waarde voor de uitwerpselen was redelijk constant voor vogel B, de waarden voor vogel A lagen hoger en schommelden meer. Dit bleek samen te hangen met het asgehalte van de faeces. Tabel V geeft de calorische waarden van de uitwerpselen dan ook per gram asvrij drooggewicht. De asgehalten schommelden bij vogel A tussen de 9.6% en 12-4% (niet-etend) en 23.7% (7-4), bij vogel B tussen de 22.5% en 23.5%. De calorische waarden van het vet uit de faeces waren vrij constant (zie tabel V). Opvallend is dat de calorische waarden van het vet uit de faeces wanneer Gadus gegeten is lager liggen dan die van het visvet (vgl. tabel II), terwijl dit bij sprout niet gevonden wordt.

Het was ten gevolge van de optredende verdamping niet mogelijk het

natgewicht van de uitwerpselen nauwkeurig te bepalen, in tabel III en IV is slechts het drooggewicht weergegeven. Bij vogel A was tijdens de eerste waarnemingsseries het gewicht van de uitwerpselen ongeveer 2 gram, de calorische waarde ruim 5.5 Cal. Na 26.2 steeg het gewicht van de uitwerpselen van deze niet-etende vogel tot 2.8 gram (8 Cal) waarschijnlijk als gevolg van de rui. Tijdens de latere series is het gewicht van de uitwerpselen min of meer evenredig met de hoeveelheid geconsumeerde vis. Het vetgehalte van de faeces is bij voeding met *Gadus* hoger dan bij *Sprattus*. Het drooggewicht van de faeces van vogel B lag steeds tussen de 10 en 15 gram. Bij voeding met *Gadus* lag het vetgehalte in de faeces veel hoger dan bij *Sprattus* gemiddeld resp. 16.5% en 2.5%.

4.3 Relatie tussen netto-voedselopname en lichaamsgewicht

Uit het gewichtsverloop van vogel A blijkt dat bij een niet-etende vogel de gewichtsafname de eerste dag het grootst is en na de tweede dag min of meer constant blijft. Dit is in overeenstemming met wat door SPAANS (1970) bij zilvermeeuwen is gevonden. De gewichtsafname op de eerste dag varieert van 60 tot 75 gram. Bij hongeren is de dagelijkse gewichtsafname na de tweede dag 20-25 gram (2.5%-3.0% van het lichaamsgewicht). Een gedeelte hiervan wordt via de uitwerpselen uitgescheiden of verdampt als water, de rest zijn reserves die verbrand worden. Bij vogel B blijkt dat een netto-opname van 150 Cal per dag (waarnemingsserie 5-3 tot 10-3) voldoende is om het lichaamsgewicht constant te houden. Bij een hogere netto-opname (21 waarnemingsdagen) trad op 14 dagen een gewichtstoename op, op 7 dagen bleef het gewicht constant. Op 4 dagen werd minder dan 150 Cal netto opgenomen, op drie dagen nam het gewicht af, op 1 bleef het gelijk. Omgerekend voor vogels met een gewicht van 925 gram, het gemiddelde gewicht van de vogels in de buitenkooi, is het rustmetabolisme 180-185 Cal/dag. Deze waarde is ongeveer 2.5 x het theoretische standaardmetabolisme. Dit is hoog in vergelijking met andere onderzoeken (zie 4.2). Het zou daarom aanbeveling verdienen het werkelijke standaardmetabolisme van de zeekoet te bepalen. De verteringsefficiency was bij sprot $83.4 \pm 0.4\%$, bij kevers $80.7 \pm 0.5\%$, berekend op basis van opgenomen en uitgescheiden calorieën.

4.3.1 Relatie tussen de hoeveelheid as in voedsel en uitwerpselen

Het as-percentage in de uitwerpselen blijkt toe te nemen van

$\pm 10\%$ (0.2-0.3 g.) wanneer niet wordt gegeten tot rond de 30% bij een voedselopname van 130 g. versgewicht. Helaas is het aantal as-percentagebepalingen op dagen met een voedselopname van meer dan 110 g. gering. Indien deze waarden echter worden geëxtrapoleerd blijkt de hoeveelheid as in de faeces vrijwel steeds tot op 0.3 g. nauwkeurig gelijk te zijn aan het asgewicht van de gegeten vis, waarbij de hoeveelheid as in de faeces dan meestal de laagste is. Indien deze vergelijking gemaakt wordt voor die dagen waarop het asgewicht in de faeces bepaald is blijkt op 9 van de 11 dagen het asgewicht in de faeces tot op 0.1 g. gelijk te zijn aan het asgewicht van de opgenomen vis.

V DISCUSSIE

5.1 Metabolisme en enkele factoren die hierop van invloed zijn

Als dieren zich in een thermoneutrale omgeving bevinden, d.w.z. als geen extra energie nodig is om de lichaamstemperatuur op peil te houden, als ze voorts geen uitwendige arbeid verrichten en hun spijsverteringskanaal leeg is, dan is hun metabolisme minimaal, dit wordt het basaalmetabolisme (BM) genoemd. Er bestaat een exponentieel verband tussen het basaalmetabolisme en het lichaamsgewicht:

$BM = aG^b$ waarin G het lichaamsgewicht is en a en b empirische constanten. Door verschillende auteurs is gevonden dat a en b voor zangvogels en niet-zangvogels verschillende waarden hebben.

LASIEWSKI en DAWSON (1967) vermelden als waarden voor a en b voor niet-zangvogels resp. 78.3 en 0.723 als G in kg. is. ASCHOFF en POHL (1970) vonden een verschil in basaalmetabolisme waarden tussen de actieve en de niet-actieve periode van vogels (dag-nacht). De zuurstof-opname tijdens de actieve periode was $\pm 25\%$ hoger dan tijdens de niet-actieve periode.

Factoren die op het basaal metabolisme van invloed zijn, zijn temperatuur, fysiologische toestand (rui, voortplanting), leeftijd en geslacht. Op de laatste twee factoren zal niet nader worden ingegaan.

5.1.1 Temperatuur

Omdat zeekoeten warmbloedige dieren zijn, is het voor het functioneren van hun lichaamsprocessen van belang dat hun lichaamstemperatuur op een zo constant mogelijk (hoog) niveau blijft. Omdat hun

lichaamstemperatuur ($\pm 40^{\circ}\text{C}$) over het algemeen, zeker voor een zo noordelijke soort als de zeekoet, hoger zal zijn dan hun omgevingstemperatuur zullen ze warmte aan hun omgeving verliezen.

Omdat lichaamstemperatuur en basaalmetabolisme niet adaptief zijn (SCHOLANDER e.a., 1950; IRVING, 1972) zijn er twee mogelijkheden om de lichaamstemperatuur op peil te houden:

1. beperking van het warmteverlies door een betere isolatie, wat b.v. mogelijk is door bepaalde gedragingen
2. produktie van meer warmte door een actieve verhoging van het metabolisme.

Vogels beschikken in de vorm van hun verenkleed over een goede isolatie. Het is echter uitermate moeilijk rechtstreeks metingen te doen over de isolerende werking van veren omdat deze sterk afhankelijk is van de rangschikking. Bovendien is het verenkleed op verschillende plaatsen niet even dik. De isolatie van grotere vogels is over het algemeen beter dan die van kleinere als gevolg van een gunstiger oppervlaktevolume verhouding en een dikker verenkleed (VEGHTTE en HERREID, 1965). De isolatie van arctische vogels (waartoe de zeekoet gerekend kan worden) is beter dan die van tropische (SCHOLANDER e.a., 1950). HERREID en KESSEL (1967) geven een formule voor het warmteverlies van vogels, $\log C = 0.662 - 0.536 \log W$. C is warmteverlies in $\text{cal/g}^{-1}\text{hr}^{-1}\text{C}^{-1}$, W is het gewicht in grammen. Op grond van deze formule zou een vogel met het gewicht van een zeekoet per $^{\circ}\text{C}$ temperatuurverschil ongeveer 2.4 Cal per 24 uur warmte aan zijn omgeving afstaan. Plaatsen waar het verenkleed dun is of ontbreekt kunnen aanleiding geven tot warmteverlies b.v. oogstreek, snavel en poten. Door bepaalde gedragingen (kop onder de veren) is dit te verminderen. Het is bekend dat vasculaire warmteuitwisselings-systemen, die o.a. bij meeuwen in de poten voorkomen (IRVING, 1972) ook bij zeekoeten voorkomen (LAGENDIJK, in voorbereiding).

Naast de warmteproduktie van het basaalmetabolisme komt bij de vertering van voedsel een gedeelte van de chemische energie als warmte vrij: specifiek dynamische actie (SDA). Dit verschilt naar gelang de samenstelling van het dieet (eiwit, vet of koolhydraat) maar is in de praktijk $\pm 20\%$ van de beschikbare energie (HARDY, 1972). WEST (1965) vond bij een aantal kleinere vogelsoorten dat extra warmteproduktie alleen door rillen (spierarbeid) verkregen kon worden.

Op grond van de hierboven vermelde formule van HERREID en KESSEL (1967) zou een vogel met een gewicht van 925 gram bij een omgevingstemperatuur van 5°C per dag 80-85 Cal aan warmte aan zijn omgeving verliezen. De t.g.v. de SDA vrijkomende warmte bedraagt 60-65 Cal bij een opname van 300-325 Cal. Ook bij het verrichten van arbeid komt nog warmte vrij. Hierbij moet bedacht worden dat de isolerende werking van het verenkleed van de zeekoet, een arctische vogel, relatief bijzonder goed is. Bij een aantal vergelijkbare soorten treedt pas beneden 0°C een verhoging van het metabolisme op, b.v. arctische meeuwen (IRVING, 1972), een aantal grotere arctische vogelsoorten (SCHOLANDER e.a., 1950), sneeuwhoenders (WEST, 1968) en peruviaanse pinguins (DRENT en STONEHOUSE, 1971). Op grond hiervan lijkt de conclusie gewettigd dat de temperatuur bij de metingen van het rustmetabolisme ($t = \pm 20^{\circ}\text{C}$) geen rol zal hebben gespeeld. Het is niet zeker in hoeverre bij de vogels in de buitenkooi ($t = \pm 5^{\circ}\text{C}$) een hoger energieverbruik t.g.v. thermoregulatie voorkomt. Als dit zo is dan zijn de totale kosten van thermoregulatie toch nog gering, maximaal 10% van de totale netto-opname. In de natuur kan dit mogelijk bij zeer lage temperaturen wel een factor van betekenis zijn.

5.2 De verhouding tussen basaalmetabolisme, metabolisme in kleine kooien en metabolisme in het veld

Hoewel een aanzienlijk aantal publicaties is verschenen over energiehuishouding van verschillende vogelsoorten zijn deze gegevens voor dit onderzoek vaak moeilijk interpreteerbaar omdat alleen het metabolisme in een bepaalde toestand onderzocht is of omdat vooral bij kleine vogels (waar het meeste onderzoek mee gedaan is) de temperatuur een belangrijke rol speelt.

KENDEIGH (1970) geeft een formule die het verband weergeeft tussen het rustmetabolisme (in kleine kooien waarin lopen etc. mogelijk is maar vliegen niet) en het gewicht: $\text{Log } M = -0.2673 + 0.7545 \text{ Log } W$. Bij 30°C is het rustmetabolisme $\pm 26\%$ hoger dan het basaalmetabolisme. WEST (1968) vond voor sneeuwhoenders (*Lagopus lagopus*) een 20% hogere waarde dan het gemeten basaalmetabolisme. De volgende verschillen zijn gevonden tussen het theoretisch basaalmetabolisme en het gemeten metabolisme in kleine kooien:

Soort	Vershil	Auteur
<i>Spiza americana</i>	40%	Zimmerman (1965)
<i>Anas discors</i>	30%	Owen (1970)
<i>Buteo platypterus</i>	95%	Mosher & Matray (1974)
<i>Mycteria americana</i>	100%	Kahl (1964)
<i>Sturnus vulgaris</i>	75%	Johnson & McTaggart Cowan (1975)
<i>Sturnus cristellatus</i>	120%	" "

WEST & DEWOLFFE (1974) schatten dat het verblijf in kleine kooien 24% meer energie kost dan absolute rust. Uit deze cijfers blijkt dat bij diverse onderzoeken zeer verschillende waarden gevonden werden. Ten dele hangt dit samen met het feit dat sommigen uitgaan van het gemeten basaalmetabolisme, anderen van het theoretisch basaalmetabolisme. In dit onderzoek lag de netto-opname van de zeekoet in rust 150% hoger dan het theoretisch basaalmetabolisme. De opname in de buitenkooi lag weer 30-50% hoger dan in rust. Over de extra-kosten van het bestaan in de natuur boven dat in een kooi zijn nauwelijks gegevens. Wel zijn enkele schattingen gemaakt:

West (1968)	50% meer dan in kooi	(Sneeuwhoenders)
West & De Wolfte (1974)	38% meer dan in rust	(Div. soorten)
Owen (1969)	30-50% meer dan in kooi	(Blauwvleugeltaling)
Kahl (1964)	50% meer dan in gevangenschap	(Bosooievaars)
Schartz en Zimmerman (1971)	40% meer dan in rust	(Vinkachtige)
Voor de zeekoet zijn deze waarden 100% meer dan in rust, 45% meer dan in de buitenkooi (zie ook 5.5).		

5.2.1 De relatie tussen energieverbruik en activiteit

Over de energetische kosten van verschillende soorten activiteit is relatief weinig bekend. Door verschillende auteurs is een schatting gemaakt van de energie die vogels verbruiken tijdens het vliegen. TUCKER (1971) vond voor meeuwen en parkieten waarden van 11-12x het theoretische standaardmetabolisme, LEFÈBRE (1964, gecit. in Johnson en McFarlane, 1967) bij duiven 8x het standaardmetabolisme. In beide gevallen komt dit neer op $\pm$ 6x het rustmetabolisme (JOHNSON en MCFARLANE, 1967).

Uit gegevens van SCHARTZ en ZIMMERMAN (1971) van *Spiza americana* (vinkachtige) blijkt dat fouragerende vogels 30% meer energie verbruiken dan rustende, verzorging van het $\varnothing$ en agressief gedrag

kosten resp. 70% en 100% meer energie.

OWEN (1969) vond m.b.v. hartslagmetingen dat het metabolisme van langzaam zwemmende blauwvleugeltalingen (*Anas discors*) niet hoger was dan dat van rustende vogels. Poetsgedrag gaf een verhoging van het metabolisme met 12.5%, snel zwemmen een verhoging van 25%. Mede op grond van bovenvermelde literatuurgegevens zijn schattingen gemaakt van vermenigvuldigingsfactoren voor verschillende activiteiten t.o.v. de rusttoestand (zie tabel VIII).

Om de zo gevonden waarde te vergelijken met de feitelijke consumptie moet het rustmetabolisme berekend worden. Hiervoor kan niet zonder meer de bij de laboratoriumproeven gevonden waarde van 150 Cal. gebruikt worden vanwege het aanzienlijke gewichtsverschil tussen de als proefobject gebruikte vogel en de vogels in de buitenkooi. Indien hiervoor gecorrigeerd wordt door middel van een parallelle verschuiving aan de regressielijn voor het rustmetabolisme van KENDEIGH (1975) is het rustmetabolisme van vogels van 925 gram (gem. decemborgewicht) 182 Cal. Invoering van de in tabel VII vermelde activiteiten en de daarbij behorende omrekeningsfactoren geven een dagelijks energieverbruik van 210-220 Cal. Deze waarde is 30-60 Cal lager dan de waargenomen energieopname. Echter kleine veranderingen in de activiteit of de omrekeningsfactoren, met name voor de rusttoestand, kunnen het resultaat aanzienlijk beïnvloeden. OWEN (1969) vond b.v. dat de hartslag en dus het metabolisme van talingen buiten hoger lag dan binnen bij dezelfde temperatuur en fotoperiode.

Een belangrijk verschilpunt tussen de laboratoriumproeven en de buitenwaarnemingen is de temperatuur. De gemiddelde (water)temperatuur was buiten $\pm 15^{\circ}\text{C}$ lager dan binnen. Zoals in 4.1.1 al is uiteengezet is het niet waarschijnlijk dat zeekoeten met hun goede isolatie bij deze temperatuur (tabel VI) veel energie hoeven te besteden aan thermoregulatie. Dit is echter een punt wat nader onderzocht zou moeten worden.

5.3 Vergelijking van de voedselopname met enkele andere visetende vogelsoorten

Tijdens de metingen van het rustmetabolisme verbruikte zeekoet B ongeveer 110 gram versgewicht spoot per dag bij gelijkblijvend gewicht. Dit is 15.7% van het lichaamsgewicht. JUNOR (1972) vond bij volgroeide jongen van een aantal Zuid-Afrikaanse reiger- en aalscholversoorten

een dagelijkse visconsumptie van 16% van het lichaamsgewicht. SARFORD en HARRIS (1967) vermelden van een Californische zeekoet een dagelijkse consumptie van 184 gram forel, d.i. 28% van het lichaamsgewicht (650 gram). Deze vogel werd echter met levende vis gevoerd die hij actief moest vangen. WHITE geeft als gemiddelde voedselopname van 3 zaagbekken (*Mergus merganser*) met een gemiddeld gewicht van 1106 gram 310 gram vis per dag, d.i. 28%. VAN DOBBEN (1952) schat de voedselopname van in het wild levende aalscholvers op 20% van het lichaamsgewicht. SPAANS (1970) schat dat zilvermeeuwen 100-200 gram vers voedsel (b.v. vis) nodig hebben om in gevangenschap op constant gewicht te blijven d.i. 10-20% van het lichaamsgewicht. In bovenvermelde publicaties worden doorgaans slechts hoeveelheden vers voedsel vermeld, geen calorïën. De gegevens zijn min of meer vergelijkbaar omdat alle vermelde soorten een gewicht van rond de 1 kg hebben. De kwaliteit van het voedsel (calorische waarde) kan echter per onderzoek verschillen. KAHL (1964) vond bij bosooievaars (*Mycteria americana*) in gevangenschap met een gewicht van 2.1 kg een dagelijkse visconsumptie van 340 gram, dit is 16% van het lichaamsgewicht. Netto was dit 300 Cal. ongeveer 2x het theoretisch basaal-metabolisme.

5.4 Gewichtsverandering en vethuishouding

Tijdens de eerste series proeven verloor vogel A na de tweede dag 20-25 gram aan gewicht per dag of 2.5-3.0% van het lichaamsgewicht. De netto opname van vogel B van 150 Cal/dag kunnen we gesplitst denken in de volgende componenten: 1. basaal metabolisme, 2. specifiek dynamische actie (SDA), 3. activiteit, 4. thermoregulatie. Omdat vogel A niet at, ontbreekt hier component 2 (SDA), de grootte hiervan hangt af van de samenstelling van het dieet, maar is gemiddeld 20% van de opgenomen energie (HARDY, 1972). Indien dit wordt afgetrokken en tevens wordt gecorrigeerd voor het grotere gewicht van vogel A wordt de dagelijkse energiebehoefte 135-140 Cal. Hiervoor is de verbranding nodig van 14-15 gram vet. Het gewichtsverlies van 20-25 gram is verklaarbaar als we aannemen dat 5-7 gram via de uitwerpselen verloren gaat (2.0-2.8 gram drooggewicht) en niet meer water verdampt dan wordt opgenomen. Bij een gewichtsafname van 20-25 gram en een dagelijkse energiebehoefte van 135-140 Cal. komt 1 gram gewichtsafname dan overeen met 6-7 Cal. De gewichtsafname tijdens de eerste

dag van iedere proef is veel groter: 60 tot 88 gram, dit gaat niet via de faeces verloren (is dus geen legen van het darmkanaal) en is alleen te verklaren door aan te nemen dat de vogel dan veel water verliest, hetzij via de urine wat niet in de uitwerpselen wordt teruggevonden omdat alleen het drooggewicht bepaald is, hetzij via verdamping. Als tijdens de latere series proeven de vogel 1 of 2 visjes per dag eet, blijkt de gewichtsafname sterk te verminderen. Toch wordt op deze dagen maar 20-50 Cal. netto opgenomen zodat nog 12-15 gram vet verbrand moet worden. Aangevuld met het gewichtsverlies via de uitwerpselen zou nog een gewichtsafname van tegen de 20 gram verwacht worden. Dat dit niet het geval is, is te verklaren door aan te nemen dat de vogel door het eten van 1 of 2 visjes het tijdens de eerste dag van de proef verloren water geheel of gedeeltelijk aanvult m.a.w. het lichaamsgewicht verandert niet of weinig, wel de lichaamssamenstelling: vet wordt vervangen door water. De juistheid van deze hypothese werd gesteund door een doorgaande gewichtsafname op 10-3 na een aanvankelijke stagnatie van deze daling op 8-3 en 9-3. Tevens door de sterke gewichtsafname op 4-4, een dag midden in een serie waarnemingen dat niet gegeten werd.

Verder is opvallend dat de zeekoet kennelijk niet in staat is een hoger percentage dan $\pm 80\%$ van de opgenomen energie effectief vast te houden: in de faeces van de ondervoede vogel A op 7-4 zat 32.7% vet. Ook vogel B die op die dag een extra dosis vet van bijna 16 gram kreeg was niet in staat dit om te zetten in lichaamsvet. Het percentage vet in de faeces is bovendien duidelijk gecorreleerd met het vetgehalte van de geconsumeerde vis (zie tabel I, II en IV). Dit zou erop kunnen wijzen dat de vrij sterke gewichtstoename tot 30 gram die deze vogel soms vertoonde op de eerste dag van een serie proeven ook veranderingen in de waterhuishouding weerspiegelen.

Gegevens over hongerende vogels worden door SARFORD en HARRIS (1967) en SPAANS (1970) vermeld. De Californische zeekoet (SARFORD en HARRIS 1967) verloor bij hongeren 2.8-5.7% van zijn lichaamsgewicht per dag. Dit is iets meer dan de in dit onderzoek gevonden waarden, maar deze vogel was ook aanzienlijk lichter. SPAANS vond bij hongerende zilvermeeuwen een gewichtsverlies van ruim 20 gram per dag, dit is 1.6-2.0% van het lichaamsgewicht. Ook hier was de gewichtsafname op de eerste dag veel sterker.

5.5 Voedsel van zeekoeten in de natuur

De meeste gegevens over het voedsel van zeekoeten zijn slechts kwalitatief, ze eten vrijwel uitsluitend vis. In Engeland bestaat dit vooral uit *Ammodytes* sp., *Clupeidae* en in mindere mate *Gadidae*. Dit betreft vis die in de kolonie aan de jongen werd gevoerd en hoeft niet noodzakelijkerwijs overeen te komen met het dieet van de oude vogels. De gemiddelde lengte van de gevoerde vissen bedroeg 10 tot 12 cm (7 à 8 gram) (PEARSON, 1968; HARRIS, 1970). In de Barents Zee bestaat het voedsel voornamelijk uit *Clupea*-, *Ammodytes*- en *Gadus*-soorten. In de loop van het jaar treden verschillen in de prooi der keuze op (BELOPOL'SKII 1957, KARTASHEW, 1960). Schattingen van de kwantitatieve voedselopname gedurende het broedseizoen geven BELOPOL'SKII (1957) en GOLOVKIN (1963) deze bedragen resp. 60 en 300 gram vogel/dag. Zonder verdere gegevens over de activiteit van de zeekoeten in hun overwinteringsgebieden is het moeilijk iets te zeggen over de kwantitatieve voedselopname. Dit soort gegevens is echter zeer moeilijk te verzamelen omdat de vogels het grootste deel van het jaar op zee doorbrengen. Waarschijnlijk zal de energie die nodig is voor het vangen van vis op zee groter zijn dan in de buitenkooien op Texel waar de vogels de dode vis maar van de bodem hoeven op te rapen. Als ze niet trekken zal waarschijnlijk weinig gevlogen worden. Wel zal de energie die voor vliegen nodig is relatief groot zijn, gezien de ongunstige verhouding tussen lichaamsgewicht en vleugeloppervlak. Op grond van deze overwegingen en de in 5.2 vermelde gegevens over de verhouding tussen energieverbruik in gevangenschap en in het veld bij andere soorten lijkt een dagelijkse bruto behoefte van 350 tot 400 Cal. voor zeekoeten van 900 tot 1000 gram die niet over grote afstanden trekken bij een fotoperiode van ± 10 uur per dag en bij een temperatuur boven 5°C aannemelijk. Afhankelijk van de soort vis komt dit neer op een consumptie van ongeveer 175 tot 275 gram vis per dag.

VI LITERATUUR

- ASCHOFF, J. & H. POHL, 1970. Der Ruheumsatz von Vögeln als Funktion der Tageszeit und der Körpergrösse. *Journal für Ornithologie* 111, 38-47.
- BELOPOL'SKII, L.O., 1957. Ecology of sea colony birds of the Barents sea. The Israël program for scientific translations, Jerusalem, 346 pp.
- DAWSON, R. & J.W. HUDSON, 1970. Birds, in: *Comparative physiology of thermoregulation* pp. 223-310. Academic Press.
- DOEBBEN, W.H. van, 1952. The food of the cormorant in the Netherlands. *Ardea*, 40 pp. 1-63.
- DRENT, R.H. & B. STONEHOUSE, 1971. Thermoregulatory responses of the Peruvian Penguin, *Spheniscus humboldtii*. *Comparative Biochemical Physiology*, 40 pp. 689-710.
- GESSAMAN, J.A., 1973. Ecological energetics of homeotherms. Monograph series Utah State University Press, vol. 20, 155 pp.
- GOLOVKIN, A.N. On eating up of fish by *Uria* species and *Rissa tridactyla* during their nesting period in the Barents Sea. *Zool. Zhur.* 42(3).1963 408-416.
- HARDY, R.N., 1972. Temperature and animal life. *Studies in biology* no. 35. E. Arnold. 60 pp.
- HARRIS, M.P., 1970. Differences in the diet of British auks. *Ibis* 112: 540-⁵⁴¹.
- HERREID, C.F. & B. KESSEL, 1967. Thermal conductance in birds and mammals. *Comparative Biochemical Physiology*, 21 pp. 405-414.
- IRVING, L., 1972. Arctic life of mammals and birds. Springer Verlag, New York, 191 pp.
- JOHNSON, S.R. & T. MCTAGGART COWAN, 1975. The energy cycle and thermal tolerance of the starlings (Aves, Sturnidae) in North America. *Canadian Journal of Zoölogy*, 53-1 pp. 55-68.
- JOHNSTON, D.W. & R.W. MCFARLANE, 1967. Migration and bioenergetics of flight in the Pacific Golden Plover. *The Condor*, 69 pp. 156-168.
- JUNOR, F.J.R., 1972. Estimation of the daily food intake of piscivorous birds. *The Ostrich*, 43 pp. 193-205.
- KAHL jr, M.P., 1964. Food ecology of the Wood Stork (*Mycteria americana*) in Florida. *Ecological Monographs* 34 pp. 97-118.
- KARTASHEW, N.N., 1960. Die Alkenvögel des Nordatlantiks. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt, 154 pp.

- KENDEIGH, S.E., 1970. Energy requirements for existence in relation to size of birds. *The Condor*, 72 pp. 60-65.
- KING, J.R. & D.S. FARNER, 1961. Energy metabolism, thermoregulation and body temperature in: *Biology and comparative physiology of birds*. A.J. Marshall (ed.) Academic Press, New York pp. 215-288.
- KLEIBER, M., 1961. *The fire of life*.
John Wiley and Sons, New York 454 pp.
- LASIEWSKI, R.C. & W.R. DAWSON, 1967. A reexamination of the relation between standard metabolic rate and body weight in birds. *Condor*, 69 pp. 13-23.
- MOSHER, J.A. & P.F. MATRAY, 1974. Size dimorphism: a factor in energy saving for Broad-winged Hawks. *The Auk*, 91-2 pp. 325-341.
- OWEN jr, R.B., 1969. Heart rate, a measure of metabolism in Blue-winged Teal. *Comparative Biochemical Physiology*, 31 pp. 431-436.
- OWEN, R.B., 1970. The bioenergetics of captive Blue-winged Teal under controlled and outdoor conditions. *The Condor*, 72 pp. 153-163.
- PEARSON, T.H., 1968. The feeding biology of sea-bird species breeding on the Farne Islands, Northumberland. *The Journal of animal Ecology*, 37(3) pp. 521-552.
- PHILLIPSON, J., 1964. A miniature bomb calorimeter for small biological samples. *Oikos*, 15(1) pp. 130-139.
- SARFORD, R.D. & S.W. HARRIS, 1967. Feeding behaviour and food consumption rates of a captive California Murre. *The Condor*, 69(3) pp. 298-302.
- SCHARTZ, R.L. & J.L. ZIMMERMAN, 1971. The time and energy budget of the male Dickcissel (*Spiza americana*). *The Condor*, 73 pp. 65-76.
- SCHOLANDER, P.F., R. HOCK, WALTERS, V. & L. IRVING, 1970. Adaption to cold in arctic and tropical mammals and birds in relation to body temperature, insulation and basal metabolism. *The Biological Bulletin*, 99 pp. 259-271.
- SPAANS, A.L., 1970. On the feeding ecology of the Herring Gull (*Larus argentatus*, Pont.) in the northern part of the Netherlands.
Diss. Leiden, 113 pp.
- SWENNEN, C., 1973. Nieuwe mogelijkheden voor laboratoriumonderzoek aan zeevogels. *Het Vogeljaar*, 21(2) pp. 323-327.
- SWENNEN, C., 1975. Aspecten van voedselproductie in Waddenzee en aangrenzende zeegebieden in relatie met de vogelrijkdom. *Vogeljaar* 23-4, pp. 141-156.

- SWENNEN, C., 1975. Laboratoriumonderzoek aan zeevogels. Het Vogeljaar, 23 (5): pp. 196-198.
- TUCKER, V.A., 1971. Flight energetics in birds.
American Zoölogist, 11 pp. 115-124.
- VEGHTE, J.H. & C.F. HERREID, 1965. Radiometric determination of feather insulation and metabolism of arctic birds. Physiological Zoölogy, 38 pp. 267-275.
- WEST, G.C., 1965. Shivering and heat production in wild birds.
Physiological Zoölogy, 38 pp. 111-120.
- WEST, G.C., 1968. Bioenergetics of captive Willow Ptarmigan under natural conditions. Ecology, 49(6) pp. 1035-1045.
- WEST, G.C. & B.B. DEWOLFE, 1974. Populations and energetics of taigabirds near Fairbanks, Alaska. The Auk, 91(4) pp. 757-775.
- WHITE, H.C., 1957. Food and natural history of Mergansers on Salmon waters in the maritime provinces of Canada. Fisheries Research Board of Canada, Bull. no. 116, 63 pp.
- ZIMMERMAN, J.L., 1965. Bioenergetics of the Dickcissel, *Spiza americana*. Physiological Zoölogy, 38 pp. 370-389.

Tabel I
Resultaten visanalyse.

Sprot		Kever	
Drooggewicht	28.0 ± 1.46 (n = 6)	Drooggewicht	32.3 ± 2.47 (n = 6)
Vet	7.3 ± 1.59 (n = 6)	Vet	12.3 ± 1.50 (n = 6)
Asgewicht	3.1 ± 0.08 (n = 6)	Asgewicht	2.9 ± 0.22 (n = 6)
Water	72.0	Water	67.7

Tabel II
Calorische waarden.

Sprot		Kever	
Vet	9.61 ± 0.05 Cal/g (n = 4)	Vet	9.42 ± 0.02 (n = 4)
Vetvrije rest	4.56 ± 0.03 Cal/g (n = 4)	Vetvrije rest	4.49 ± 0.02 (n = 4)
6.04 Cal/g drooggewicht		6.38 Cal/g drooggewicht	
1.690 Cal/g versgewicht		2.057 Cal/g versgewicht	

Tabel III.

Voedselopname en energieverbruik vogel A. Sprattus sprattus van 3-1 tot 10-3, Gadus esmarki van 25-3 tot 7-4.

Datum	Opgenomen		Uitgescheiden		Netto opname		Gewicht bij het begin van een serie metingen	Gewichtsverandering
	g(vers)	Cal	g(droog)	% vet	Cal	Cal		
3-1	-	-	1.83		5.40	- 5.40	1059 g.	- 63
4-1	-	-	0.89	6.3	3.04	- 3.04		- 25
5-1	-	-	2.18	1.5	6.35	- 6.35		- 20
6-1	-	-	1.70	1.2	4.91	- 4.91		- 22
21-1	-	-	2.38	0.5	6.77	- 6.77	1031	- 55
22-1	-	-	1.86	0.8	5.33	- 5.33		- 27
23-1	-	-	1.94	1.1	5.59	- 5.59		(- 33)
4-2	-	-	2.18	1.5	6.35	- 6.35	981	- 50
5-2	-	-	2.04	1.2	5.86	- 5.86		- 35
6-2	16.24	27.45	2.69	4.6	8.40	19.05		- 17
26-2	-	-	2.77	0.9	7.95	- 7.95	980	- 55
5-3	-	-	3.17	1.8	9.30	- 9.30	965	- 75
6-3	-	-	2.85	1.4	8.28	- 8.28		- 40
7-3	-	-	2.70	1.8	7.92	- 7.92		- 33
8-3	19.83	33.51	3.86	3.7	11.82	21.69		- 10
9-3	36.69	62.01	5.33	1.8	16.26	45.75		-
10-3	20.08	33.94	3.44	1.3	10.26	23.68		- 17
25-3	-	-	2.64	1.9	7.34	- 7.34	960	- 73
26-3	17.82	36.65	3.17	1.7	8.77	27.88		- 22
2-4	9.87	20.30	3.28	4.3	10.79	9.51	960	- 72
3-4	19.36	39.82	3.79	2.9	12.12	27.70		- 20
4-4	-	-	2.51	2.4	7.94	- 7.94		- 48
5-4	18.75	38.57	4.15	15.1	16.56	22.01		- 5
6-4	11.46	23.61	3.26	6.4	11.08	12.53		- 10
7-4	59.88	122.14	8.66	32.7	40.74	81.40		+ 5

Tabel IV

Voedselopname en energieverbruik vogel B, Sprattus sprattus van 3-1 tot 10-3, Gradus esmarki van 25-3 tot 7-4.

Datum	Opgenomen		Uitgescheiden		Netto opname Cal	Gewicht bij het begin van een serie metingen	Gewichts- verandering
	g(vers)	Cal	g(droog)	% vet	Cal		
3-1	134.53	227.35	12.70		185.26	697 g	+ 15 g
4-1	154.67	261.39	13.30	5.7	221.47		+ 15
5-1	96.28	162.71	10.91	4.1	131.23		-
6-1	134.63	227.35	14.50	2.6	187.01		+ 7
21-1	135.13	228.55	13.82	1.7	191.07	697	+ 30
22-1	124.00	209.72	11.15	4.1	177.54		+ 15
23-1	100.47	169.82	10.39	1.6	141.70		- 5
4-2	138.45	233.98	13.32	3.1	196.51	747	+ 5
5-2	138.40	233.91	12.96	2.1	198.43		+ 10
6-2	135.52	229.00	10.52	1.7	200.46		- 5
26-2	137.00	231.53	13.49	1.4	195.22	690	+ 35
5-3	116.64	197.12	12.19	2.7	164.78	700	- 5
6-3	111.30	188.10	12.54	2.0	155.46		-
7-3	118.30	199.93	12.95	2.6	165.66		+ 3
8-3	114.35	193.25	12.56	1.8	160.74		+ 12
9-3	87.00	147.03	10.69	1.8	118.31		- 7
10-3	99.77	168.61	10.88	2.9	137.16		- 5
25-3	114.47	235.46	11.73	20.3	189.75	674	+ 26
26-3	100.57	206.87	11.80	18.5	162.25		- 5
2-4	124.04	255.15	14.73	18.6	204.64	695	-
3-4	123.93	254.92	13.12	12.9	211.64		+ 10
4-4	111.39	229.13	12.34	12.3	188.91		- 5
5-4	93.17	191.65	11.06	16.5	152.54		-
6-4	114.57	235.67	13.23	14.5	190.68		+ 7
7-4	90.65	336.98	25.50	51.3	180.97		+ 8

Opname van 74.64 g vis en 15.91 g vet.

Tabel V.

Calorische waarde van de uitwerpselen.

vogel A vetvrije rest		vet
Sprattus	3.40 ± 0.2 Cal/gram asvrij drooggewicht (n = 10)	9.60 ± 0.10 Cal/gram (n = 6)
Gadus	3.60 ± 0.1 Cal/gram asvrij drooggewicht (n = 12)	9.22 ± 0.14 Cal/gram (n = 4)
Niet etend	3.1 ± 0.1 Cal/gram asvrij drooggewicht (n = 8)	geen vet aangetroffen
vogel B vetvrije rest		vet
Sprattus	3.39 ± 0.05 Cal/gram asvrij drooggewicht (n = 10)	9.58 ± 0.12 (n = 6)
Gadus	3.50 ± 0.14 Cal/gram asvrij drooggewicht (n = 12)	9.36 ± 0.16 (n = 4)

Tabel VI.

Voedselopname per 24 uur van zeekoeten in de buitenkooien van het NIOZ te Texel

	bruto gram vis		bruto Cal		netto Cal		Gem. gewicht zeekoeten	Gem. watertemp.
	Gadus	Sprattus	Gadus	Sprattus	Gadus	Sprattus		
dec kooi 1	161	243	312	374	249	299	905	6°C
kooi 2	135	196	261	301	208	240	950	
jan kooi 1	166	245	322	377	257	301	896	6°C
kooi 2	153	238	296	366	236	292	921	
feb kooi 1	160	225	310	346	248	276	892	4.5°C
kooi 2	173	215	335	331	268	265	908	

Tabel VII.

Aktiviteiten van de zeekoeten in de buitenkooi.

	min	%
nachtrust	840	58.4
drijven/rustig zwemmen	500	34.7
snel zwemmen	30	2.1
poetsgedrag a. met snavel of poot	35	2.4
b. d.m.v. schudden van		
vleugels of veren	10	0.7
duiken	20	1.4
vliegen	5	0.5

Tabel VIII.

Omrekeningsfactoren voor de verschillende activiteiten in de
buitenkooi t.o.v. rust in de binnenkooi.

nachtrust/drijven, rustig zwemmen	1.1
snel zwemmen	1.5
poetsgedrag a. met snavel of poot	1.5
b. d.m.v. schudden van	
vleugels of veren	3
duiken	4
vliegen	8