

Prooi- en energieconsumptie door kuikens van noordse stern *Sterna paradisaea* en visdief *S. hirundo* in relatie tot enkele abiotische factoren

E.W.M. Stienen & P.G.M. van Tienen

doctoraalverslag
Katholieke Universiteit, Nijmegen
Vakgroep Dieroecologie
begeleider: dr. J.J. van Gelder

Rijksinstituut voor Natuurbeheer
Arnhem
afdeling Dierecologie
projectleider: drs. M. Klaassen

Intern rapport 91/32

537381

Rijksinstituut voor Natuurbeheer
Arnhem

1991

BIBLIOTHEEK
RIJKSINSTITUUT VOOR NATUURBEHEER
POSTBUS 9201
6800 HB ARNHEM-NEDERLAND

RIJKSINSTITUUT VOOR NATUURBEHEER
VESTIGING TEXEL
Postbus 59, 1790 AB Den Burg
Texel, Holland

Overneming van gegevens alleen na toestemming van de projectleider.

INTERN RAPPORT



INHOUD

1	INLEIDING	5
2	MATERIAAL EN METHODE	8
2.1	Onderzoeklocatie	8
2.2	Nestregistratie, biometrie en protocollen	8
2.3	De gecco	9
2.4	Klimaat- en getijgegevens	9
2.5	Energieinhoud van de prooisoorten	9
2.6	Verwerking van de gegevens en de statistiek	10
3	RESULTATEN	13
3.1	Prooisoorten	13
3.2	Dieetsamenstelling en consumptie	13
3.3	Abiotische factoren in relatie tot voedselconsumptie	16
3.3.1	De windsnelheid	16
3.3.2	De temperatuur	18
3.3.3	Het tijdstip van de dag	20
3.3.4	Het getij	22
3.4	Conditieverschillen bij visdiefkuikens	23
3.4.1	Conditie in relatie tot voedsel- en energieconsumptie	23
3.4.2	Dieetsamenstelling en energieconsumptie in relatie tot het getij en de conditie van de kuikens	23
3.4.3	Voedsel- en energieconsumptie in relatie tot het tijdstip van de dag, het getij en de conditie van de visdiefkuikens	25
4	DISCUSSIE	29
4.1	Procentuele dieetsamenstelling, prooiaantallen en energieconsumptie	29
4.2	Abiotische factoren in relatie tot voedselconsumptie	29
4.2.1	De windsnelheid	29
4.2.2	De temperatuur	30
4.2.3	Het tijdstip van de dag	30
4.2.4	Het getij	31
4.3	Conditie van de visdiefkuikens	31
5	CONCLUSIES	32

DANKWOORD 33

LITERATUUR 34

SAMENVATTING 37

Bijlage

1 INLEIDING

De beschikbaarheid van voedsel is vaak van doorslaggevende betekenis voor het broedsucces van zeevogels. Deze voedselbeschikbaarheid kan bepaald worden door zowel de dichtheid als de vangkans van prooi.

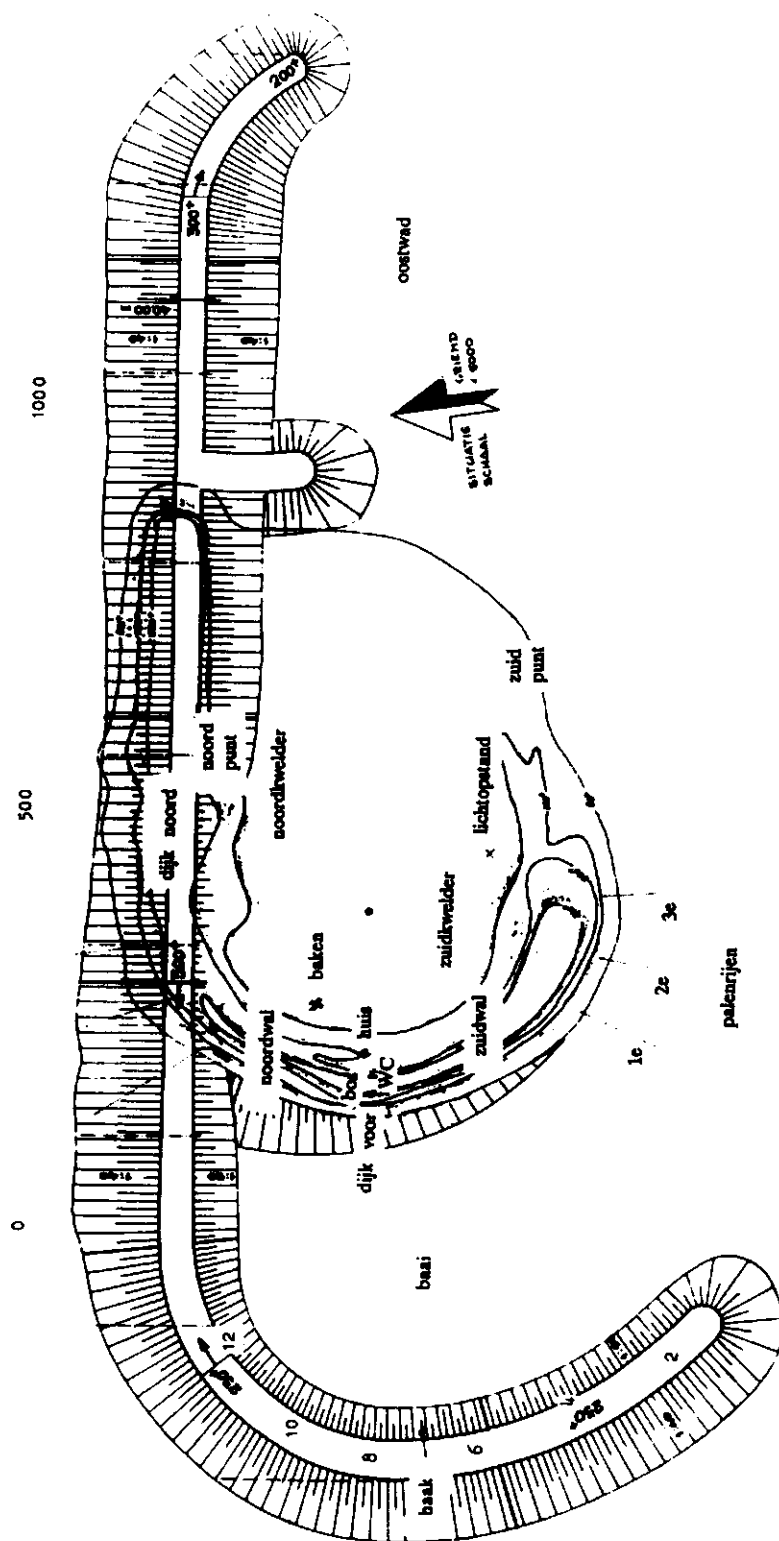
De dichtheid van bijvoorbeeld vis kan sterk variëren (Rauck 1978), mede ten gevolge van menselijke activiteit. Zo zorgde overbevissing in de jaren tachtig voor slechte broedresultaten bij papegaaaiduiker *Fratercula arctica* (Barrett et al. 1987, Heubeck 1988), zeekoet *Uria aalge* (Klaassen 1987, Vader et al. 1988), drieteenmeeuw *Rissa tridactyla* en noordse stern *Sterna paradisaea* (Heubeck 1988). De vangkans kan bij zeevogels onder andere worden beïnvloed door de getijritmiek en de weersomstandigheden, zoals is aangetoond bij de visdief *S. hirundo* (Taylor 1983, Frank 1992). Ook zou troebeling van het water door eutrofiëring mogelijk een rol kunnen spelen bij vogels die op zicht jagen. Alvorens de invloed van menselijke activiteit op de voedselbeschikbaarheid voor zeevogelpopulaties te kunnen onderzoeken, dient eerst meer inzicht te worden verkregen in de effecten van niet-antropogene factoren.

In eerdere onderzoeken is reeds de invloed van abiotische factoren op de foerageerstrategie en het broedsucces van de visdief aangetoond. Zo beïnvloedt windsnelheid onder andere de foerageerstrategie van adulte visdieven (Taylor 1983) en daardoor de hoeveelheid en soort prooi die wordt aangevoerd (Becker & Finck 1985, Frank 1992). Daarnaast zijn ook de invloeden van neerslag (Becker & Finck 1985), tijdstip van de dag en getij (Frank 1992) en de geografische ligging van de kolonie op de voedselhoeveelheden en voedselsamenstelling van deze sternesoort aangetoond (Becker et al. 1987).

Bij deze onderzoeken aan de visdief werd de nadruk gelegd op het aantal prooien en de dieetsamenstelling van de kuikens. Echter niet het aantal prooien maar de soort prooi en de hoeveelheid energie die daarmee aangeleverd wordt, lijken het broedsucces te bepalen. Voor energetisch gunstige prooien, zoals rondvis, moeten de ouders vaak over grotere afstanden vliegen, tot maximaal 20 km (Pearson 1968, Veen 1980). En aangezien adulte sterns slechts met één prooi tegelijk naar het nest terugkeren, kunnen weersomstandigheden juist de aanvoer van deze prooien sterk beïnvloeden. De gevoeligheid van adulte sterns voor dergelijke fysische factoren zal in dat geval de groeisnelheid of zelfs de overleving van de kuikens bepalen.

Dit verslag behandelt de invloed van wind, temperatuur, getij en tijdstip van de dag op de voedsel- en energieopname van kuikens van visdieven en noordse sterns op Griend in de jaren 1989 en 1990. Beide soorten zijn onderzocht om de strategie en voedselkeuze, van deze in vele opzichten op elkaar lijkende sterns, bij wisselende abiotische factoren te kunnen vergelijken. Tevens is bij visdieven getracht verschillen in conditie tussen kuikens te verklaren met getij- en daginvloeden op de

dieetsamenstelling en energieconsumptie van kuikens.



Figuur 1. Griend.

2 MATERIAAL EN METHODE

2.1 Onderzoeklocatie

Het onderzoek werd gedurende de broedseizoenen van 1989 en 1990 uitgevoerd aan een kolonie noordse sterns (± 700 broedparen) en een kolonie visdieven (± 1700 broedparen) op het eiland Griend ($53^{\circ}15'$ N.B., $05^{\circ}15'$ O.L.) in de Nederlandse Waddenzee.

De kolonie noordse sterns bevond zich in 1989 voor het grootste deel op de Dijk voor het Huis, maar had zich in 1990 verplaatst naar de Haak (zie fig. 1). Verder kwamen in beide jaren nog enkele "kolonies" verspreid over het eiland voor, voornamelijk op de Dijk-Noord en de Zuidpunt. Het grootste deel van de visdiefkolonie bevond zich aan de binnenzijde van de Noord- en Zuidwal in zowel 1989 als 1990. Daarnaast waren nog enkele broedparen op de Zuidpunt aanwezig.

Onderzoek aan noordse sterns werd in 1989 verricht op de Dijk voor het Huis en op de Zuidpunt, in 1990 op de Haak. De visdieven werden onderzocht aan de noordzijde van het huis, de Bak, waar in 1990 ook nog enkele noordse-sternparen werden onderzocht die te midden van de visdiefkolonie broedden.

In 1989 vond een sterke predatie door kokmeeuwen *Larus ridibundus* plaats van noordse-sternkuikens, waardoor de meeste kuikens die in de protocollen voorkomen, niet ouder zijn geworden dan een week. Ook de protocollen over de noordse sterns van de Haak van 1990 handelen vooral over kuikens van nog geen week oud. Dit werd veroorzaakt doordat de kuikens enkele dagen na uitkomst zich over grote afstanden verplaatsten en vanuit de hut niet of nauwelijks meer waarneembaar waren. Alleen de noordse sterns van de Bak werden over verscheidene weken geprotocolleerd.

2.2 Nestregistratie, biometrie en protocollen

Tientallen nesten werden met genummerde stokjes gemerkt en om de drie dagen gecontroleerd. De uitkomstdatum van de kuikens werd geregistreerd, de kuikens werden geringd en bij iedere nestcontrole werd het gewicht met behulp van een veerbalans (± 1 g) gemeten indien het kuiken kon worden gevonden.

Bij aanvang van het broedseizoen werden in de gebieden met genummerde nesten observatiehutten opgesteld. In de week voor uitkomst van de eieren werden adulte sterns broedende binnen een afstand van 15 m van de observatiehutten met vangkooien op het nest gevangen en gemerkt ter herkenning tijdens het protocolleren. Enkele adulte vogels die niet met vangkooien te vangen waren, werden gemerkt met behulp van druppelgalgjes of spuitjes. Als kleurstoffen voor adulte vogels werden picrine en rhodamine gebruikt. De kuikens werden met viltstift gemerkt.

Gedurende de periode tussen het uitkomen en het vliegvlug worden van de kuikens (begin juni tot half juli) werd vrijwel iedere dag van $\pm 5:00$

tot \pm 22:30 uur geprotocolleerd. 's Nachts werd niet geprotocolleerd, omdat dan geen foerageeractiviteit plaatsvindt (Boecker 1967). Protocollen werden gemaakt van twee tot vier nesten met gemerkte ouders. Per dag werden andere nesten geprotocolleerd, waarbij vaak om de drie dagen sprake was van roulatie. Een nest werd geprotocolleerd zodra het eerste kuiken uit het ei was, waarbij zowel de kuikens als de ouders in de protocollen betrokken werden. De protocollen betroffen gedrag, prooiaanvoer en prooiconsumptie en werden gemaakt met de gecco protocolleermachine (zie 2.3). Van de aangevoerde prooien werd met het blote oog of een verrekijker (vergroting acht of tien maal) de soort bepaald en de lengte geschat aan de hand van de lengte van de snavel van de adulte vogel. De lengte van de snavel van een adulte visdief varieert van 34 tot 41 mm, die van de noordse stern van 30 tot 34 mm (Lemmetyinen 1976). Krabben, garnalen en platvis werden op 0,5 cm nauwkeurig geschat, de andere prooien (zie 3.1) op 1 cm.

2.3 De gecco

De gecco (gedrags code collector) is een datalogger waarin numerieke codes kunnen worden ingetypt en sequentieel opgeslagen. Deze codes worden door de machine voorzien van een tijdsduur en werden aan het eind van de dag uitgelezen met behulp van een computer.

Gedrag werd op numerieke wijze gecodeerd met driecijferige codes. Wanneer bij gedragingen een prooi betrokken was, bevatten deze codes ook de informatie betreffende de soort en lengte van de prooi (zie bijlage). Ook elk geprotocolleerd individu kreeg een cijfer. Door individu en gedrag te koppelen, ontstond een viercijferige code. Tijdbesteding, voedselaanvoer en consumptie werden op deze wijze per individu, zover mogelijk, vastgelegd.

2.4 Klimaat- en getijgegevens

De windsnelheid (in km per uur) en de temperatuur ($^{\circ}$ C) werden continu geregistreerd op het eiland, overeenkomstig de eisen van het KNMI. De getijgegevens werden omgerekend naar percentages van hoogwater, waarbij het tijdstip van hoogwater 0 of 100% en het tussenliggend laagwater 50% was.

De energieconsumptie van visdiefkuikens in relatie tot het getij was verdeeld in twee trajecten, die onderling verschilden. Binnen deze trajecten bleef de energieconsumptie echter nagenoeg constant. Aan de hand van deze twee trajecten is het getij onderverdeeld in twee categorieën: 5% tot 45%, dat afgaand water genoemd is, en het restant, dat opkomend water genoemd is. Berekeningen met het getij zijn alle op basis van deze tweedeling uitgevoerd.

2.5 Energieinhoud van de prooisoorten

Gedurende het voorjaar en de zomer van 1990 werden in de Waddenzee rond Texel dieren gevangen die de belangrijkste prooisoorten vormen voor visdief en noordse stern. Deze dieren werden vervolgens ingevroren. Later werd

iedere prooi soort gesorteerd op lengte en vervolgens gewogen. Van elke lengteklasse (zie bijlage) werden, indien aanwezig, tien exemplaren van haring en platvis en 15 exemplaren van krab en garnaal gedroogd (ten minste 24 uur bij 60° C) en vermalen. Van dit materiaal werden per soort, per lengteklasse twee pillen (± 1 g drooggewicht per pil) gedraaid. De energieinhoud van de pillen werd gemeten met een bomcalorimeter en omgerekend naar kJ per soort en lengteklasse.

De regressielijnen berekend aan de hand van de energieinhoud per lengteklasse van de afzonderlijke prooi soorten waren:

$$\text{garnaal: } E=0,03 * l^{2,89},$$

$$\text{krab : } E=0,004 * l^{3,94},$$

$$\text{platvis: } E=0,16 * l^{2,28},$$

$$\text{haring : } E=0,04 * l^{3,07},$$

waarbij E de energieinhoud (kJ) en l de lengte (cm) is. De vergelijkingen van garnaal en krab zijn slechts op twee lengteklassen gebaseerd en daardoor niet erg betrouwbaar.

2.6 Verwerking van de gegevens en de statistiek

Aan de hand van de protocollen en de energieinhoud van de verschillende prooi soorten werd de gemiddelde prooi- en energieconsumptie per uur per kuiken berekend. De energieinhoud van de prooien anders dan garnaal, krab, platvis of haring werd niet gemeten en werd ook niet in de energieconsumptie verdisconteerd. Deze prooien waren bij de calorimetrische bepalingen niet voorhanden en vormden ook slechts een gering percentage van het totaal aantal door de sternkuikens geconsumeerde prooien (zie fig. 2). Doordat in de literatuur de energiewaarden een grote spreiding vertonen (Rinke 1938, Thayer et al. 1972, Sidwell et al. 1974, Griffiths 1977, Montevecchi & Piatt 1984, Szaniawska 1984, Wacasey & Atkinson 1987, Dauvin & Joncourt 1989, L. Zwarts), zijn voor deze prooi soorten bij de energieberekeningen geen waarden ingevuld.

Bij de verwerking van de meetgegevens werd gekozen voor de prooi consumptie van de kuikens en niet voor prooiaanvoer van de adulte vogels. Beide parameters kwamen vrijwel overeen, maar de aanvoer van platvis lag hoger dan de consumptie, doordat sommige prooien te groot waren voor de kuikens. Het aantal aangevoerde garnalen lag lager door waarnemingsfouten tijdens het protocolleren.

Prooiaantallen en energieconsumptie werden onderzocht in relatie tot

de leeftijd van de kuikens, de temperatuur, de windsnelheid, het tijdstip van de dag, het getij en de conditie van de kuikens. Energieconsumptie en prooiaantallen uitgezet tegen temperatuur en windsnelheid, werden omgerekend naar gemiddelden per dag, waarbij de uren per individu per dag werden samengenomen om de invloed van karakteristieke wind- en temperatuurverlopen over de dag te minimaliseren.

Tevens werd een voor massa gecorrigeerde energieconsumptie berekend, aangezien oudere en over het algemeen zwaardere kuikens meer eten dan jonge, lichte kuikens. Aan de hand van de bruto energiebehoefte van *ad libitum* gevoerde kuikens in het laboratorium werd de verwachte energieconsumptie van de kuikens berekend aan de hand van de in het veld gemeten massa's (Klaassen ongepubl.):

$$BEL = -67,46 + 7,86 * M - 0,046 * M^2,$$

waarbij: BEL = Bruto energie behoefte laboratorium (kJ per dag) en
M = Massa (gram).

BEL werd gedeeld door 17 uur, de gemiddelde periode waarover prooi werd aangevoerd. Ook werd het door de kuikens geconsumeerde percentage van de bruto energiebehoefte (Q) berekend:

$$Q = \frac{GGE}{BE} * 100,$$

waarbij GGE de gemiddelde gemeten energieconsumptie per uur is.

Aan de hand van de gemiddelde massa per leeftijd werd een groeicurve gemaakt van overlevende kuikens tot 25 dagen, aangezien na 25 dagen een massa-afname optreedt (Klaassen 1989). De in het veld gemeten massa's (M) werden per individu afgezet tegen deze gemiddelde groeicurve (M_{gem}), aan de hand waarvan een conditieindex (C) per individu werd berekend:

$$C = \frac{M - M_{gem}}{M_{gem}}.$$

Voor dagen waarop geen massameting voor handen was, werd de verwachte massa gebruikt, berekend aan de hand van lineaire interpolatie tussen twee massametingen. Kuikens met een conditieindex groter of gelijk aan 0 werden "goede groeiers" genoemd, de overige kuikens "slechte groeiers". De

conditieberekeningen werden alleen uitgevoerd aan visdiefkuikens.

Berekeningen werden uitgevoerd met SPSSPC+ en PASCAL. Als statistische toetsen werden de Scheffé-test, ANOVA (analysis of variance) en een Pearson R gebruikt, waarbij een significantieniveau van 5% werd aangehouden.

3 RESULTATEN

3.1 Prooisorten

Bij de noordse sterns werden tien verschillende prooisorten bij het nest waargenomen, namelijk garnaal *Crangon crangon*, krab *Carcinus maenas*, bot *Platichthys flesus*, haring *Clupea harengus*, zandspiering *Ammodytes tobianus*, andere rondvissoorten Clupeidae, puitaal *Zoarces viviparus*, wormen, zeenaald *Syngnathidae* indet. en inktvis *Sepia* indet. Bij de visdieven werden 13 verschillende prooisorten waargenomen met name garnaal, krab, platvis, haring, zandspiering, andere rondvissoorten, puitaal, wormen, zeenaald, inktvis, kikkervis *Anura* larvae, zoetwaterbaars *Perca fluviatilis* en zeedonderpad *Cottidae* indet.

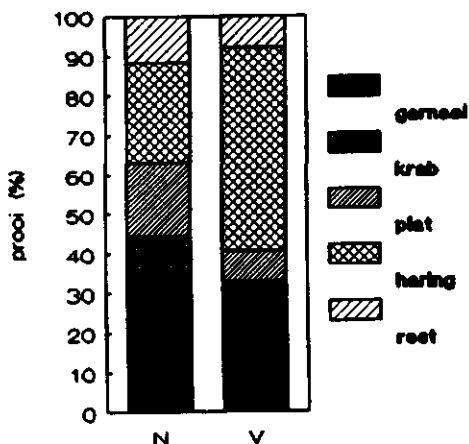
Aangezien sommige prooisorten in zeer kleine aantallen werden aangevoerd, zijn de prooien in het vervolg van de resultaten in de volgende vijf categorieën ingedeeld: garnaal, krab, platvis, haring en restprooi.

3.2 Dieetsamenstelling en consumptie

Het dieet van de noordse stern bestond voor ongeveer 40% uit garnaal en ongeveer 20% uit haring, terwijl het dieet van de visdieven voor 50% uit haring bestond (fig. 2). Noordse sterns aten relatief meer garnaal, krab, platvis en restprooi, en minder haring dan visdieven.

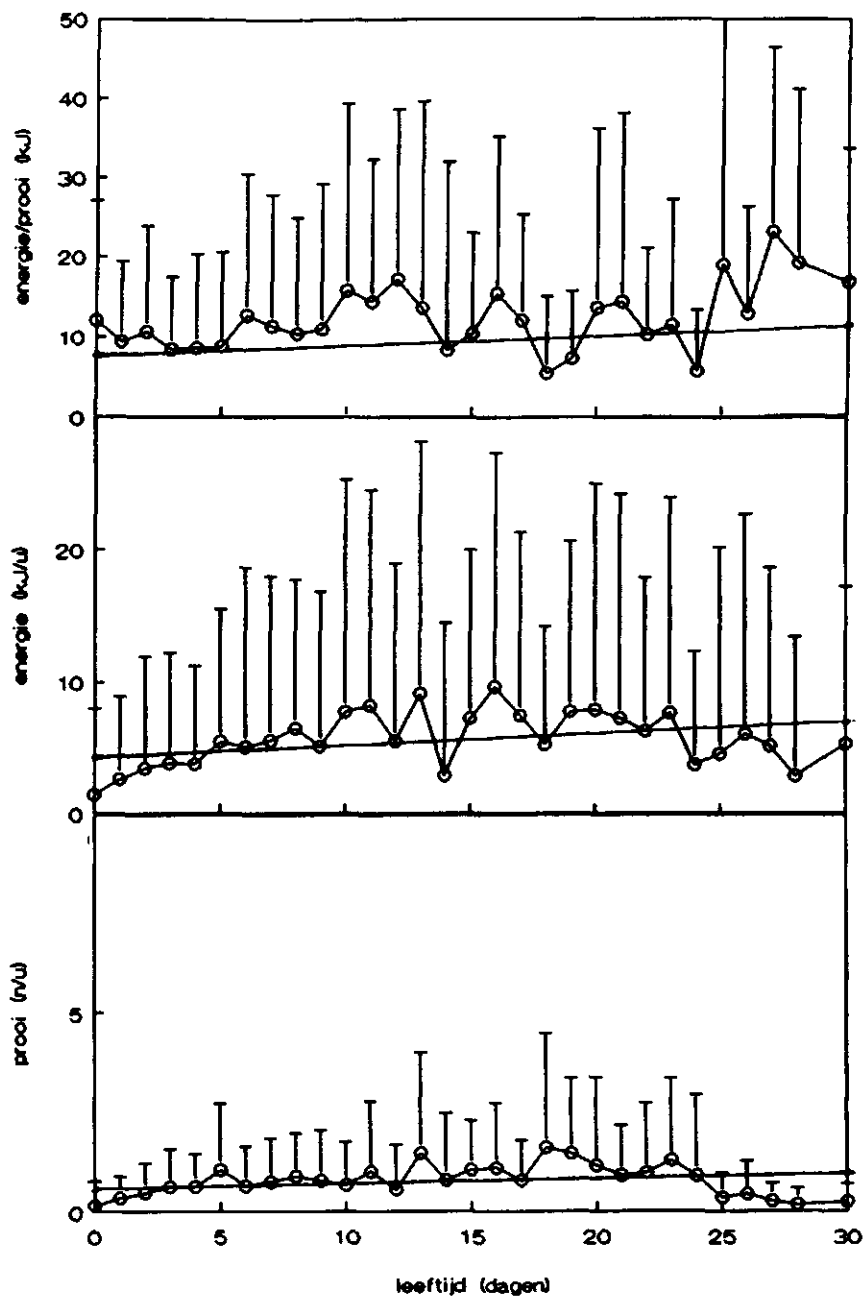
Het aantal geconsumeerde prooien per uur alsook de energieconsumptie per uur namen bij noordse-sternkuikens sneller toe bij een toenemende leeftijd dan bij visdiefkuikens (fig. 3). De energieconsumptie was echter bij de visdiefkuikens in de eerste dagen na uitkomst uit het ei hoger dan bij de noordse-sternkuikens.

Visdiefkuikens kregen naarmate ze ouder werden energierijkere prooi aangevoerd. Bij de noordse stern was geen significant patroon aantoonbaar.



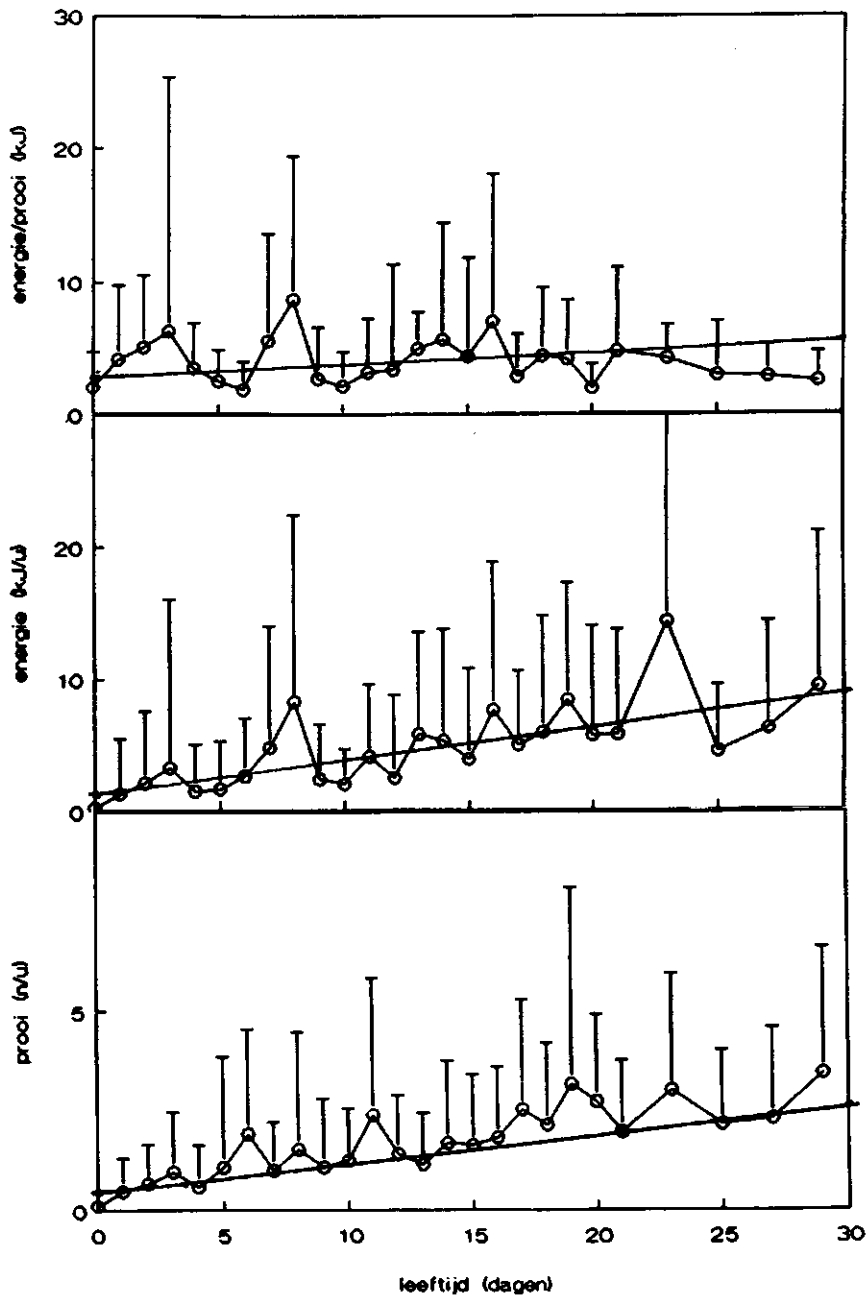
Figuur 2. Procentuele dieetsamenstelling van visdief en noordse stern op Griend in 1989 en 1990. N=noordse stern; V=visdief (ANOVA: garnaal N>V, $F_{1,1812}=22,576$, $p=0,000$; krab N>V, $F_{1,1812}=26,539$, $p=0,000$; platvis N>V, $F_{1,1812}=33,792$, $p=0,000$; haring V>N, $F_{1,1812}=153,810$, $p=0,000$; rest N>V, $F_{1,1812}=17,393$, $p=0,000$).

visdief



Figuur 3a. Totale prooiconsumptie per uur, energieconsumptie per uur en de energie per prooi, in relatie tot leeftijd van visdiefkuikens op Griend in 1989 en 1990. (Pearson R: visdief, prooi (n/u) = $0,013 \cdot \text{leeftijd} + 0,067$, $r^2 = 0,005$, $n = 2945$, $p = 0,00$; energie (kJ/u) = $0,09 \cdot \text{leeftijd} + 4,50$, $r^2 = 0,00324$, $n = 2945$, $p = 0,00$; energie/prooi (kJ) = $0,12 \cdot \text{leeftijd} + 8,11$, $r^2 = 0,02$, $n = 1287$, $p = 0,02$).

noordse stern



Figuur 3b. Totale prooiconsumptie per uur, energieconsumptie per uur en de energie per prooi, in relatie tot leeftijd van noordse-sternkuikens op Griend in 1989 en 1990. (Pearson R: noordse stern, prooi (n/u)= $0,092 \cdot \text{leeftijd} + 0,48$, $r^2=0,12$, $n=1262$, $p=0,00$; energie (kJ/u)= $0,26 \cdot \text{leeftijd} + 1,30$, $r^2=0,06$, $n=1262$, $p=0,00$; energie/prooi (kJ)= $0,10 \cdot \text{leeftijd} + 2,74$, $r^2=0,004$, $n=425$, $p=0,2$).

3.3 Abiotische factoren in relatie tot voedselconsumptie

3.3.1 De windsnelheid

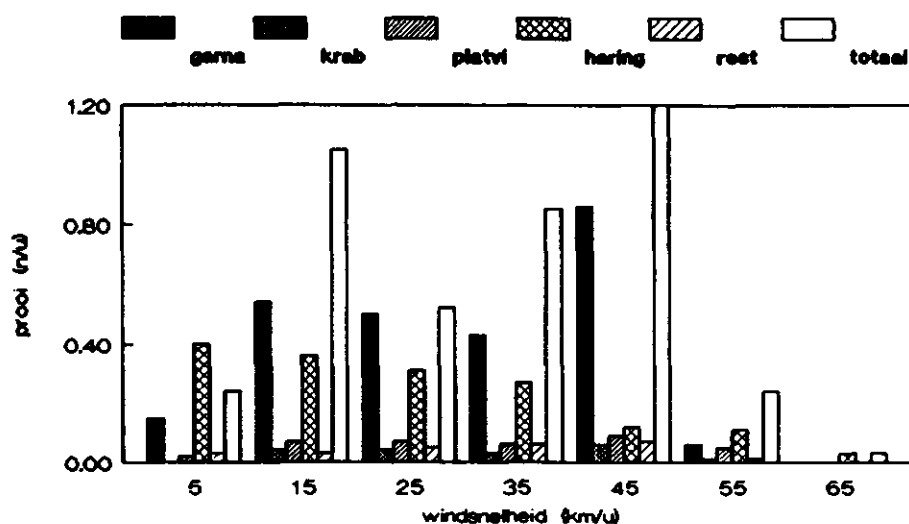
Op dagen met een gemiddelde windsnelheid kleiner dan 10 km per uur lijkt het dieet vooral te bestaan uit haring (fig. 4). Stijgt de windsnelheid, dan lijkt de totale hoeveelheid prooi toe te nemen, vooral veroorzaakt door de stijging van de hoeveelheid garnaal.

Op dagen met een gemiddelde windsnelheid beneden de 40 km per uur was de hoeveelheid door visdiefkuikens geconsumeerde haring significant groter dan op dagen met een windsnelheid boven de 40 km per uur (fig. 4). Dagen met windsnelheden groter dan 50 km per uur veroorzaakten een significante afname van de garnaalconsumptie, resulterend in een afname van het totaal aantal prooien tot beneden de 0,3 per uur.

Uitgedrukt in energie (fig. 5) blijkt dat de gemiddelde energieconsumptie per kuiken op dagen met windsnelheden groter dan 40 km per uur van 6 kJ per uur daalde tot beneden de 3 kJ per uur. Bij hogere windsnelheden was de energieconsumptie van de kuikens het geringst en de bruto energiebehoefte (BEL) van de kuikens, berekend aan de hand van de massa, het grootst. Het percentage van de bruto energiebehoefte (Q) dat door de visdiefkuikens geconsumeerd werd, daalde bij deze windsnelheden tot onder de 20%.

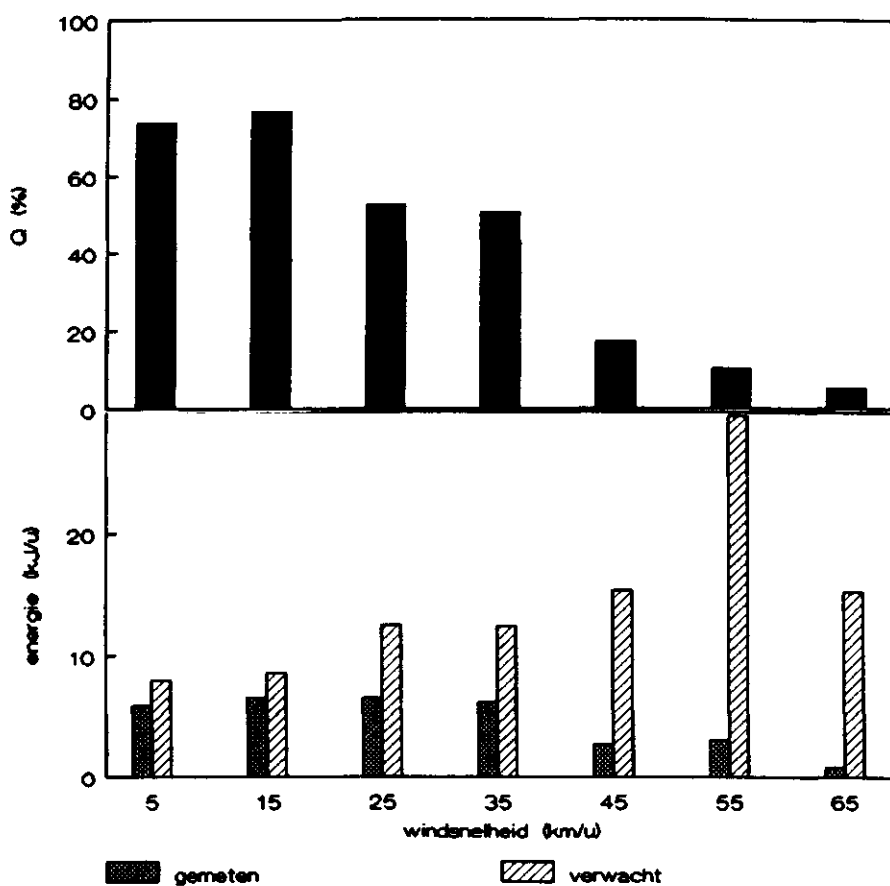
De noordse sterns zijn alleen bij windsnelheden beneden de 45 km per uur geprotocolleerd en in dit traject werden bij deze sterns geen significante verschillen aangetoond.

visdief 1989 en 1990



Figuur 4. Gemiddelde prooiconsumptie per uur van visdiefkuikens op Griend in 1989 en 1990 in relatie tot de gemiddelde windsnelheid per dag. Intervallen op x-as: 5=0-10 km/h, 15=10-20 km/h etc. (Scheffé: garnaal bij windsnelheid 45>55, $F_{6,2967}=5,1$, $p=0,0$; haring bij 5,15,25,35>45,55, $F_{6,2967}=13,6$, $p=0,0$; prooitotaal bij 15,25,35,45>55, $F_{6,2967}=7,46$, $p=0,0$).

visdief 1989 en 1990



Figuur 5. Gemiddelde gemeten energieconsumptie per uur, de aan de hand van de massa verwachte energieconsumptie (bruto energiebehoefte, BEL) en het door de kuikens geconsumeerde percentage van de bruto energiebehoefte (Q) van visdiefkuikens op Griend in 1989 en 1990 in relatie tot de gemiddelde windsnelheid per dag. Intervallen op de x-as: 5=0-10 km/h, 15=10-20 km/h etc. (Scheffé: energie bij windsnelheid 5,15,25,35>45, $F_{6,2976}=5,12$, $p=0,00$; Q bij 15,25>45, $F_{6,2025}=4,12$, $p=0,00$).

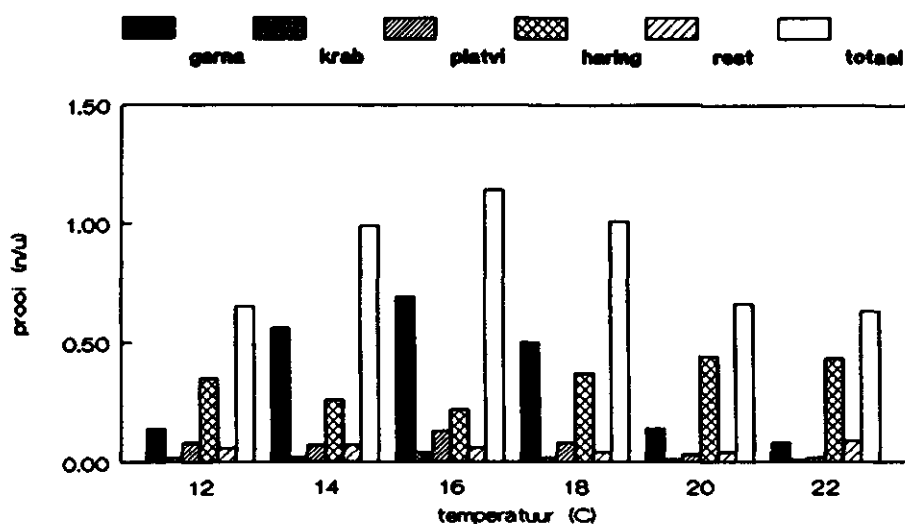
3.3.2 De temperatuur

De visdiefkuikens vertoonden een piek in prooiopname op dagen met een gemiddelde temperatuur tussen de 15° C en 19° C, vooral veroorzaakt door een significant grotere opname van garnaal (fig. 6). Het aantal haringen was op dagen met een gemiddelde temperatuur boven de 19° C significant groter dan op dagen met een gemiddelde temperatuur beneden 16° C.

Energetisch gezien werd op dagen met een gemiddelde temperatuur tussen de 19° C en 21° C meer geconsumeerd dan op dagen met een temperatuur tussen 15° C en 17° C (fig. 7). Op dagen met een gemiddelde temperatuur boven de 19° C kwam de energieconsumptie van de kuikens redelijk overeen ($Q > 60\%$) met de verwachte energieconsumptie (BEL). Bij lagere temperaturen was de geconsumeerde hoeveelheid energie relatief laag ten opzichte van de verwachte opname.

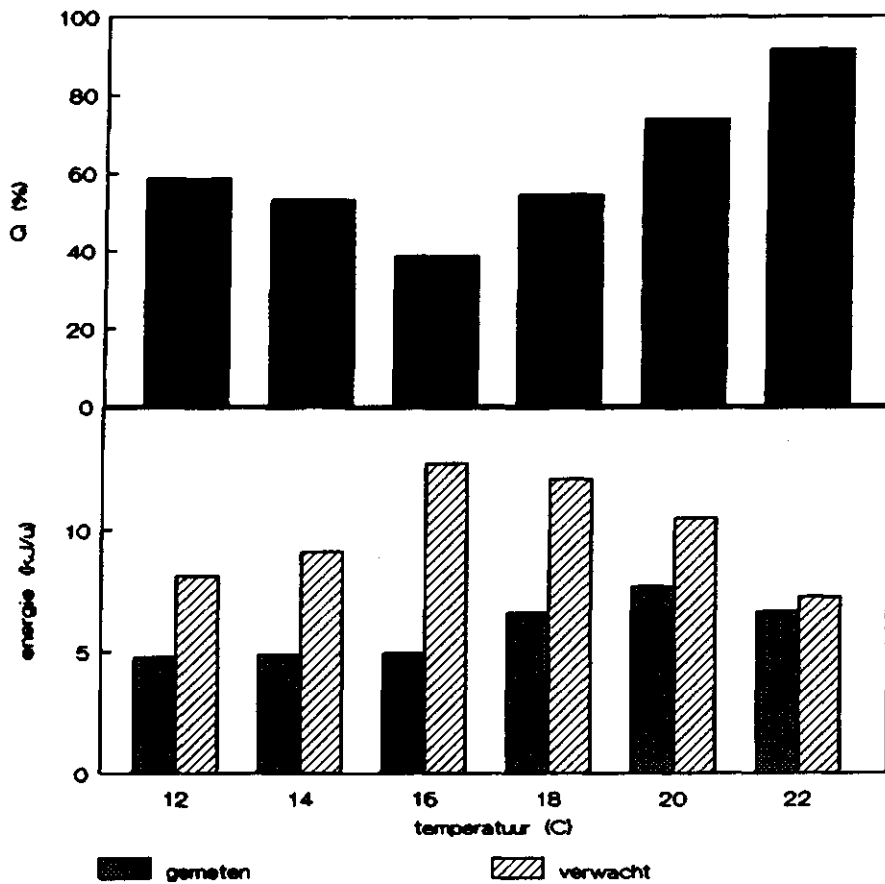
Noordse sterns vertoonden geen significant voedsel- of energiepatroon met de temperatuur.

visdief 1989 en 1990



Figuur 6. Gemiddelde prooiconsumptie per uur van visdiefkuikens op Griend in 1989 en 1990 in relatie tot de gemiddelde dagtemperatuur. Intervallen op de x-as: 12=11-13° C, 14=13-15° C etc. (Scheffé: garnaal bij temperatuur 18>12,20 en 16>12,20,22, $F_{5,2760}=9,60$, $p=0,00$; krab bij 16>18,20, $F_{5,2760}=3,95$, $p=0,01$; haring bij 20>14,16 en 18>16, $F_{5,2760}=6,24$, $p=0,00$; prooitotaal bij 16>12,22, $F_{5,2760}=6,24$, $p=0,00$).

visdief 1989 en 1990



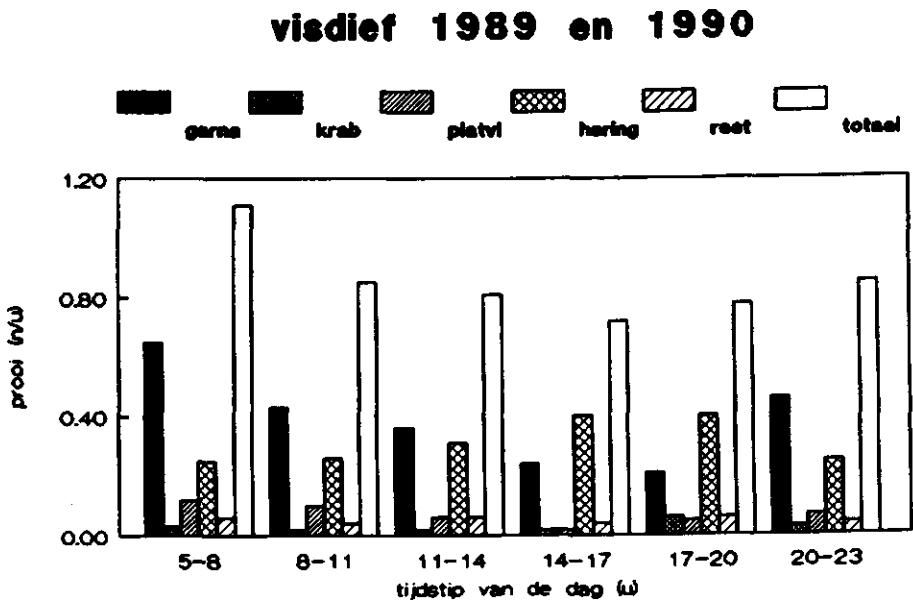
Figuur 7. Gemiddelde gemeten energieconsumptie per uur, de aan de hand van de massa verwachte energieconsumptie (bruto energiebehoefte, BEL) en het door de kuikens geconsumeerde percentage van de bruto energiebehoefte (Q) van visdiefkuikens op Griend in 1989 en 1990 in relatie tot de gemiddelde dagtemperatuur. Intervallen op de x-as: 12=11-13° C, 14=13-15° C etc. (Scheffé: energie bij temperatuur 20>16, $F_{5,1453}=3,99$, $p=0,00$; Q bij 20>16, $F_{5,1453}=3,95$, $p=0,00$).

3.3.3 Het tijdstip van de dag

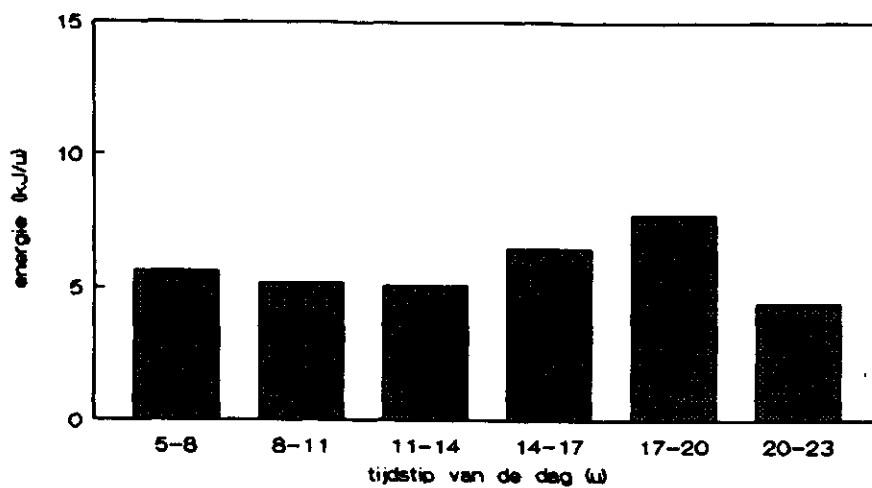
Tussen 5:00 uur en 8:00 uur aten de visdiefkuikens aanzienlijk meer garnaal en ook meer platvis per uur dan tussen 11:00 uur en 20:00 uur (fig. 8). Bij de aanvang van de dag lag het totaal aantal prooien per uur hierdoor boven de 1. Haring werd juist tussen 14:00 uur en 20:00 uur meer gegeten dan 's morgens en 's avonds.

In de periode van 17:00 uur tot 20:00 uur werd meer energie geconsumeerd dan tussen 11:00 uur en 14:00 uur en tussen 20:00 uur en 23:00 uur (fig. 9).

De noordse sterns vertoonden geen relatie met het tijdstip van de dag wat betreft de voedsel- en energieopname.



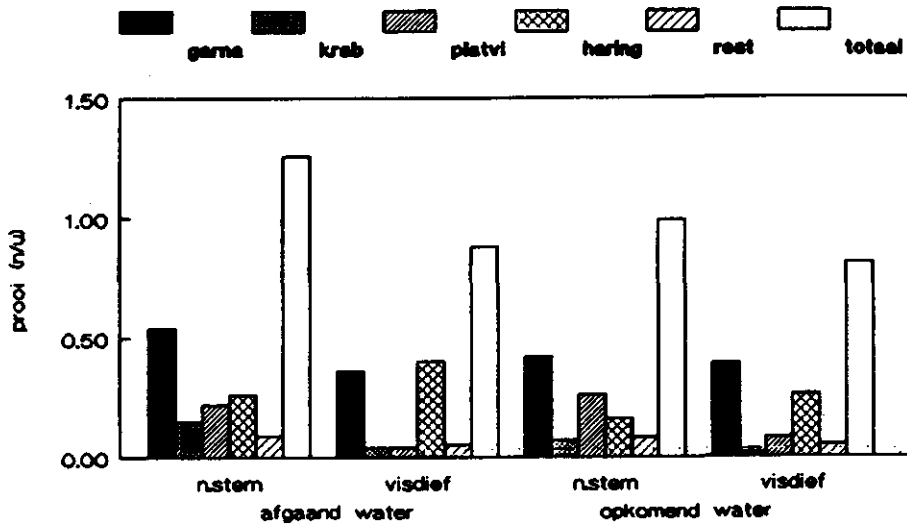
Figuur 8. Gemiddelde prooiconsumptie per uur van visdiefkuikens op Griend in 1989 en 1990 in relatie tot het tijdstip van de dag. (Scheffé: garnaal tussen 5-8>11-14,14-17,17-20, $F_{5,3079}=7,36$, $p=0,00$; krab tussen 17-20>11-14, $F_{5,3079}=2,99$, $p=0,01$; platvis tussen 8-11>14-17 en 5-8>14-17,17-20, $F_{5,3079}=6,29$, $p=0,00$; haring tussen 14-17,17-20>5-8,8-11,20-23 en 14-17, $F_{5,3079}=7,53$, $p=0,00$; prooitotaal tussen 5-8>14-17,17-20, $F_{5,3079}=3,93$, $p=0,00$).

visdief 1989 en 1990

Figuur 9. Gemiddelde energieconsumptie per uur van visdiefkuikens in 1989 en 1990 op Griend in relatie tot tijdstip van de dag. (Scheffé: energie tussen 17-20 > 11-14, 20-23, $F_{5,3079}=4,20$, $p=0,00$).

3.3.4 Het getij

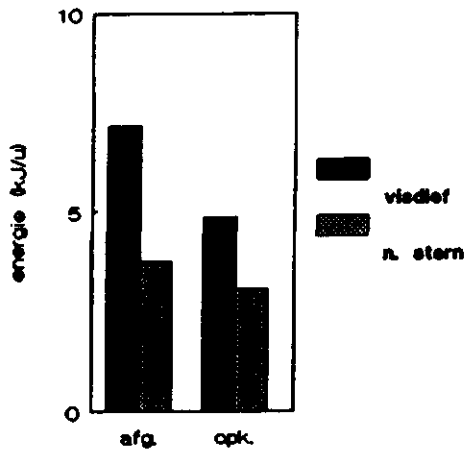
Het voedselpakket van de visdieven vertoonde een relatie met het getij (fig. 10). Bij afgaand water was het aantal haringen significant groter en het aantal platvissen kleiner dan bij opkomend water.



Figuur 10. Gemiddelde prooiconsumptie per uur van visdief- en noordse-sternkuikens in 1989 en 1990 op Griend in relatie tot afgaand en opkomend water (ANOVA: visdief, platvis bij opkomend water>afgaand water, $F_{1,3083}=9,30$, $p=0,00$; haring bij afgaand water>opkomend water, $F_{1,3083}=12,72$, $p=0,00$).

Het dieet van de noordse-sternkuikens vertoonde geen significante verschillen bij wisselend tij.

Visdieven kregen meer energie binnen bij afgaand tij (fig. 11). Bij de noordse sterns was er geen relatie tussen de energieopname en het getij aantoonbaar.



Figuur 11. Gemiddelde energieconsumptie per uur van visdief- en noordse-sternkuikens in 1989 en 1990 op Griend in relatie tot afgaand en opkomend water. afg=afgaand water; opk=opkomend water (ANOVA: visdief, energie bij afgaand water > opkomend water, $F_{1,3083}=22,557$, $p=0,00$).

3.4 Conditieverschillen bij visdiefkuikens

3.4.1 Conditie in relatie tot voedsel- en energieconsumptie

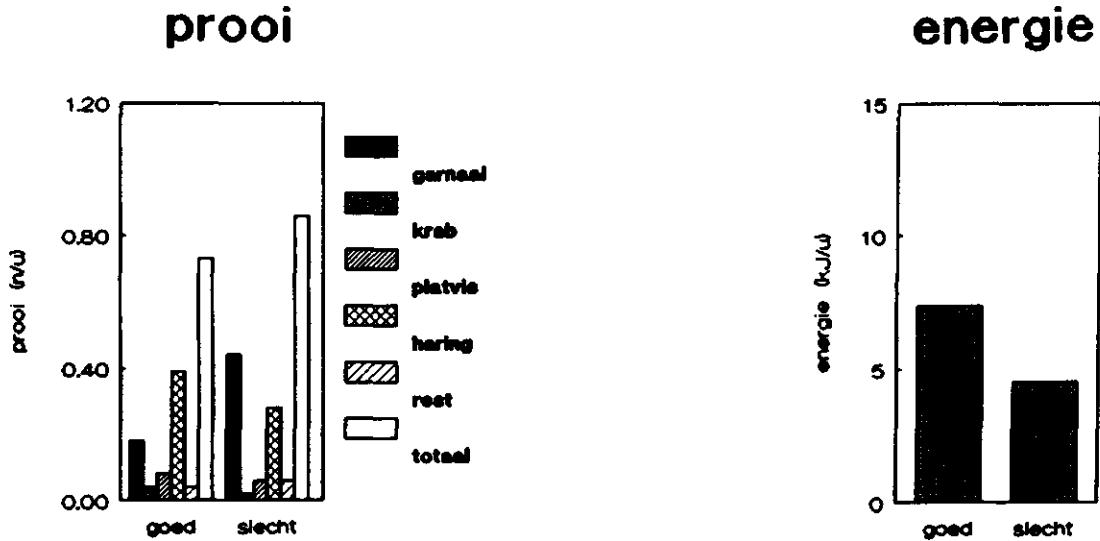
De goed groeiende kuikens aten gemiddeld minder prooien dan de slecht groeiende (fig. 12a). Het voedselpakket bestond bij de goede groeiers voornamelijk uit haring, terwijl de slechte groeiers minder haring en meer garnaal aten.

De goed groeiende visdiefkuikens consumeerden gemiddeld bijna 3 kJ per uur meer dan de slecht groeiende (fig. 12b).

3.4.2 Dieetsamenstelling en energieconsumptie in relatie tot het getij en de conditie van de kuikens

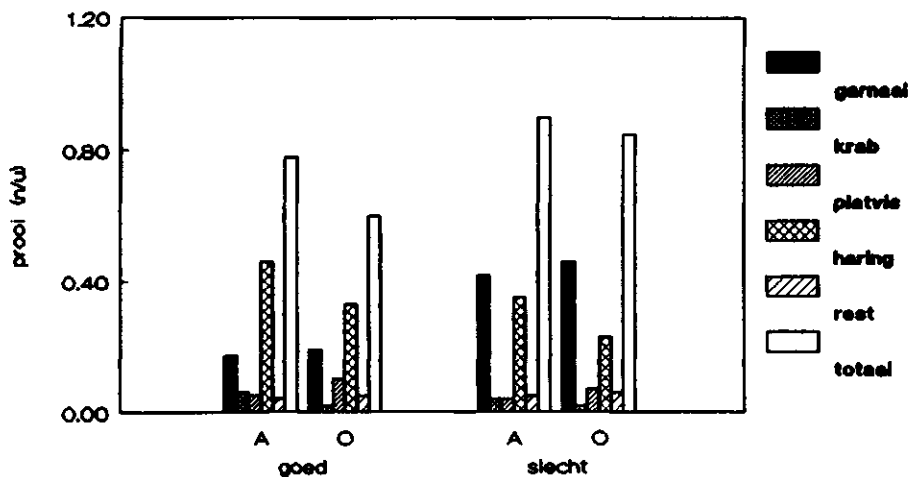
Goed groeiende kuikens consumeerden zowel bij opkomend als afgaand tij minder garnaal dan slecht groeiende kuikens. Bij opkomend tij aten de goede groeiers meer haring dan de slechte groeiers (fig. 13).

Figuur 14 toont aan dat zowel bij afgaand als opkomend getij de goed groeiende kuikens significant meer energie binnen kregen dan de slecht groeiende kuikens, waarbij het verschil het grootst was bij afgaand water.

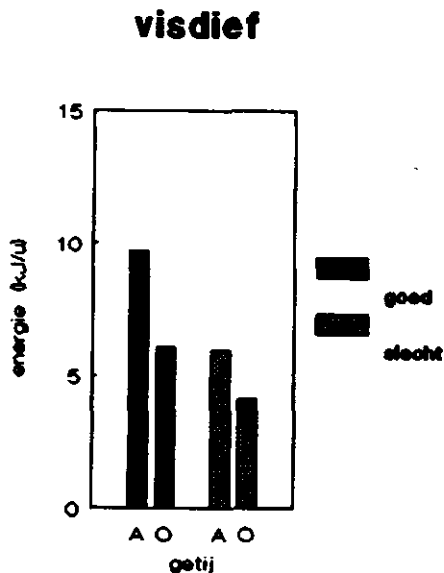


Figuur 12. Gemiddelde prooi- en energieconsumptie per uur op Griend in 1989 en 1990 voor goed groeiende en slecht groeiende visdiefkuikens (ANOVA: garnaal bij slecht>goed, $F_{1,2943}=24,5$, $p=0,00$; haring bij goed>slecht, $F_{1,2943}=4,229$, $p=0,04$; energie bij goed>slecht, $F_{1,2943}=27,2$, $p=0,00$).

visdief 1989 en 1990



Figuur 13. Gemiddelde prooiconsumptie op Griend in 1989 en 1990 van goed groeiende en slecht groeiende visdiefkuikens bij afgaand en opkomend water. A=afgaand water; O=opkomend water (ANOVA: garnaal bij afgaand water slecht>goed, $F_{1,1661}=4,39$, $p=0,04$; garnaal bij opkomend water slecht>goed, $F_{1,2484}=13,391$, $p=0,00$; haring bij opkomend water goed>slecht, $F_{1,2484}=10,99$, $p=0,00$).



Figuur 14. Gemiddelde energieconsumptie per uur op Griend in 1989 en 1990 van goed groeiende en slecht groeiende visdiefkuikens bij afgaand en opkomend water. A=afgaand water; O=opkomend water (ANOVA: energie bij afgaand water goed>slecht, $F_{1,1661}=4,09$, $p=0,04$; bij opkomend water goed>slecht, $F_{1,2484}=7,69$, $p=0,00$).

3.4.3 Voedsel- en energieconsumptie in relatie tot het tijdstip van de dag, het getij en de conditie van de visdiefkuikens

Aangezien zowel het tijdstip van de dag als het getij de voedsel- en energieconsumptie beïnvloeden zijn deze factoren gecombineerd.

Zowel de goed als slecht groeiende kuikens lijken bij afgaand water in de middag en tegen de avond meer haring en minder garnaal te consumeren dan in alle andere situaties (fig. 15, 16). De geringe consumptie van haring bij opkomend tij aan het begin van de dag lijkt bij de goed groeiende kuikens gepaard te gaan met een hogere platvis- en garnaalconsumptie. Bij slecht groeiende kuikens was hiervan nauwelijks sprake. Deze laatste lijken bij afgaand tij aan het begin en het einde van de dag een verhoogde garnaalconsumptie te vertonen.

Goed groeiende visdiefkuikens lijken over vrijwel de hele dag meer energie binnen te krijgen dan slecht groeiende, ongeacht het getij (zie fig. 17). De energieconsumptie van de slecht groeiende kuikens lijkt met name bij opkomend tij aan het begin van de dag gering ten opzichte van de goed groeiende. Opvallend is de relatief hoge energieconsumptie van de goed groeiende kuikens bij afgaand tij in de middag en vooravond.

Met het oog op de dagelijkse verschuiving (± 1 uur) van het getij is een grove indeling in vier verschillende dagen mogelijk, gebaseerd op een dagindeling in perioden van 3 uur:

- (1) opkomend - afgaand - opkomend water,
- (2) opkomend - afgaand - opkomend - afgaand water,
- (3) afgaand - opkomend - afgaand water, en
- (4) afgaand - opkomend - afgaand - opkomend water.

Wanneer afgaand tij 's morgens en dus 12 uur later ook 's middags valt, lijken zowel de goed groeiende als de slecht groeiende kuikens gedurende die twee perioden relatief veel energie te consumeren, hetgeen resulteert in een hoge energieopname per dag (zie situatie 3 en 4 in tabel 1).

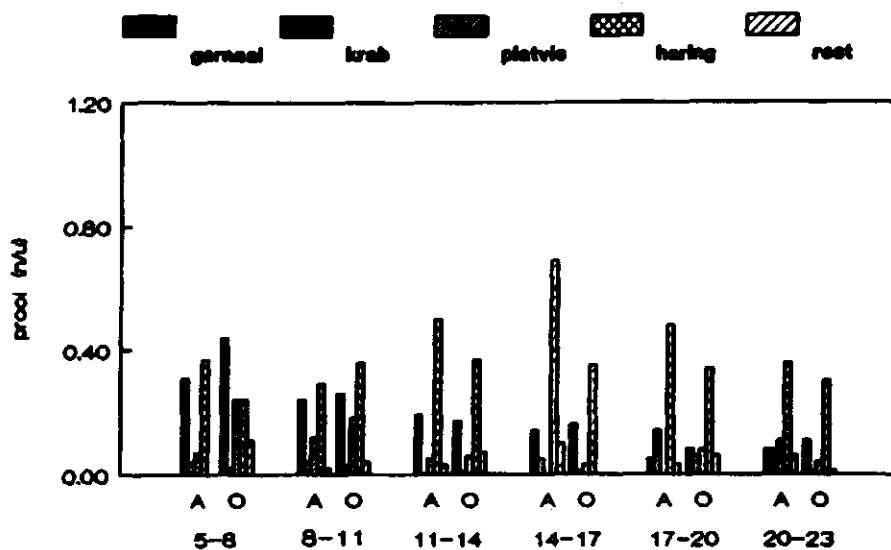
Tabel 1. De gemiddelde energieconsumptie (kJ) en de verschillen in energieconsumptie per dag op Griend in 1989 en 1990 van goed groeiende en slecht groeiende visdiefkuikens in relatie tot getij en tijdstip van de dag. A=afgaand water; O=opkomend water.

Getijserie	Slecht	Goed	Vershil
1.OOAAOO	83.1	137.0	53.9
2.OAAOOA	77.6	138.8	61.2
3.AAOAAA	92.4	142.7	50.3
4.AOOAAO	97.9	140.8	42.9

Valt er 's morgens echter een opkomend tij dan blijft de energieconsumptie van de goed groeiende kuikens nog boven de 137 kJ per dag ($\pm 3\%$ afname ten opzichte van dagen waar 's morgens afgaand tij valt), maar daalt de energieconsumptie van de slecht groeiende kuikens met ongeveer 15%. Het verschil tussen goede en slechte groeiers is het grootst wanneer opkomend tij bij het aanbreken van de dag en dus ook tussen 14:00 uur en 20:00 uur valt (situatie 2 in tabel 1). Dit verschil lijkt met name veroorzaakt te worden door de grotere haringconsumptie van de goed groeiende kuikens bij opkomend tij (fig. 13).

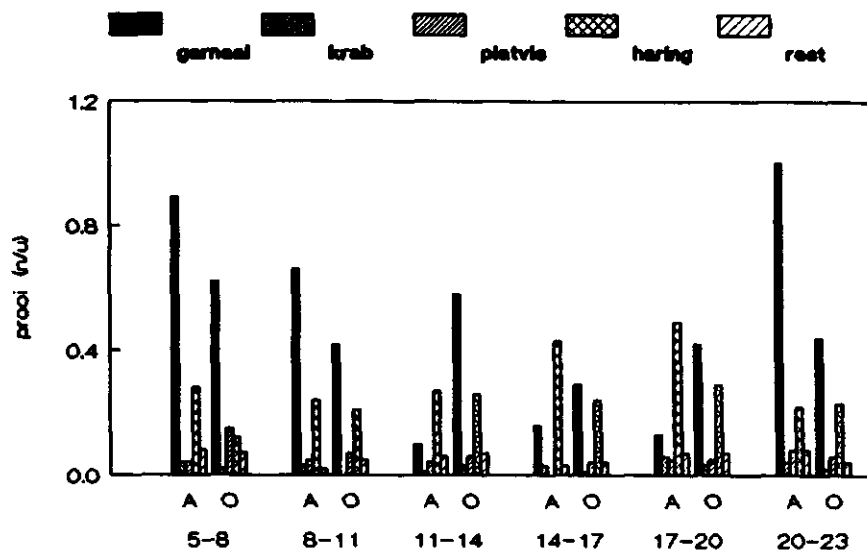
In acht genomen moet worden dat het in deze laatste paragraaf slechts handelt om trends en dat geen van de gevonden verschillen significant was.

visdief (1989, 1990) goed groeiend



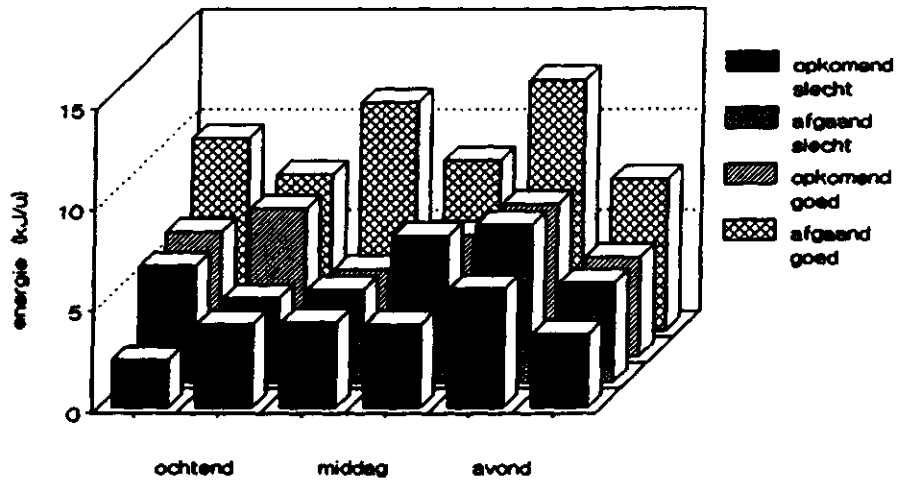
Figuur 15. Gemiddelde prooiconsumptie per uur op Griend in 1989 en 1990 van goed groeiende visdiefkuikens bij afgaand en opkomend water in relatie tot tijdstip van de dag. A=afgaand water; O=opkomend water.

visdief (1989, 1990) slecht groeiend



Figuur 16. Gemiddelde prooiconsumptie per uur op Griend in 1989 en 1990 van slecht groeiende visdiefkuikens bij afgaand en opkomend water in relatie tot tijdstip van de dag. A=afgaand water; O=opkomend water.

visdief : conditie, getij, tijdstip van de dag



Figuur 17. Gemiddelde energieconsumptie per uur op Griend in 1989 en 1990 van goed groeiende en slecht groeiende visdiefkuikens bij afgaand en opkomend water in relatie tot het tijdstip van de dag. Ochtend=5-8 en 8-11 uur, middag=11-14 en 14-17 uur, avond=17-20 en 20-23 uur.

4 DISCUSSIE

4.1 Procentuele dieetsamenstelling, prooiaantallen en energieconsumptie

Visdieven en noordse sterns hebben een overlappend voedselpakket, maar de prioriteit voor bepaalde prooisoorten verschilt (fig. 2). Visdiefkuikens op Griend eten vooral haring, terwijl de noordse-sternkuikens minder haring, maar meer garnaal, platvis en andere prooi consumeren. Met het oog op voedselconcurrentie is hier dus gedeeltelijk sprake van 'resource partitioning'. Visdieven geven de voorkeur aan relatief kleine hoeveelheden energetisch hoogwaardige prooien, waarbij de energie per prooi stijgt bij een toenemende leeftijd van de kuikens, terwijl noordse sterns in steeds grotere hoeveelheden energetisch laagwaardige prooien aanvoeren (fig. 3b). Zoals tijdens de veldwaarnemingen bleek, waren noordse sterns hiertoe in staat doordat beide adulte vogels tegelijkertijd prooi aanvoerden, terwijl bij visdieven meestal slechts een van beide ouders actief was. Hoewel van energetisch lagere waarde dan haring, mogen garnalen, krabben en platvissen niet onderschat worden als voedselbron. Naast energie kunnen deze prooien belangrijke nutriënten bevatten voor de groei, waarbij bij garnaal en krab gedacht kan worden aan kalk als leverancier voor de aanmaak van skelet en verenkleed. Nutriëntensamenstelling van prooi is een bron voor verder onderzoek.

4.2 Abiotische factoren in relatie tot voedselconsumptie

4.2.1 De windsnelheid

De windsnelheid bepaalt in hoge mate het broedsucces van de visdief (Dunn 1973, Frank 1992), doordat het de vangstrategie van de adulte vogels beïnvloedt (Taylor 1983). Bij toenemende windsnelheden neemt de frequentie van 'partial plunge dives' en 'contact dips' (jagen op geringe diepte in het water) toe ten koste van het aantal 'full plunge dives' (jagen op grotere diepte). Waarschijnlijk is de grotere golfslag en daardoor het beperktere zicht en niet de windsnelheid zelf hiervan de oorzaak (Taylor 1983). De afname van 'full plunge dives' en de toename van de andere twee foerageerstrategieën kan de schijnbare afname verklaren van haring, die waarschijnlijk op grotere diepte wordt gevangen, en de toename van garnaal, die waarschijnlijk op geringere diepte wordt gevangen (fig. 4).

Bij windsnelheden van rond de 40 km per uur (6 Beaufort) zijn de adulte visdieven in staat om een afname van haring bij toenemende windsnelheid energetisch te compenseren door grotere hoeveelheden garnaal aan te voeren (fig. 4, 5).

Windsnelheden boven de 40 km per uur leveren energetisch grote problemen op. De adulte visdieven zijn dan niet meer in staat het tekort aan energie te compenseren. Dergelijke windsnelheden over langere perioden kunnen uiteindelijk fatale gevolgen hebben voor het broedsucces, zoals in 1990 het geval was. Toen werd een voor visdieven aanvankelijk succesvol broedseizoen met gemiddeld bijna twee kuikens per nest een volledige

mislukking door enkele zware stormen in de laatste weken.

Noordse sterns zijn niet bij zeer hoge windsnelheden geprotocolleerd, doch zij lijken ongevoelig voor wind-, temperatuur- en getijvariatie en het tijdstip van de dag. De adulte vogels blijken in staat te zijn om bij de meeste weertypen, op ieder tijdstip van de dag en bij iedere waterstand hun jongen te voorzien van een redelijk constante dieetsamenstelling en energieconsumptie. Dit lijkt vooral te worden bepaald door de prooikeuze, aangezien de dieetsamenstelling van visdieven met name bij slechter weer meer gaat lijken op die van de noordse stern. Daarnaast zal de strategie, dat beide ouders actief deelnemen aan de voedselvoorziening, en het kleinere aantal kuikens per nest (visdief 2-3 kuikens, noordse stern 1-2 kuikens) ervoor zorgen dat de energieconsumptie per kuiken bij de noordse stern constanter is.

4.2.2 De temperatuur

Dagen met een gemiddelde temperatuur boven de 19° C zijn voor adulte visdieven gunstig om haring aan te voeren, en op deze dagen wordt dus ook relatief veel energie geconsumeerd door de visdiefkuikens. Een mogelijke verklaring hiervoor is dat dagen met een relatief hoge temperatuur vaak gepaard gaan met lage windsnelheden en veel zon, wat het zicht bevordert (zie ook 4.2.3). Of de temperatuur echter direct de foerageeractiviteit van de adulte vogels beïnvloedt dan wel de vangkans van bepaalde prooisoorten, is niet duidelijk.

4.2.3 Het tijdstip van de dag

Vele auteurs maken melding van een prooipiek aan het begin van de dag (Marples & Marples 1934, Hawksley 1957, Rollin 1958, Burton & Thurston 1959, Pearson 1968, Mes & Schuckard 1976, Frank 1992). Bij de visdiefkuikens op Griend werd deze piek vooral door garnaal veroorzaakt (fig. 8). Deze prooi kan op Griend snel gevangen worden op een relatief kleine afstand van de kolonie. Mede gezien het feit dat de energieconsumptie 's morgens lager lijkt dan 's middags (fig. 9), is het goed mogelijk dat garnalen de eerste honger van de kuikens stillen. Daarna verschuift in de loop van de dag het patroon naar haring als belangrijkste prooi, en daarmee stijgt de energieconsumptie. Hoewel gesuggereerd wordt dat direct voor de nacht ter overbrugging van deze prooiloze periode extra prooi wordt geconsumeerd (Mes & Schuckard 1976), is hiervan ons inziens geen sprake. In de laatste drie uur van de dag werd zelfs relatief weinig energie geconsumeerd door de visdiefkuikens (fig. 9).

Waarom haring nu juist in de loop van de middag en het begin van de avond het meest gevangen wordt, is vooralsnog onduidelijk. Gedacht kan worden aan verspreiding of activiteit van de haring, die onder andere beïnvloed wordt door de temperatuur van het water (Fonds 1978). Ook zou de overwegend zuidwestenwind (visdieven bidden tegen de wind in) in combinatie met zonnestand (de reflectie van zonlicht op het water) van invloed kunnen

zijn, aangezien de dieren zichtjagers zijn.

4.2.4 Het getij

Visdieven halen bij afgaand water meer haring. Vanuit energetisch oogpunt betekent dit dat het gunstiger is om tweemaal per dag afgaand water te hebben ('superdag'), 's morgens en 's middags, wat ook blijkt uit tabel 1. Dit heeft tevens als voordeel dat de tweede maal afgaand water ook nog 's middags valt, wanneer er toch al meer haring wordt gevangen. Het zou dus van belang kunnen zijn de legdatum zo te kiezen dat tijdens het opgroeien van de kuikens zo veel mogelijk van deze 'superdagen' voorkomen, aangezien energie de beperkende factor lijkt voor het opgroeien van de kuikens. Helaas zijn de gegevens over legdata op Griend vooralsnog te summier.

4.3 Conditie van de visdiefkuikens

Het verschil in conditie wordt niet veroorzaakt door het totale aantal prooien, maar door het verschil in energieinhoud tussen prooisoorten. De goed groeiende kuikens krijgen vaak meer energetisch rijkere haring, terwijl de slecht groeiende kuikens minder haring en veel meer garnaal te eten krijgen (fig. 12).

Wanneer er sprake is van een energetische 'superdag', krijgen vooral de goed groeiende kuikens relatief veel energie binnen. Problemen voor de slecht groeiende kuikens treden vooral op wanneer 's morgens en tegen de avond sprake is van opkomend water. Op zulke dagen daalt de energieconsumptie van de goed groeiende kuikens nauwelijks, maar neemt de toch al lagere energieconsumptie van de slecht groeiende kuikens nog verder af (tabel 1). Het is vooralsnog onduidelijk of de verschillen in conditie veroorzaakt worden door verschillen in ouderlijke kwaliteit, het aantal kuikens binnen een nest dan wel erfelijke factoren. Om gegevens omtrent conditie beter te kunnen interpreteren, is verdere analyse noodzakelijk.

5 CONCLUSIES

- (1) Op Griend is sprake van 'resource partitioning' tussen visdief en noordse stern. De voorkeur van de visdief gaat uit naar energetisch rijke prooien als haring, terwijl de noordse stern in grotere aantallen energetisch arme prooien als garnaal en platvis aanvoert.
- (2) Windsnelheden boven 40 km per uur veroorzaken een sterke afname van energieaanvoer door adulte visdieven voor hun kuikens. Dergelijke windsnelheden over langere perioden beïnvloeden in sterke mate het broedsucces.
- (3) Temperaturen boven de 19° C zijn voor de visdief gunstig voor het vangen van energetisch gunstige prooi als haring.
- (4) Visdieven vertonen een dagpatroon in voedselaanvoer. De adulte vogels voeren 's morgens voornamelijk energetisch arme prooi aan, terwijl in de middag en vooravond voornamelijk energetisch rijke prooi wordt aangevoerd.
- (5) Bij afgaand water wordt door visdiefkuikens meer energie geconsumeerd dan bij opkomend water.
- (6) De prooiaanvoer van adulte noordse sterns voor hun kuikens lijkt ongevoelig voor wind-, temperatuur- en getijvariatie en het tijdstip van de dag. Doordat beide ouders foerageren en door de prooi-soortkeuze en het geringe aantal kuikens per nest hebben noordse-sternkuikens een vrijwel constante dieetsamenstelling en energieconsumptie.
- (7) Verschillen in energieconsumptie tussen goed en slecht groeiende visdiefkuikens worden versterkt door de invloed van getij in combinatie met tijdstip van de dag. Opkomend tij aan het begin van de dag, en dus ook 's middags, resulteert in een sterke afname van de toch al lagere energieconsumptie van slecht groeiende kuikens.

DANKWOORD

Onze dank gaat uit naar Marcel Klaassen voor zijn goede begeleiding, enerverende discussies en voor het voorzien van alle middelen, ook al waren ze uit München afkomstig. Verder bedanken we B. Habekotté voor zijn bijdrage aan het veldwerk en de verzorging van de getijgegevens. Ook bedanken wij B. Ebbinge , A. 'snelle cursor' Beintema en M. Driessen voor het mogen lenen van hun printer en computer, en J. Veen en T. van de Zande voor hun behulpzaamheid.

LITERATUUR

- Barrett, R.T., T. Anker-Nilsson, F. Rikardsen, K. Valde, N. Rov & W. Vader 1987. The food, growth and fledging success of Norwegian puffin chicks *Fratercula arctica* in 1980-1983. *Ornis scand.* 18: 73-83.
- Becker, P.H. & P. Finck 1985. Witterung und Ernährungssituation als entscheidende Faktoren des Bruterfolgs der Flussseseschwalbe (*Sterna hirundo*). *J. Orn.* 126: 393-404.
- Becker, P.H., D. Frank & U. Walter 1987. Geographische und jährliche Variation der Ernährung der Flussseseschwalbe (*Sterna hirundo*) an der Nordseeküste. *J. Orn.* 128: 457-475.
- Boecker, M. 1967. Vergleichende Untersuchungen zur Nahrungs- und Nistökologie der Flussseseschwalbe (*Sterna hirundo* L.) und der Küstenseeschwalbe (*Sterna paradisaea* Pont.). *Bonner zool. Beitr.* 18: 15-126.
- Burton, P.K.J. & M.H. Thurston 1959. Observations on the Arctic Terns in Spitsbergen. *Br. Birds* 52: 149-161.
- Dauvin, J.C. & M. Joncourt 1989. Energy values of marine benthic invertebrates from the western English Channel. *J. mar. Biol.* 69: 589-595.
- Dunn, E.K. 1973. Changes in fishing ability of terns associated with windspeed and sea surface conditions. *Nature* 244: 520-521.
- Fonds, M. 1978. The seasonal distribution of some fish species in the western Dutch Wadden Sea. In: N. Dankers, W.J. Wolff & J. Zijlstra (eds), *Fishes and fisheries of the Wadden Sea. Report 5, Wadden Sea Working Group. Stichting Veth tot steun aan Waddenonderzoek, Leiden.*
- Frank, D. 1992. The influence of feeding conditions on food provisioning of chicks in Common Terns *Sterna hirundo* nesting in the German Wadden Sea. *Ardea* 80 (in druk).
- Griffiths, D. 1977. Caloric variations in Crustacea and other animals. *J. Anim. Ecol.* 40: 593-605.
- Hawksley, O. 1957. Ecology of a breeding population of Arctic Terns. *Bird-Banding* 28: 57-92.
- Heubeck, M. 1988. Shetland's seabirds in dire straits. *BTO News* 158: 1-2.

- Klaassen, M. 1987. De massale sterfte van vogels en zeehonden in de Barendtszee. *Circumpolar J.* 4: 37-38.
- Klaassen, M. 1989. Voedselbehoefte van sterns in het Waddengebied. *Limosa* 62: 97-99.
- Lemmetyinen, R. 1976. Feeding segregation in the Arctic and Common Tern in southern Finland. *Auk* 93: 636-640.
- Marples, G. & A. Marples 1934. *Sea Terns or Sea Swallows. Country life*, London.
- Mes, R. & R. Schuckard 1976. Een onderzoek naar verschillen in foerageeractiviteit tussen visdief (*Sterna hirundo*) en noordse stern (*Sterna paradisaea*) op Engelsmanplaat (NL). Verslagen en technische gegevens, Instituut voor Taxonomische Zoölogie (Zoölogisch Museum), Amsterdam.
- Montevecchi, W.A. & J. Piatt 1984. Composition and energy contents of mature inshore spawning capelin (*Mallotus villosus*): implications for seabird predators. *Comp. Biochem. Physiol.* 78A: 15-20.
- Pearson, T.H. 1968. The feeding biology of sea-bird species breeding on the Farne Islands, Northumberland. *J. Anim. Ecol.* 37: 521-552.
- Rauck, G. 1978. The possibility of long term stock size of fish species living in the Wadden Sea. In: N. Dankers, W.J. Wolff & J. Zijlstra (eds), *Fishes and fisheries of the Wadden Sea. Report 5, Wadden Sea Working Group. Stichting Veth tot steun aan Waddenonderzoek, Leiden.*
- Rinke, H. 1938. Über die chemische Zusammensetzung einigen Bodentiere der Nord- und Ostsee und ihre Heizwertbestimmung. *Helg. Wiss. Meeresunters.* 1: 112-140.
- Rollin, N. 1958. The daily behaviour of birds of the Farnes. (Part II). *Trans. nat. Hist. Soc. Northumb., New Ser.* 12: 161-184.
- Sidwell, V.D., P.R. Foncannon, N.S. Moore & J.C. Bonnet 1974. Composition of the edible portion of raw (fresh or frozen) crustaceans, finfish, and mollusks. I. Protein, fat, moisture, ash, carbohydrate, energy value, and cholesterol. *Mar. Fish. Rev.* 36: 21-35.
- Szaniawska, A. 1984. Seasonal changes in weight and energy content in the Crangon crangon population of Gdansk Bay. *Ophelia* 3: 247-251.

- Taylor, I.R. 1983. Effect of wind on the foraging behaviour of Common and Sandwich Terns. *Ornis scand.* 14: 90-96.
- Thayer, G.W., W.E. Schaaf, J.W. Angelovic, M.W. Lacroix 1972. Caloric measurements of some estuarine organisms. *Fish. Bull.* 71: 289-296.
- Vader, W., R. Barrett, K.E. Erikstad & K.-B. Strann 1988. Where have all the Guillemots (*Uria aalge*) gone? A situation report from North Norway. In: M.L. Tasker (ed.), *Seabird food en feeding ecology. Proc. Third International Conference of the Seabird Group.*
- Veen, J. 1980. Waarom broeden vogels in kolonies? *Limosa* 53: 37-48.
- Wacasey J.W. & E.G. Atkinson 1987. Energy values of marine benthic invertebrates from the Canadian Arctic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 39: 243-250.

SAMENVATTING

Voedselbeschikbaarheid speelt een grote rol bij het broedsucces van zeevogels. Zowel de invloeden van menselijke activiteiten als die van getijritmiek en weersomstandigheden op het foerageersucces zijn aangetoond in eerdere studies. Bij de visdief *Sterna hirundo* zijn naast deze factoren ook het tijdstip van de dag en de geografische ligging van de kolonie van invloed op het broedsucces.

Dit verslag behandelt de invloed van windsnelheid, temperatuur, tijdstip van de dag en getij op de dieetsamenstelling en energieconsumptie van kuikens van noordse stern *S. paradisaea* en visdief op Griend in 1989 en 1990. Ook zijn de invloeden van getij en tijdstip van de dag op de conditieverschillen tussen visdiefkuikens onderzocht.

Dieetsamenstelling en energieconsumptie van visdiefkuikens vertonen een sterke relatie met getij en tijdstip van de dag, en in mindere mate met temperatuur. Het broedsucces van de visdief wordt in hoge mate bepaald door de windsnelheid, doordat hoge windsnelheden de energieaanvoer door adulte vogels reduceren. Verschillen in conditie van visdiefkuikens worden versterkt wanneer twee keer per dag sprake is van opkomend tij. Op zulke dagen daalt de energieconsumptie van met name de slecht groeiende kuikens.

Noordse sterns lijken ongevoeliger voor deze wisselende abiotische factoren door een andere broed- en voedselstrategie. Doordat beide ouders foerageren en door prooi-soortkeuze en het geringe aantal kuikens per nest zijn de schommelingen in de consumptie geringer dan bij de visdief.

Bijlage 1. Codesysteem.

1 Nonlocomotie aanwezig afwezig	1 broeden	1 beschut: adult aanwezig	
		2 zitten	2 beschut: adult afwezig
		3 staan	3 onbeschut: adult
		4 poetsen	4 onbeschut: adult
		5 heraanbieden	
		6 liggen	
2 Locomotie	1 lopen	1 adult aanwezig: prooi aanwezig	
	2 vliegen	2 adult afwezig : prooi aanwezig	
	3 afvliegen/weg	3 adult aanwezig: prooi afwezig	
	4 bedelen	4 adult afwezig : prooi afwezig	
	5 zwemmen		
3 Prooi aanvliegen	1 garnaal	1≤0,5 cm, 2=1 cm, 3=1,5 cm, 4=2 cm,	
4 Prooi eten	2 krab	5=2,5 cm, 6=3 cm, 7=3,5 cm, 8=4 cm,	
8 Prooi opgeven	3 platvis	9≥4,5 cm	
9 Prooiwissel ouders	4 haring	1≤6 cm, 2=7 cm, 3=8 cm, 4=9 cm,	
	5 zandspiering	5=10 cm, 6=11 cm, 7=12 cm, 8=13 cm,	
	6 overige rondvis	9≥14 cm	
	7 worm		
	8 zeenaald		
	9 inktvis		
	5 Aanvallen	1 adult	1 om prooi, gewonnen
	6 Aangevallen worden	2 kuiken	2 om prooi, verloren
		3 kokmeeuwkuiken	3 niet om prooi
4 kokmeeuw		4 als prooi	
5 zilvermeeuw			
6 spreeuw			