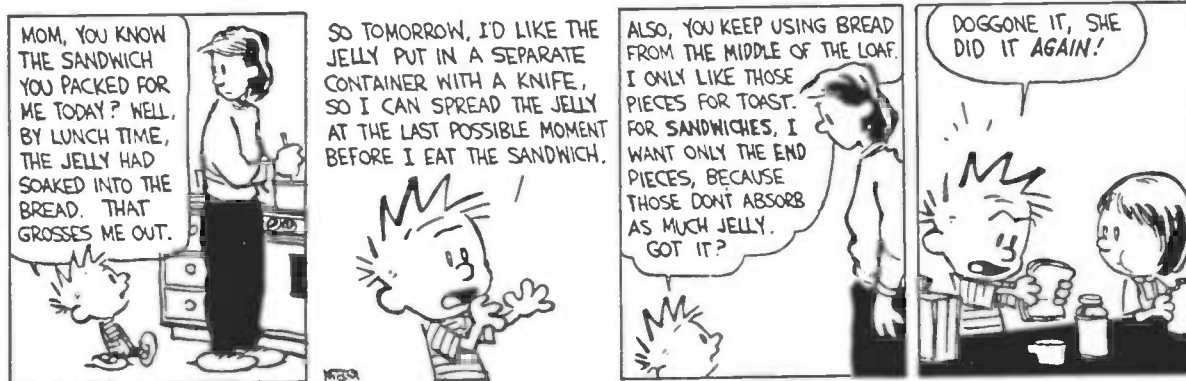


# Een volwassen benadering van het opvoeden van kuikens bij de Grote Stern (*Sterna sandvicensis*)



Frank Hoffmann

Doctoraalverslag Dierecologie  
Rijksuniversiteit Groningen, Onderzoeksinstituut Biologie

D 690

# Een volwassen benadering van het opvoeden van kuikens bij de Grote Stern (*Sterna sandvicensis*)

Frank Hoffmann  
Begeleid door: Eric Stienen (Alterra)

Doctoraalverslag Dierecologie  
Rijksuniversiteit Groningen, Onderzoeksinstituut Biologie

Haren, februari 2000

# Inhoud

Inleiding	5
Materiaal en methoden	7
Onderzoeksgebieden	7
Meting tijdsbesteding oudervogels	8
Dieetanalyse adulten	8
Bepaling energetische inhoud proovissen	9
Resultaten	10
Tijdsbesteding oudervogels	10
Dieetanalyse	10
Energetische inhoud Haring en zandspieringachtigen	10
Discussie	18
Foerageertijd	18
Dieetanalyse	18
Foerageertijd en dieet	19
Arbeidsverdeling tussen ouders	20
Aanzet tot een model	20
Eindconclusies	24
Dankwoord	25
Samenvatting/ Summary	26
Literatuur	27

## Inleiding

De broedperiode is zeer intensief voor adulte (zee)vogels: onder vaak moeilijke omstandigheden moeten in relatief korte tijd kuikens groot worden gebracht. Een succesvol broedsel met een nakomelingschap met een hoge fitness is onder meer afhankelijk van de groei en de omstandigheden in de eerste levensfase van het kuiken en van de conditie van de ouders. De Optimal Working Capacity theorie (Royama, 1966) stelt dat boven de optimale inspanningscapaciteit van de ouders de toekomstige broedsuccessen toenemend in gevaar komen. Ondanks dat experimenten met het vergroten van de broedselgrootte hebben aangetoond dat ouders hun inspanningen boven het "natuurlijke" niveau kunnen brengen, blijkt dit op de lange termijn toch nadelig te zijn. Dus naast de optimale inspanningscapaciteit is er ook een optimale broedselgrootte (Dijkstra *et al.* 1990, Daan *et al.* 1990, Tinbergen & Daan 1990). Van sterns (*Sternidae*) wordt gezegd dat ze werken aan de grenzen van hun vermogen en relatief hoge foerageer- en vliegkosten hebben (Pearson 1968, Wendeln & Becker 1996). Het is dus van belang dat de adulte vogels efficiënt en zuinig met hun energie omgegaan. De Grote Stern (*Sterna sandvicensis*), een koloniebroeder en semi-nestvlieder, heeft een legsel van één dan wel twee eieren (gem. 1.6), waarvan echter vrijwel nooit twee kuikens uitvliegen (Veen 1977, Brenninkmeijer & Stienen 1992). Uitgaande van de optimale broedselgrootte-theorie, zou kunnen worden verondersteld dat één kuiken optimaal is voor de Grote Stern, en dat meer kuikens het vermogen van de ouders overschrijdt. Is het inderdaad zo dat Grote Sterns aan de grenzen van het vermogen werken?

Om hier achter te kunnen komen is kennis van de energie- en dus ook tijdsbesteding van de oudervogels tijdens de broedperiode nodig. Oudervogels moeten niet alleen in de energiebehoefte van hun kuikens voorzien, maar moeten ook hun eigen energiehuishouding op peil houden. De energiebehoefte van het kuiken neemt toe met de groei; op het moment dat de aanmaak van weefsel het hoogst is (tussen dag 10 en 17), vertoont ook de energiebehoefte een piek (Drent *et al.* 1992). De Groei- en energiebehoeftecurves van kuikens in het laboratorium (Klaassen *et al.* 1992) en in het veld (Stienen & Brenninkmeijer 1994) vertonen een zelfde verloop. Dit verloop van de energiebehoefte van een kuiken met de leeftijd kan worden vergeleken met het verloop van de tijds- en energiebesteding van de oudervogels in dezelfde periode. Het is te verwachten dat oudervogels op de groei- en energiebehoefte van hun kuiken zullen anticiperen.

De toenemende energiebehoefte van het kuiken brengt met zich mee dat de ouders gedurende de groei van hun kuiken in toenemende mate voedsel moeten aandragen. Dit kunnen ze doen door meer vissen en/of grotere vissen aan te dragen (Stienen & Brenninkmeijer 1994, Shealer 1998). Het is te verwachten dat voor het vangen van meer vissen in totaal een langere foerageertijd nodig is en dat voor grotere vis meer tijd nodig is dan voor een kleine. Hierdoor zal waarschijnlijk de tijd die de ouders per dag aan foerageren besteden in de loop van de broedperiode toenemen. Een dergelijk patroon is inderdaad waargenomen: bij jonge kuikens is steeds één ouder alleen aan het foerageren, terwijl de partner bij het nest blijft. Naarmate het kuiken ouder wordt, gaan beide ouders steeds meer tegelijk foerageren en wordt het kuiken langer alleen gelaten, vooral in jaren met een slechte voedselvoorziening (Stienen & Brenninkmeijer 1994). Dit laatste duidt erop dat één ouder alleen niet in de voedselbehoefte van het kuiken kan voorzien, en dat samenwerking nodig is. Verder is van belang dat de energie-uitgaven van het kuiken door bebroeding sterk worden gereduceerd (Klaassen *et al.* 1989, Gabrielsen *et al.* 1992, Klaassen *et al.* 1992) en dat de aanwezigheid van een ouder de kans op predatie van het kuiken wordt door rovers verkleint. Bovendien zou het voor de ouders energetisch gunstiger kunnen zijn om afwisselend bij het nest te blijven omdat ze dan kunnen uitrusten. Er zal dus een omslag zijn op het moment dat het kuiken groot genoeg is om alleen te kunnen worden gelaten, en de energiebehoefte zo groot is dat een ouder het niet meer alleen aankan. Het is te verwachten dat m.n. rond de piek in energieverbruik het kuiken vaker alleen bij het nest zal zijn.

Voor het bepalen van de energie-uitgaven van de adulten in een later onderzoeksstadium zijn ook gegevens nodig van het dieet van de adulten en de energie-inhoud van de prooien. Wat betreft het dieet is bekend dat vooral jonge, kleine zeevissen worden gevangen, waarbij *Ammodytidae* en *Hyperoplidae* (Zandspiering en Smelt) en *Clupeidae* (Haring en Sprot) het belangrijkste zijn voor Grote Sterns die in het Waddengebied broeden. In de kolonie zijn dit de belangrijkste prooisorten: >99% van de naar de kuikens aangedragen prooien (Veen 1977, Brenninkmeijer en Stienen 1992 & 1994). Verder worden

in Cramp (1985) genoemd Kabeljauw (*Gadus morhua*), Stekelbaarzen (*Gasterosteidae*), Botervis (*Pholis gunellus*) een aantal andere vissoorten en lokaal borstelwormen (*Polychaeta*) en soms garnalen (*Crangon*). Het is vrij gedetailleerd bekend welke prooien door de oudervogels voor de kuikens worden aangedragen, omdat zij de prooien in de snavel houden en deze dus duidelijk waarneembaar zijn. Van de adulte vogels worden slechts een aantal kwantitatieve waarnemingen gemeld, waarbij *Clupeidae*, *Ammodytidae* en *Gadidae* de belangrijkste zijn (analyses maaginhoud; Collinge 1925, Fuchs 1977, Cramp 1985). Enige data zijn bekend over het voeren tijdens de balts (courtship feeding): de verhoudingen en visgroottes verschillen enigszins van jaar tot jaar, maar ook hier zijn het voornamelijk *Ammodytidae* en *Clupeidae*. Courtship feeding hoeft niet kenmerkend te zijn voor het dieet van adulten in het algemeen. Er is een verschil geconstateerd in prooi-soort verhoudingen tussen courtship feeding en de aan de kuikens gevoerde vis (Veen 1977, Stienen & Brenninkmeijer 1994). Ook van Grote Sterns in Puerto Rico werd een verschil tussen prooiverhoudingen van wat adulten eten en wat aan de kuikens wordt gevoerd. Gesuggereerd wordt echter ook dat dit te maken kan hebben met een verandering in het aanbod (Shealer 1998, Stienen & Brenninkmeijer 1994). Verder wordt gemeld dat in de loop van het jaar en van jaar tot jaar de prooiverhoudingen sterk kunnen wisselen (Langham 1968, Taylor 1975).

Om te kunnen berekenen hoeveel vis de adulte Grote Sterns voor zichzelf en hun kuiken moeten vangen, is het van belang te weten welke vissoorten worden gegeten door de adulten en kuikens. Een faeces analyse kan tot een goed overzicht van het dieet van adulte Grote Sterns leiden; in faeces van visetende vogels zijn meestal onbeschadigde otolieten aanwezig. Otolieten zijn soortspecifieke gehoorbeentjes (evenwichtsbeentjes) van vissen, aan de hand waarvan de lengte en het gewicht van vissen kan worden berekend (Härkönen 1986, Leopold 1992, Van der Hout en Noordhuis 1992, Durinck 1997).

Wat betreft de energetische inhoud van vis, is het van belang te weten hoeveel energie één gram van een bepaalde soort oplevert, en of grootte en leeftijd van een vis uitmaken voor de energie-inhoud per gram.

### Onderzoeksdoel

Deze studie is bedoeld als vooronderzoek ten behoeve van een energetisch model van adulte Grote Sterns tijdens de broedperiode. Hiervoor zullen worden onderzocht:

1. De tijdsbesteding van adulten tijdens de broedperiode (is er een relatie tussen de grootte van een vis en de benodigde foerageertijd, wordt de groei van de kuikens gereflecteerd in de foerageertijd van de ouders en hoe pakt dit voor de ouders individueel uit).
2. Het dieet van de adulten aan de hand van een faecesanalyse
3. De relatie tussen visgrootte en energetische inhoud.

# Materiaal en Methoden

## Onderzoekgebieden

Het onderzoek vond plaats op twee eilanden, t.w. op Griend (Nederland) in 1993, 1996 en 1997 (53° 16' N, 5° 15' O), en op Hirsholm (Denemarken) in 1997 (57° 29' N, 10° 38' O).

### Griend

Griend is een onbewoond eiland van ca. 57 ha in het westelijke gedeelte van de Nederlandse Waddenzee tussen Harlingen en Terschelling (fig. 1). Het is een restant van een groter eiland (ca. 800 ha) dat tot aan het einde de 18e eeuw bewoond is geweest door de mens. In 1987 en '88 is aan de noordzijde van het eiland door Rijkswaterstaat een 2500 m lange zanddijk aangelegd om te voorkomen dat het eiland zou verdwijnen in zee. Het bestaat nu uit duin, kwelder en omringende wadvlaktes, die bij laag water droog liggen. Tegenwoordig is het eigendom van de Vereniging tot behoud van Natuurmonumenten (Veen & Van de Kam 1988, Essink & Bosch 1993, Brenninkmeijer & Stienen 1994).

Griend herbergt een aantal belangrijke vogelkolonies, waaronder Visdieven (*Sterna hirundo*), Noordse Sterns (*S. paradisea*) en Kokmeeuwen (*Larus ridibundus*). Op het eiland broedt ongeveer 75% van de Grote Sterns in Nederland; ook op Europees niveau is het eiland van belang: 15% van de populatie (Stienen & Brenninkmeijer 1992, Veen 1994).

### Hirsholm

Hirsholm is een eiland voor de Deense noordoostkust in het Kattegat (fig. 2). Het maakt deel uit van de eilandengroep Hirsholmene, bestaande uit 5 grotere en een aantal kleinere eilanden (in totaal 45 ha, incl. Hirsholm zelf). Het eiland herbergt een twintigtal gebouwen, waaronder een werkzame vuurtoren, en beschikt over een kleine haven. Aan het einde van de vorige eeuw woonden er nog 225 mensen, nu zijn er nog vier permanente bewoners. Daarnaast zijn er regelmatig toeristen op het eiland. Het is in eigendom van het Deense ministerie van defensie.

Geologisch gezien bestaan de eilanden uit in de laatste ijstijd opgestuwde kiezels en keien, die sinds het opreizen van Scandinavië uit het Kattegat aan het oppervlak kwamen (ca. 5000 jaar BP). In tegenstelling tot de Waddenzee is er in het Kattegat sprake van relatief rustig water en nauwelijks getij (amplitudo = ca. 0.3 m). Alleen een klein deel tussen de eilanden ligt bij extreem laag water droog. In de haven is een kleine kwelderzone. Hirsholm is een internationaal belangrijk broedgebied voor o.m. Zwarte Zeekoeten (550 paren) en Grote Stern (1300 paren). Voorts broeden er ook Kokmeeuwen en Stormmeeuwen, en op naburige eilanden Zilvermeeuwen en Grote en Kleine Mantelmeeuwen (Dansk Miljø- og Energiministeriet *et al.* 1997, Stienen 1997).

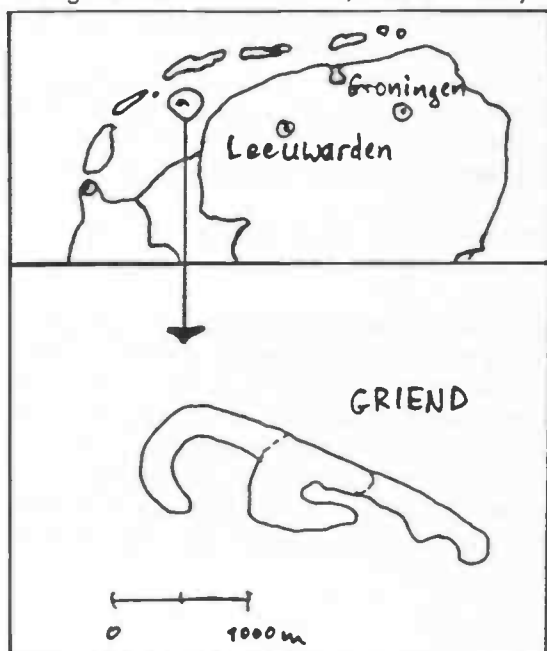


Fig. 1: Ligging van Griend

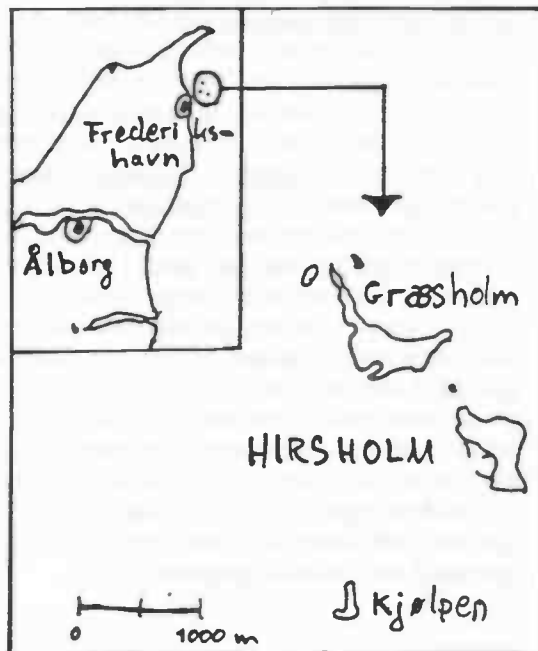


Fig. 2: Ligging van Hirsholm

## Meting tijdsbesteding oudervogels

Op de twee locaties werden telkens 50-75 nesten omheind in een enclosure (met kippengaas van ca. 50 cm hoog, diameter enclosure was ca. 10 m<sup>2</sup>), om de kuikens te beletten weg te lopen. Op Griend en Hirsholm werden van 1993 - 1997 verschillende ouderparen gevolgd:

Griend: 1993: 5 nesten, 1994: 6 nesten, 1995: 1 nest, 1996: 1 nest

Hirsholm: 1997: 4 nesten

Van de geobserveerde nesten hadden de kuikens en een deel van de ouders hun eigen kleurcode (picrine); sommige ouders waren ook aan andere kenmerken (mate van zwartkleuring op de kop of een ring) individueel te herkennen. De adulte vogels werden gedurende de hele lichtperiode (Griend: 04.30 - 22.30 uur; Hirsholm: 04.00 - 23.00 uur) in de kolonie individueel gevolgd vanuit een schuilhut. Genoteerd werd:

1.) de af- en aanwezigheid van de ouders. Er werd aangenomen dat afwezigheid van de ouders betekende dat ze aan het foerageren waren. Indien de ouders 15 minuten of korter weg waren geweest en zonder prooi terugkwamen, is ervan uit gegaan dat ze zich hebben gepoetst, hetgeen in baaien op zowel Griend als Hirsholm is waargenomen.

2.) of er bij terugkomst een prooi werd meegebracht, en zo ja welke soort. De prooien werden ingedeeld in 3 groepen: 1. Clupeïden, (Haring *Clupea harengus* en Sprot *Sprattus sprattus*), 2. Zandspieringachtigen (*Ammodytes tobianus*, *A. marinus* en *Hyperoplus lanceolatus*), verder samen genoemd als Ammodytidae, en 3. andere vissoorten.

3.) de lengte van de aangeleverde prooien werd geschat, in snavelengte (SL) van de adulte vogel. Gemiddeld heeft een adulte vogel een snavel van 54.6 mm, dit bleek uit een steekproef van 93 individuen op Griend (Stienen & Brenninkmeijer 1994). De schattingen werden gedaan in stappen van 0.25 SL. Het schatten van de prooilengtes werd tussen de verschillende waarnemers gekalibreerd. Geoefende waarnemers maken maximaal een schattingsfout van 0.25 snavelengte. Tenslotte werd het lot van de prooien genoteerd: eten door kuiken, eten door ouder, roof door meeuw of andere Grote Stern, verloren, op de grond gevallen.

## Dieetanalyse adulten

Het dieet van de adulten is geanalyseerd aan de hand van otolieten in de faeces. De faeces werden verzameld in de kolonie vlak voor de eieren uitkwamen. Rond één nest werden telkens de uitwerpselen verzameld, om er zeker van te zijn dat het om faeces van één paar gaat. Verzamelplaatsen waren Griend 1996 (21 monsters), 1997 (22 monsters) en Hirsholm 1997 (10 monsters). De monsters werden droog bewaard in plastic zakjes.

Per nest werd het monster in een maatbeker gedaan en onder water gezet. Overtollig materiaal (drijvende deeltjes) werden via een overloopsysteem (bekerglas met een waterstroom) afgevoerd. Otolieten, botjes en zand bleven door hun gewicht op de bodem achter. Het bezinksel werd in een petrischaal gedaan, en onder een binoculair zijn vervolgens de otolieten en andere telbare delen (*Nereis*-kaken, stekelbaarsstekels) met een insectenpincet eruit genomen. In een Eppendorf-cupje werden ze aan de lucht te drogen gezet. Tenslotte werden ze in taxa ingedeeld, indien mogelijk op soort gebracht (determinatie m.b.v. Härkönen 1986) en geteld. Onderscheid maken tussen Ammodytidae en Hyperoplidae was niet mogelijk (Leopold & Camphuysen 1992), derhalve werden deze samen genomen (verder genoemd "Ammodytidae").

Van alle otolieten zijn breedte en, mits onbeschadigd, lengte gemeten. Bij de Ammodytidae zijn van een aantal monsters submonsters genomen, daar het te veel otolieten waren om in korte tijd te kunnen tellen.

Voor het verkrijgen van een verhouding tussen otolietlengte/-breedte en vislengte werd voor Ammodytidae, Haring (*Clupea harengus*) en Spiering (*Osmerus eperlanus*) gebruik gemaakt van de collectie van uitgeprepareerde otolieten bij Alterra te Texel. De otolieten zijn uit de verse vissen met bekend gewicht, lengte en breedte geprepareerd, vervolgens zijn de afmetingen van de otolieten gemeten. Hiermee kon een ijklijn worden bepaald voor het berekenen van massa en lengte van vissen aan de hand van afmetingen van otolieten. Uit de otolietafmetingen zijn (voor zover mogelijk) de vislengtes en gewichten berekend. Hetzelfde is gedaan met kaken van zeeduizendpoten (*Nereis virens*). Voor de overige vissoorten is gebruik gemaakt van literatuurgegevens.

### Bepaling energetische inhoud prooivissen

De energetische inhoud werd bepaald bij Clupeïden en Ammodytidae. De bepaling werd gedaan d.m.v. bom-calorimetrie; het principe hiervan is dat een bekende hoeveelheid monster bij een overmaat zuurstof (30 atm.) in een stalen cilinder (bom) gecontroleerd tot ontbranding wordt gebracht. Door de overmaat zuurstof treedt volledige oxydatie van het monster op. De verbranding van het monster heeft een temperatuurstijging tot gevolg, welke een maat is voor de energetische inhoud van de tot ontbranding gebrachte stof. Wanneer onder gelijke omstandigheden de warmtecapaciteit van de bom bepaald wordt door een meting met een ijkstof te verrichten waarvan de energetische waarde bekend is (benzoë-zuur), kan de temperatuurstijging omgerekend worden naar een energetische waarde.

Voor de bepaling van de calorische waarde zijn Haringen en Zandspierungen gebruikt die in 1996 in de Waddenzee zijn gevangen. Er werden 10 Haringen variërend in lengte van 4.9 tot 8.0 cm en 11 Zandspierungen variërend in lengte van 8.7 tot 22 cm lengte gebruikt. Na bepalen van totale lengte, standaard lengte (i.e. lengte van snuit tot staartwortel) en versgewicht werden de vissen minimaal 2 dagen gedroogd in een stoof bij 60°C. Vervolgens werd het drooggewicht bepaald en werd daaruit het vochtgehalte berekend. Alle Haringen en 5 van de 11 Zandspierungen konden zonder verdere behandeling in de bom-calorimeter worden verbrand. De overige Zandspierungen moesten echter eerst worden gemalen, daar er anders te veel monster voor de bepaling zou zijn. Hierbij worden de gedroogde monsters tot fijn poeder vermalen. Van de gemalen monsters is eerst een submonster genomen en dit is vervolgens geperst tot een pil. Van slechts één Zandspierung was er voldoende materiaal voor twee submonsters.

Er is gebruik gemaakt van de IKA-Kalorimeter adiabatisch C400<sup>®</sup>. Voor de ijking (bepaling warmtecapaciteit) van de bom-calorimeter is gebruik gemaakt van benzoë-zuur. Uit eerdere standaardijkingen bleek dat de IKA-Kalorimeter een warmtecapaciteit heeft van  $C = 9380.3 \text{ J} \cdot \text{°C}^{-1}$ . De warmtecapaciteiten bepaald a.h.v. de extra ijkingen weken allen minder dan 0.5% af van de standaardijking, m.a.w. de calorimetrische bepalingen waren zeer nauwkeurig.

De warmtecapaciteit C wordt gegeven door de formule:

$$[1] \quad C = H_{OB} \times m_b + Q_z / T \quad [\text{J} \cdot \text{°C}^{-1}]$$

waarbij

C	[J·°C <sup>-1</sup> ]	= warmtecapaciteit
H <sub>OB</sub>	[J·g <sup>-1</sup> ]	= energetische waarde benzoë-zuur (= 26474 J·g <sup>-1</sup> )
m <sub>b</sub>	[g]	= drooggewicht benzoë-zuur
Q <sub>z</sub>	[J]	= gloeidraad
T	[°C]	= temperatuurstijging

De verbrandingswaarde (energetische inhoud H<sub>0</sub>) van het monster wordt als volgt berekend:

$$[2] \quad H_0 = C \times T - Q / m_p \quad [\text{J} \cdot \text{g}^{-1}]$$

waarbij:

C	[J·°C <sup>-1</sup> ]	= warmtecapaciteit bom
T	[°C]	= temperatuurstijging
Q	[J]	= energie opgenomen door apparaat (= 41.02 J)
m <sub>p</sub>	[g]	= drooggewicht monster



## Resultaten

### Tijdsbesteding oudervogels

De gemiddelde foerageertijd van een oudervogel bedroeg 79.8 minuten voor Clupeïden, 88.0 minuten voor Ammodytidae (fig. 3; analysis of variance:  $F= 4.743$ ;  $p= 0.030$ ;  $N= 403$  voor Clupeïden,  $N= 432$  voor Ammodytidae). Voor andere soorten prooien bleven de ouders gemiddeld korter bij het nest weg (38.6 minuten; analysis of variance:  $F= 5.325$ ,  $p= 0.005$ ,  $N=16$ ). In 1996 was de foerageertijd significant hoger dan in de andere jaren (fig. 4; analysis of variance:  $F= 6.656$ ,  $p= 0.000$ ). De lengtes van de gevangen prooien zijn ook significant verschillend per jaar (fig. 5; analysis of variance:  $F= 81.823$ ,  $p= 0.000$ ). Dit impliceert dat de verschillen in foerageertijd per jaar met het voedselaanbod te maken kunnen hebben.

De foerageertijd voor een vis van een bepaalde lengte is per soort met een lineaire functie te beschrijven (fig. 6). Alleen als er van een bepaalde lengte meer dan 3 metingen waren, zijn deze in de berekening meegenomen. Foerageervluchten van meer dan 180 minuten werden van de analyse uitgesloten, daar er gegronde redenen waren om aan te nemen dat de ouders of een redelijke tijd besteedden aan uitrusten, of reeds eerder in de kolonie terug waren gekeerd, maar hun vis hadden verloren buiten het gezichtsveld van de waarnemer en vervolgens aan een nieuwe foerageervlucht waren begonnen. De functies zijn: Voor clupeïden ( $r^2= 0.025$ ,  $F= 9.46$ ,  $p= 0.000$ ):

$$[3] \quad \text{foerageertijd} = 33.831 + 3.7358 \cdot \text{vislengte}$$

Voor Ammodytidae ( $r^2= 0.044$ ,  $F= 18.10$ ,  $p= 0.000$ ):

$$[4] \quad \text{foerageertijd} = 14.004 + 4.8996 \cdot \text{vislengte}$$

Het verband is vrij zwak, hetgeen er op duidt dat er veel variatie in de data zit; dit wordt bevestigd door een vrij hoge standaardfout. Een deel van de variatie kan worden verklaard doordat de foerageertijd per dag verschilt (analysis of variance:  $F= 2.495$ ,  $p= 0.000$ ).

De tijd dat beide ouders afwezig zijn van het nest neemt toe met de leeftijd van het kuiken (fig. 7). Gemiddeld is een kuiken vanaf een leeftijd van 11 dagen een deel van de dag alleen bij het nest. Het moment dat een kuiken het langst alleen is (vlak voor het uitvliegen), komt niet overeen met de groeipiek (dag 10-17).

### Dieetanalyse

Uit de faecesanalyse bleek het dieet van de adulte Grote Sterns uit de volgende soorten te bestaan (tabel 1): zandspiering-achtigen (*Ammodytidae*/ *Hyperoplidae*, Verder te noemen *Ammodytidae*), Haring (*Clupea harengus*), Sprot (*Sprattus sprattus*), Kabeljauw (*Gadus morhua*), Wijting (*Merlangius merlangus*), Dikkopje (*Potamoschistus minutus*), Spiering (*Osmerus eperlanus*) en Zeeduizendpoot (*Polychaeta*, *Nereis spec.*). Zandspiering-achtigen blijken veruit het belangrijkste, op Hirsholm ook Clupeïden (m.n. Haring). Clupeïden maken op Griend slechts een miniem deel uit van het dieet. Opvallend is verder het grote aandeel *Nereis*-kaken.

Aan de hand van de otolietafmetingen zijn vervolgens de vislengtes berekend (tabel 2). De functies en eventueel bijbehorende ijklijnen voor de otoliet-vislengte verhoudingen staan vermeld bij fig. 8-11. Voor *Nereis* is dit gedaan aan de hand van de gevonden kaken (fig. 12). Gezien de afmetingen van een aantal van de gevonden kaken zou het kunnen gaan om *Nereis virens* (25-40 cm), eventueel ook *N. diversicolor* of *N. pelagica* (beiden max. 12 cm lang). Voor de berekening van lengte en gewicht zijn de kaken als *N. virens* beschouwd, daar er geen andere ijklijnen beschikbaar zijn en determinatie op grond van de kaken niet mogelijk was.

### Energetische waarde Haring en Zandspieringachtigen

Gemiddeld bedroeg de energie-inhoud van Clupeïden  $20.54 \text{ kJ} \cdot \text{g}^{-1} \text{ DW}$  ( $\pm 1.42 \text{ SD}$ ) en van Ammodytidae  $20.30 \text{ kJ} \cdot \text{g}^{-1} \text{ DW}$  ( $\pm 1.73 \text{ SD}$ ) te zijn, of voor totaal gewicht van Clupeïden  $5.24 \text{ kJ} \cdot \text{g}^{-1}$  ( $\pm 0.52 \text{ SD}$ ) en Ammodytidae  $5.10 \text{ kJ} \cdot \text{g}^{-1}$  ( $\pm 0.88 \text{ SD}$ ). De waarden van de ijkbrandingen hebben gemiddeld een afwijking van de capaciteit waarop de bom-calorimeter was geijkt van 0.187%. Voor beide vissoorten was er geen verband tussen visgrootte (en dus leeftijd) en energie-inhoud per gram; voor Clupeïden  $r^2= 0.090$  ( $F= 0.794$ ,  $p= 0.398$ ) en voor Ammodytidae  $r^2= 0.42382$  ( $F= 7.35579$ ,  $p= 0.0219$ ). De vochtgehaltes bleken gemiddeld voor haring 74.50 % ( $\pm 1.066 \text{ SD}$ ) en voor Ammodytidae 75.05 % ( $\pm 2.326 \text{ SD}$ ) te zijn, beiden gewichtsprocent. Na verbranding zijn de gemiddelde aswaarden, d.w.z. van niet brandbaar

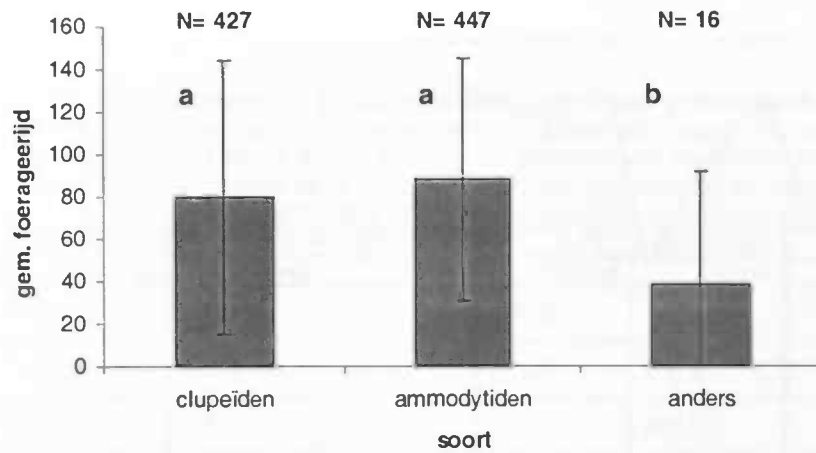
materiaal als kalk, voor Clupeiden 12.56 % ( $\pm$  1.301 SD) en voor Ammodytidae 17.29 % ( $\pm$  9.269 SD), beiden gewichtsprocent.

**Tabel 1:** dieetsamenstelling adulte Grote Sterns, bepaald a.h.v. otolietenanalyse uit faeces. *Gadidae* zijn Kabeljauwen of Wijtingen, die niet tot op soort konden worden gedetermineerd. De kolommen aantal geven het percentage weer bepaald aan de hand van het aantal gevonden otolieten, de kolommen gewicht het percentage in het dieet aan de hand van de berekende massa's. Alleen soorten waarvan de massa kon worden berekend (zie tabel 2) werden meegenomen.

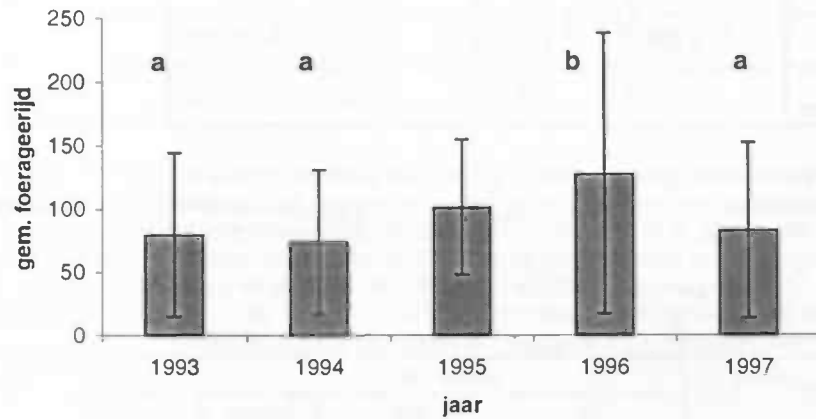
soort	Griend 1996 (N= 589)		Griend 1997 (N= 505)		Hirsholm 1997 (N= 1728)	
	aantal	gewicht	aantal	gewicht	aantal	gewicht
<i>Ammodytidae</i>	91.2%	90.7%	84.4%	91.3%	60.3%	26.8%
<i>C. harengus</i> Haring	2.8%	5.2%	0.8%	2.0%	23.6%	39.0%
<i>S. sprattus</i> Sprot	3.0%	2.7%	3.6%	2.3%	0.2%	0.1%
<i>G. morhua</i> Kabeljauw	0.1%		0.4%		3.7%	
<i>M. merlangus</i> Wijting	-	-	0.2%		0.7%	
<i>Gadidae</i>	-	-	-	-	0.2%	
<i>P. minutus</i> Dikkopje	0.2%		2.8%		2.2%	
<i>O. eperlanus</i> Spiering	0.2%	0.1%	0.8%	1.0%	-	-
<i>Nereis spec.</i> Zeeduizendpoot	2.4%	1.1%	6.9%	3.1%	9.2%	33.8%

**Tabel 2:** Berekende vislengtes en -massa's. De tabel geeft per locatie en soort de gemiddelde waarden van vislengtes (cm) en massa's (g). Lengte en massa zijn berekend a.h.v. otolietlengte (OL) en otolietbreedte (OB), zie fig. 8, 9 10. Voor de *Gadidae* zijn geen vislengtes berekend, daar de bekende functies allen uitgingen van otolietlengtes en er hier slechts otolietbreedtes konden worden gemeten. Bij *Nereis* geldt de zgn. "hanglengte", d.w.z. de lengte die de worm heeft als hij omlaag hangt. De kolom kolonie geeft de gemiddelde lengtes weer van de vissen die door de oudervogels in de kolonie voor de kuikens worden aangedragen. (\*gegevens afkomstig uit Stienen *et al.* 2000).

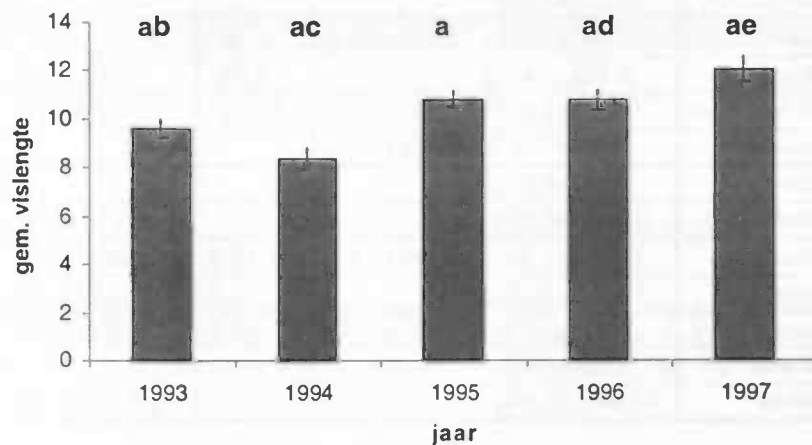
locatie	Soort	lengte (cm)			massa (g)	
		OL	OB	kolonie	OL	OB
Griend '96	Haring	10.43( $\pm$ 2.17)	11.58( $\pm$ 2.69)	8.24*	8.67( $\pm$ 5.81)	12.25( $\pm$ 9.9)
	Sprot	9.20( $\pm$ 1.41)		8.24*	5.63( $\pm$ 2.37)	
	<i>Ammodytidae</i>	13.71( $\pm$ 4.02)	14.50( $\pm$ 4.18)	11.03*	9.66( $\pm$ 7.74)	11.48( $\pm$ 17.1)
	Spiering		8.66( $\pm$ 1.88)			3.83( $\pm$ 2.16)
	Dikkop	6.31( $\pm$ 2.01)				
	<i>Nereis</i>	19.93( $\pm$ 7.07)			3.58( $\pm$ 6.54)	
Griend '97	Haring	11.36( $\pm$ 1.16)	12.26( $\pm$ 0.91)	8.68*	10.17( $\pm$ 2.87)	12.70( $\pm$ 2.71)
	Sprot	8.25( $\pm$ 1.40)		8.68*	4.14( $\pm$ 2.32)	
	<i>Ammodytidae</i>	11.37( $\pm$ 2.95)	12.12( $\pm$ 3.32)	11.41*	5.49( $\pm$ 5.09)	6.73( $\pm$ 6.77)
	Spiering		6.80( $\pm$ 7.11)			8.35( $\pm$ 15.88)
	Dikkop	5.06( $\pm$ 2.67)				
	<i>Nereis</i>	17.65( $\pm$ 6.96)			2.91( $\pm$ 9.98)	
Hirsholm '97	Haring	13.05( $\pm$ 1.92)	13.56( $\pm$ 1.49)	10.6	15.85( $\pm$ 5.81)	17.41(5.85)
	Sprot	11.24( $\pm$ 0.00)		10.6	9.60( $\pm$ 0.00)	
	<i>Ammodytidae</i>	9.88( $\pm$ 2.83)	10.51( $\pm$ 2.92)	12.6	3.88( $\pm$ 5.05)	4.54( $\pm$ 5.32)
	Dikkop	5.52( $\pm$ 0.62)				
	<i>Nereis</i>	43.44( $\pm$ 10.64)			36.91( $\pm$ 34.36)	



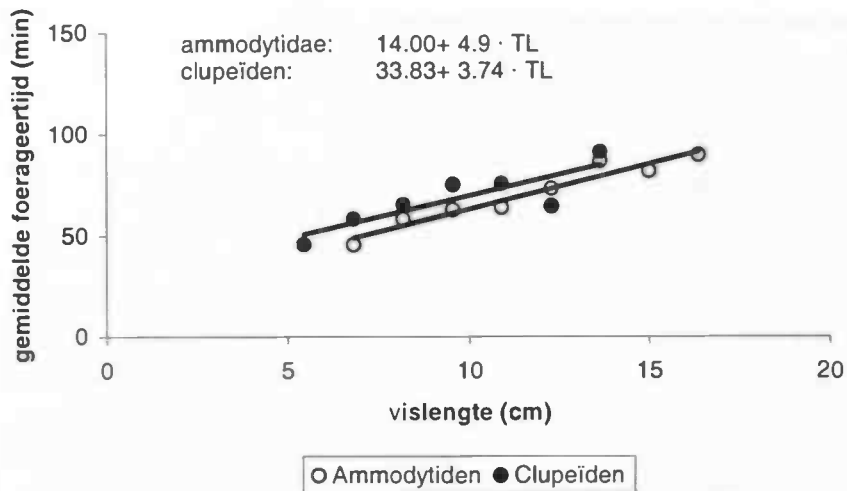
**Figuur 3:** Gemiddelde foerageertijd per vissoort, met error-bars (standaarddeviatie). Gelijke letters betekenen dat er geen significant verschil is tussen kolommen, een andere letter betekent wel een significant verschil t.o.v. een andere kolom.



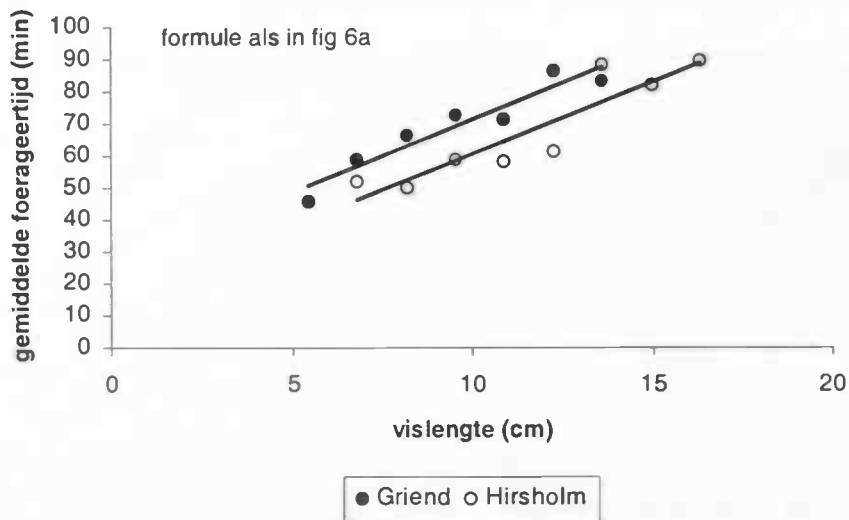
**Figuur 4:** Gemiddelde foerageertijd per jaar, met error-bars (standaarddeviatie). Gelijke letters betekenen dat er geen significant verschil is tussen kolommen, een andere letter betekent wel een significant verschil t.o.v. een andere kolom.



**Figuur 5:** Gemiddelde vislengte per jaar, met error-bars (standaarddeviatie). Gelijke letters betekenen dat er geen significant verschil is tussen kolommen, een andere letter betekent wel een significant verschil t.o.v. een andere kolom.



Figuur 6a: foerageertijd gerelateerd aan vislengte met lineaire regressielijn, per vissoort. TL= totale vislengte.



Figuur 6b: foerageertijd gerelateerd aan vislengte, per locatie.

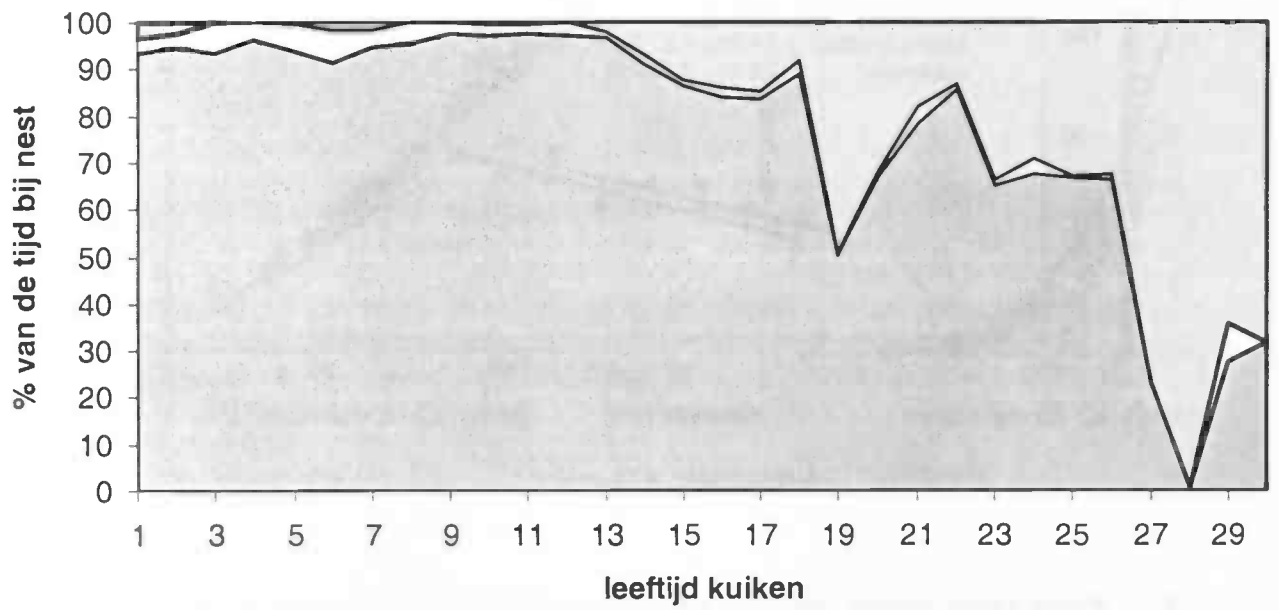


Fig. 7a □ 1 ouder □ 2 ouders □ geen ouders

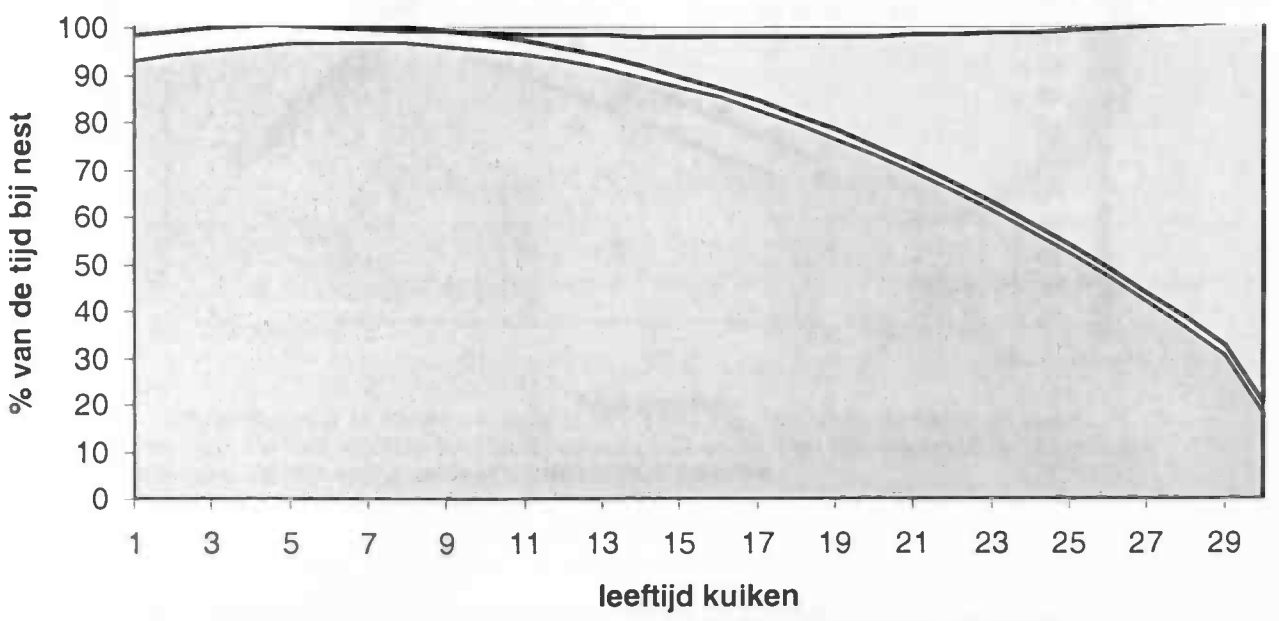


Fig. 7b □ 1 ouder □ 2 ouders □ geen ouders

**Figuur 7: Af- en aanwezigheid van ouders bij het nest in de loop van de leeftijd van het kuiken. Fig 7a toont de gemiddelde waarden over alle nesten, fig. 7b de waarden berekend a.h.v. een kwadratische functie bepaald d.m.v. de gemiddelde waarden. De tijd dat beide ouders foerageren neemt duidelijk toe, ongeveer vanaf de groeipiek.**

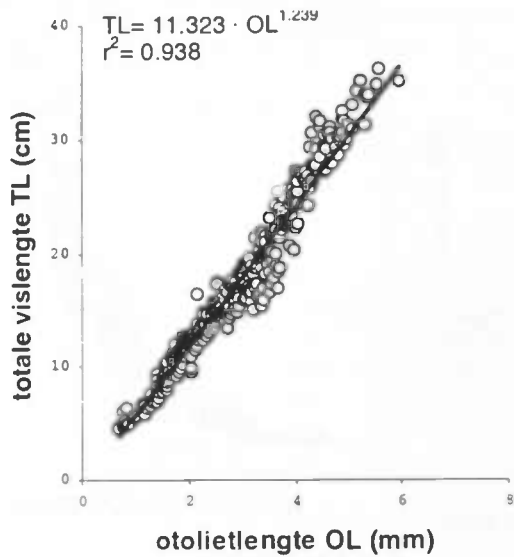


Fig. 8a: Ammodytidae

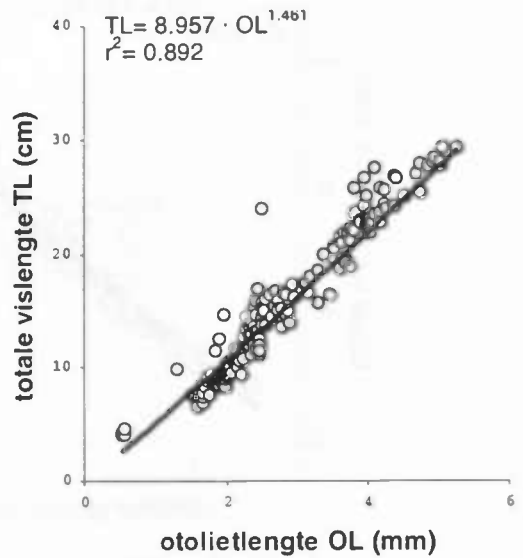


Fig. 9a: Haring

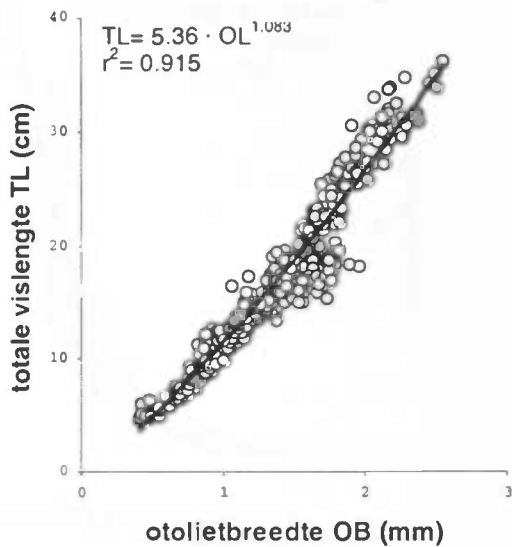


Fig. 8b: Ammodytidae

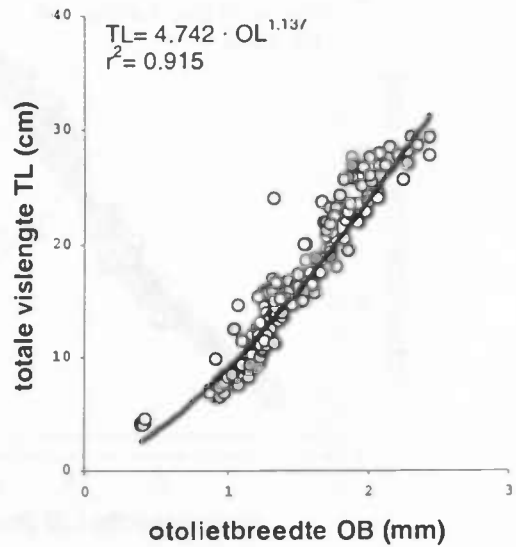


Fig. 9a: Haring

**Fig. 8-10: Verhoudingen tussen otolietafmetingen en vislengte, resp. vismassa**

Voor ammodytidae, Haring en Spieing zijn de verhoudingen grafisch uitgezet, de overige soorten met gegevens uit de literatuur worden onder fig. 10 genoemd. In de figuren staan de functies voor de verhoudingen vermeld. Verklaring van de afkortingen: TL= totale vislengte, OL= otolietlengte, OB= otolietbreedte en W= vismassa.

**Fig. 8 Ammodytidae:** Omdat het niet ogelijk was onderscheid te maken tussen de otolieten van de verschillende soorten (Ammodytes tobianus, A. marinus, en Hyperolopus lanceolatus) zijn voor het bepalen van de functies de gegevens van de verschillende soorten bij elkaar genomen. De lengte én breedte van linker en rechter otolieten kwamen goed overeen ( $r^2 = 0.99625$  en  $r^2 = 0.99304$  voor resp. lengte en breedte). Er is daarom geen onderscheid gemaakt tussen rechter en linker breedte.

**Fig. 8a:** vislengte berekend m.b.v. otolietlengte, **fig. 8b:** vislengte berekend m.b.v. otolietbreedte.

**Vismassa:**  $W = 0.00421 \cdot TL^{2.8758}$  (Stienen & Brenninkmeijer 1994).

**Fig. 9 haring:** Ook hier kwamen rechter en linker otolieten goed met elkaar overeen (otolietbreedte links/rechts  $r^2 = 0.99304$ , en otolietlengte  $r^2 = 0.99625$ ).

**Vismassa:**  $W = 0.00706 \cdot TL^{2.982}$  (Stienen & Brenninkmeijer 1994).

**Fig. 9a:** vislengte berekend m.b.v. otolietlengte, **fig. 9b:** vislengte berekend m.b.v. otolietbreedte.

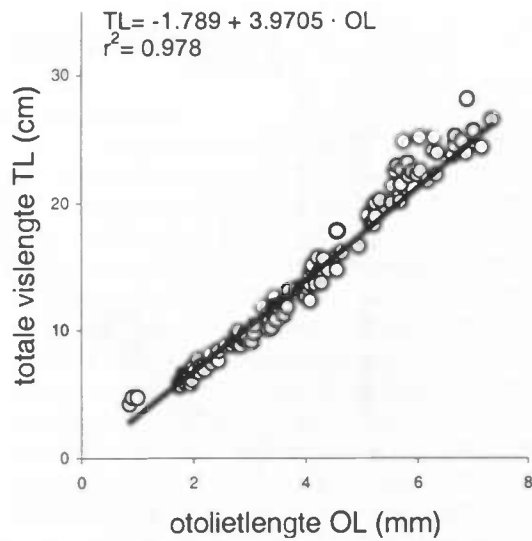


Fig. 10a: Spiering

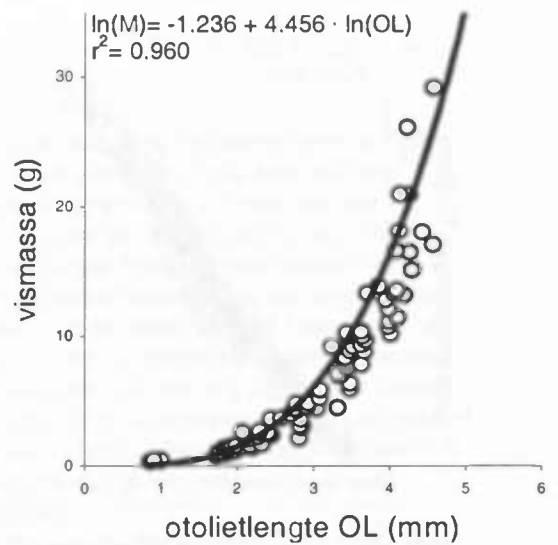


Fig. 10c: Spiering

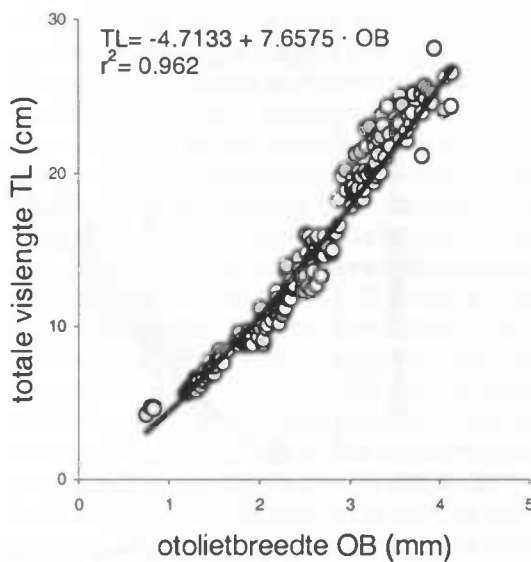


Fig. 10b: Spiering

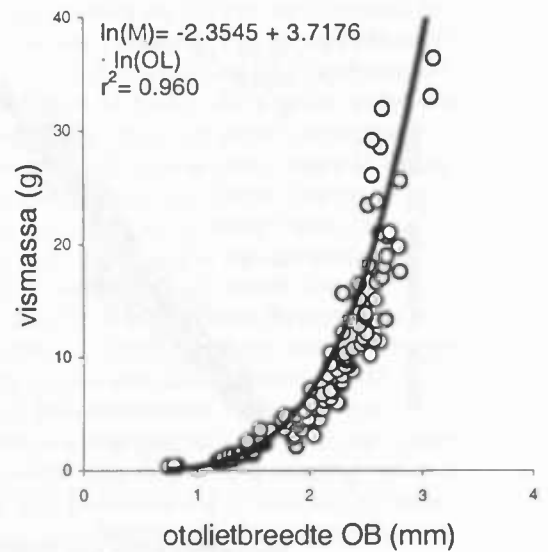


Fig. 10d: Spiering

Fig. 10 Spiering: Alle verhoudingen staan in de figuren. Fig. 10a: vislengte berekend m.b.v. otolietlengte, fig 10b: vislengte berekend m.b.v. otolietbreedte. Fig. 10c: vismassa berekend m.b.v. otolietlengte, fig 10d: vismassa berekend m.b.v. otolietbreedte.

De verhoudingen voor de overige vissoorten komen uit literatuur:

Sprot (Boudewijn *et al.* 1993):  $TL (cm) = 9.354(OB \text{ in } mm) + 0.248$

Dikkopje (Huibers 1995):  $TL (cm) = -0.3762 + 3.88279(OL \text{ in } mm)$

Kabeljauw (Huibers 1995):  $\ln(TL, cm) = 0.37665 + 1.280 \times \ln(OL \text{ in } mm)$

Wijting (Huibers 1995):  $\ln(TL, cm) = 0.71965 + 0.94516 \times \ln(OL \text{ in } mm)$

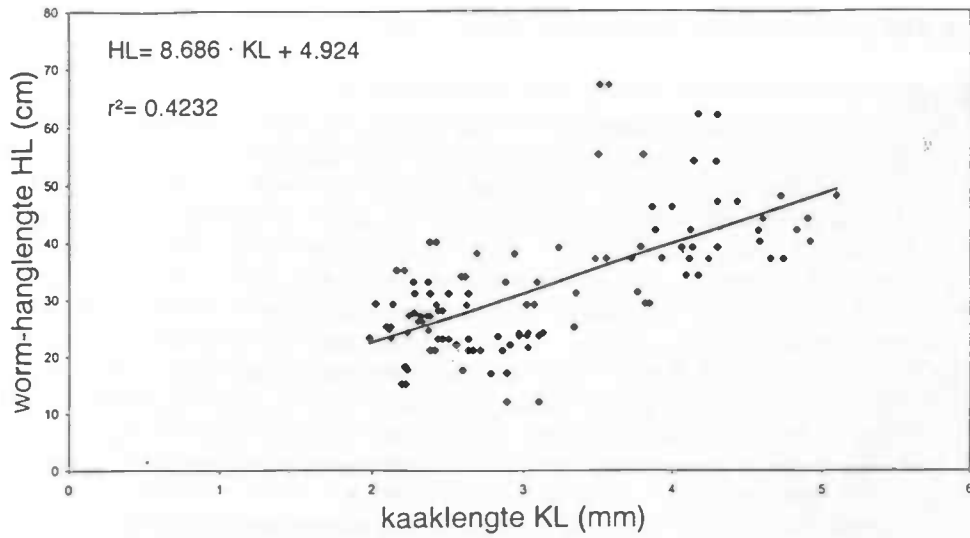


Fig. 11a. *N. virens*, hanglengte

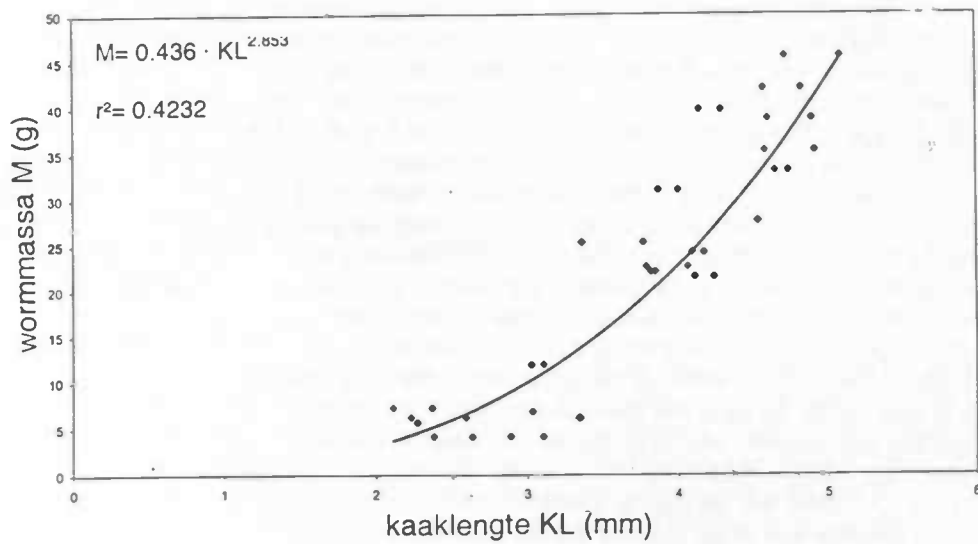


Fig. 11b. *N. virens*, gewicht

**Fig. 11: Verhoudingen tussen kaakafmetingen en wormlengte, resp. -massa.**

De bepaalde verhoudingen gelden voor *Nereis virens*. Fig 11a geeft de verhouding voor kaakafmeting in relatie tot worm-hanglengte, dat wil zeggen de lengte die een worm heeft als hij recht naar beneden hangt. Fig. 11b geeft de verhouding tussen kaakgrootte en massa van een worm.



n foerageertijd vertoont vrij veel variat  
ssen foerageertijd en vislengte. Een de  
elijkse verschillen in foerageertijd. Dez  
eersgesteldheid, tij, doorzicht van het  
n & Brenninkmeijer 1994, Davoren & B  
ariatie van de gemiddelde foerageertijd  
en geldt dat nog sterker. Dit impliceert  
edselaanbod te maken kunnen hebben  
(Davoren & Burger 1999) en voor foer  
erg 1993). Een andere belangrijke fact  
de foerageerplek. De Grote Stern is ee  
phens & Krebs 1986), en kenmerkend  
geval het nest, gebracht moeten word  
rzoek is ervan uitgegaan dat de tijd die  
foerageren, tenzij de ouder slechts erg  
een ouder in deze tijd meer dan alle  
worden verdeeld in verschillende comp  
ageerplek, het foerageren zelf (bidden  
het nest. Bovendien moet de ouder ge  
amelen zowel in de energie van zichz  
onderscheid gemaakt tussen "feeding"  
z. foerageren voor het kuiken (Ydenbe  
de ouders rusten in de tijd dat ze afwe  
ageertijd in dit onderzoek zowel uit fee  
rsterkt door observaties van het foerag  
elingen (Raaijmakers *et al.* 1993, Stien  
ellen wordt verondersteld dat feeding e  
ston 1987, Welham & Ydenberg 1993,  
volgens Monaghan *et al.* (1994) een sl  
ed, echter wel voor de foerageerinspan  
chte lijn naar het foerageergebied. Zo  
voorbeeld vooral de geulen (Stienen &  
orenge dus aannemelijkerwijs een hog  
lanks het feit dat de gemeten foeragee  
lijk een maat voor de tijd die nodig is e  
al van Griend een relatie te bestaan tu

aan de hand van gewicht (tabel 1) iets minder betrouwbaar maakt dan op grond van de aantalsverhoudingen.

De hier bepaalde dieetsamenstelling komt redelijk overeen met wat er uit de literatuur bekend is, op beide lokaties zijn *Ammodytidae* en *Clupeidae* het belangrijkste in het dieet. De prooi-soortenverhoudingen blijken bij de adulten echter anders te zijn dan bij de kuikens. Het aandeel *Ammodytidae* bij de ouders (60-90%) is veel hoger dan bij de kuikens (41-52%, Stienen en Brenninkmeijer 1994). Ook het aandeel andere prooi-soorten dan *Ammodytidae* en *Clupeiden*, voornamelijk *Gadidae*, *Gobidae* en *Nereis (Polychaeta)*, is hoger bij de ouders (4-16%) dan bij de kuikens (<1%, Stienen en Brenninkmeijer 1994). Het lijkt er dus op dat de adulte sterns voor hun kuikens een andere prooi-selectie maken dan voor zichzelf (zie ook onder "Foerageertijd en dieet").

Ondanks mogelijke verschillen in prooiaanbod tussen afzonderlijke jaren, zijn er tussen 1996 en 1997 op Griend nauwelijks verschillen in het dieet geconstateerd. Er blijkt echter wel een verschil te zijn tussen Griend en op Hirsholm. Dit maakt het aannemelijk dat de samenstelling van het dieet deels blijkt te worden bepaald door de lokatie, m.a.w. door het aanbod. Op Hirsholm blijken o.a. Haring en *Nereis* een stuk belangrijker dan op Griend, zeker als er naar gewichtsverhoudingen wordt gekeken (tabel 1). Het hier geconstateerde grote aandeel van *Nereis* in het dieet van Grote Sterns wordt in de literatuur niet gemeld, en het kan dus duidelijk worden gezien als een aanvulling op wat er al bekend is.

Het dieet van de adulten is in deze studie niet tijdens de kuikenfase geanalyseerd, en zo kan niet worden aangetoond dat de adulten voor zich zelf anders foerageren dan voor hun kuikens. Het verschil zou dan kunnen worden verklaard doordat het aanbod in de beide periodes verschilt. Dit zou vooral voor *Nereis* kunnen gelden, daar deze de meeste tijd ingegraven leven, en slechts gedurende een korte paringsperiode massaal vrij zwemmen. Als zeeduizendpoten makkelijk te verkrijgen zijn, blijkt dit een belangrijke en snelle energiebron te vormen, o.a. bij Scholeksters en Wulpen (Zwarts & Esselink 1989, Le V. Dit Durell *et al.* 1996). Uit de literatuur blijkt dat verschillen tussen ouders en jongen veelvuldig voorkomen (Cuthill & Kacelnik 1990, Monaghan *et al.* 1994, Davoren & Burger 1999), o.a. ook bij Grote Sterns (Shealer 1998). Er zijn dus gegronde redenen om aan te nemen dat er ook hier sprake van een verschil is.

### Foerageertijd en dieet

Foerageertijd en dieet hangen nauw met elkaar samen. Een vogel zal tenslotte binnen de beschikbare hoeveelheid energie en tijd proberen zo optimaal mogelijk te foerageren (Optimal foraging theory: Pyke 1984, Stephens & Krebs 1986). Opvallend is de lichtelijk hogere gemiddelde foerageertijd bij *Ammodytidae* in vergelijking met *Clupeiden*. Uit de resultaten bleek bovendien dat *Ammodytidae* een lagere energetische inhoud hebben dan *Clupeiden*, en het kan daarom gunstiger zijn om voor de jongen meer *Clupeiden* te vangen. Dit kan het verschil in dieet tussen adulten en jongen verklaren.

Uit energetisch oogpunt zal een ouder moeten selecteren voor een prooi van een bepaalde afmeting en energie-inhoud: hij heeft te maken met de afstand van voedselbron naar nest, de maximale grootte van de prooi die het kuiken aankan en het gewicht van de prooi tijdens het vliegen. Hierbij moet voedsel vergaard voor feeding anders worden beschouwd dan voedsel voor provisioning: voedselvoorzieners zullen voedsel voor zichzelf anders waarderen dan voor hun nakomelingen. Dit geldt zeker voor Central Place Foragers: de afstand tussen foerageerplek en de grootte van de vis bepalen aantal keren dat een ouder heen en weer kan vliegen, en omgekeerd. Er is dus voor de ouder een andere optimale visgrootte dan voor het kuiken (Ydenberg *et al.* 1994). Prooigrootte en soort worden bepaald door een aantal factoren: aanbod, energie-arbeidsverhouding, gewicht, de maximale grootte die een kuiken aankan en kleptoparasitisme. Uit verschillende studies blijkt dat efficiënte Central Place Foragers de neiging hebben grotere prooien te vangen naarmate de foerageerplek verder van het nest verwijderd is. Voor kuikens worden vaak grotere of energierijkere prooien aangedragen in vergelijking met wat de ouders zelf opnemen (Orians & Pearson 1979, Stephens & Krebs 1986, Cuthill & Kacelnik 1990, Davoren & Burger 1999). De vissen die ouders in de kolonie aandragen zijn echter kleiner dan wat de ouders zelf eten (tabel 2). Een verklaring hiervoor kan kleptoparasitisme door Kokmeeuwen zijn. Kokmeeuwen blijken langere prooien eerder te roven dan kortere, en eerder te kiezen voor *Ammodytidae* dan voor *Clupeiden* (Geschiere 1993, Stienen & Brenninkmeijer 1994). Verder blijkt de energie-inhoud van *Ammodytidae* en *Clupeiden* nauwelijks van elkaar te verschillen, en kan dit dus geen verklaring zijn van het hogere aandeel *Clupeiden* in het kuikendieet. De

metingen van energie-inhoud waren zeer nauwkeurig en betrouwbaar, dus een grotere steekproef zal ook geen groter verschil tussen de twee opleveren.

Er zijn twee manieren waarop de ouder feeding en provisioning kan combineren. Ten eerste kan hij tegelijkertijd voor zichzelf als voor het kuiken foerageren. In plaats van alle kleinere prooien of ongeschikte soorten te negeren kan hij deze voor zichzelf vangen: het *Optimal Sharing Model*. Ten tweede kan de ouder besluiten pas voor het kuiken te foerageren nadat hij zelf genoeg heeft gegeten: het *Separation Model* (Houston 1987, Leopold *et al.* 1996, Davoren & Burger 1999). In dat laatste geval treedt er vaak een verandering in foeragegedrag op, zoals bij alken (Davoren & Burger 1999). Welke strategie Grote Sterns er op nahouden is moeilijk te na te gaan hier. Het lijkt aannemelijk dat zij voor de eerste kiezen, daar zij de hele lichtperiode het kuiken van vis voorzien, en dus tussendoor ook voor zichzelf moeten vangen.

### **Arbeidsverdeling tussen ouders**

Tegen de verwachting in is het tijdstip waarop het kuiken het langst alleen gelaten wordt niet de periode rond de groeipeik, maar vlak voor het uitvliegen. Dit ondanks het feit dat de energiebehoefte van het kuiken na de piek weer af lijkt te nemen (Drent *et al.* 1992, Klaassen *et al.* 1992, Stienen en Brenninkmeijer 1994). Het is wel zo dat de ouders het kuiken rond de groeipeik voor het eerst alleen laten. Ten eerste kan het zijn dat het voor het kuiken aan het begin van de groeipeik nog te riskant is om lange tijd alleen te worden gelaten, b.v. wegens predatie of omdat het nog bebroed moet worden. Ten tweede zou het kunnen dat het kuiken in de tijd vlak voor het uitvliegen meer energie nodig heeft dan in het laboratorium is gemeten. Gegevens uit het veld lijken hierop te wijzen: de energieopname van kuikens van Grote Sterns blijkt aan het einde van de groei eerder af te vlakken dan te dalen (Stienen en Brenninkmeijer 1994). Dit laatste kan ook te maken hebben met een lagere groeisnelheid van het kuiken in het veld (Klaassen *et al.* 1992). Het kuiken heeft dan meer energie nodig dan alleen voor groei en basaalmetabolisme (BMR), het zal ook reserves aan moeten leggen voor de periode na het uitvliegen. Er is voor verschillende vogelsoorten o.m. gebleken dat kuikens met een hoger uitlieggewicht een verhoogde fitness en overlevingskansen hebben (Perrins *et al.* 1973, Nur 1984, Davies 1986, Houston 1987), voor allerlei andere soorten is dit echter niet aangetoond.

De ouders moeten dus in de loop van de tijd meer vissen aandragen. Hiermee wordt echter nog niet de vraag beantwoord waarom de ouders beiden tegelijk gaan foerageren, en of zij aan de grenzen van hun fysieke capaciteit werken. In ieder geval zullen ze wel op de een of andere manier gelimiteerd zijn in hun vermogen, dit kan tijd- of energielimitatie zijn. Bij tijdelimitatie is de tijd die beschikbaar is om te foerageren (zowel feeding als provisioning) beperkend, en moet de foerageersnelheid worden gemaximaliseerd. Bij energielimitatie komt de oudervogel aan de grenzen van zijn eigen vermogen en moet de efficiëntie worden gemaximaliseerd (Stephens en Krebs 1986, Houston 1987, Welham & Ydenberg 1993, Ydenberg *et al.* 1994). Bij Grote Sterns is het aannemelijk dat de ouders als het kuiken nog jong is weinig gelimiteerd zullen zijn, en limitatie met de groei van het kuiken zal toenemen. Het kan ook zijn dat de ouders onder het maximum zullen blijven. Bij Zwarte Sterns is bijvoorbeeld geconstateerd dat de ouders een veiligheidsmarge van 60-70% van hun maximale dagelijkse energiebesteding ( $DEE_{max}$ ) aanhouden. Voorts hebben lang levende vogels, zoals Scholeksters en ook Grote Sterns, vele jaren in het vooruitzicht voor reproductie. Daarom is de neiging klein om in elk afzonderlijk broedseizoen hoge risico's te nemen teneinde het levenslange reproductieve succes te maximaliseren (Kersten 1996, Leopold *et al.* 1996).

### **Aanzet tot een model**

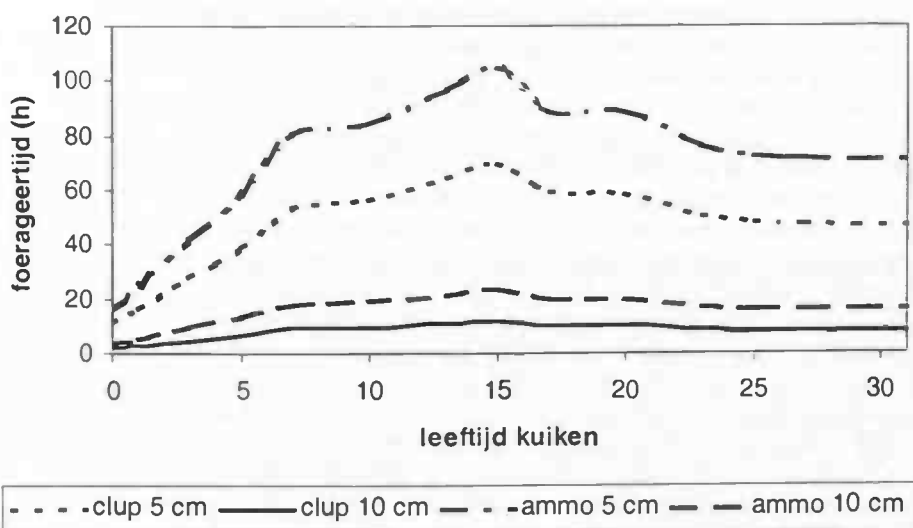
Om een inschatting te kunnen maken van de ouderlijke inspanning van adulte Grote Sterns tijdens het broedseizoen (kuikenfase) kan een energetisch model worden gebruikt. Er zal antwoord gevonden moeten worden op de volgende vragen: Zijn de ouders tijd- of energielimiteerd? M.a.w., werken zij aan de grenzen van hun fysieke capaciteit, en zo ja, doen ze dat de gehele broedperiode, of is daar een verloop in? Of houden ze een veiligheidsmarge van 60-70% van hun  $DEE_{max}$  aan? Waarom gaan de ouders beiden tegelijk foerageren? Het model moet het verder mogelijk maken om factoren als een slecht voedselaanbod te verwerken en te berekenen wat daarvan de consequenties zijn voor kuiken en ouder. Het opstellen van een geheel sluitend model valt buiten het kader van dit onderzoek. Er wordt hier wel getracht de randvoorwaarden voor dat model te leveren en te

bezien welke vragen nog beantwoord moeten worden om tot een goed model te kunnen komen. Er zullen wel een paar voorlopige berekeningen worden gedaan m.b.v. de voorhanden gegevens.

#### Tijdlimitatie

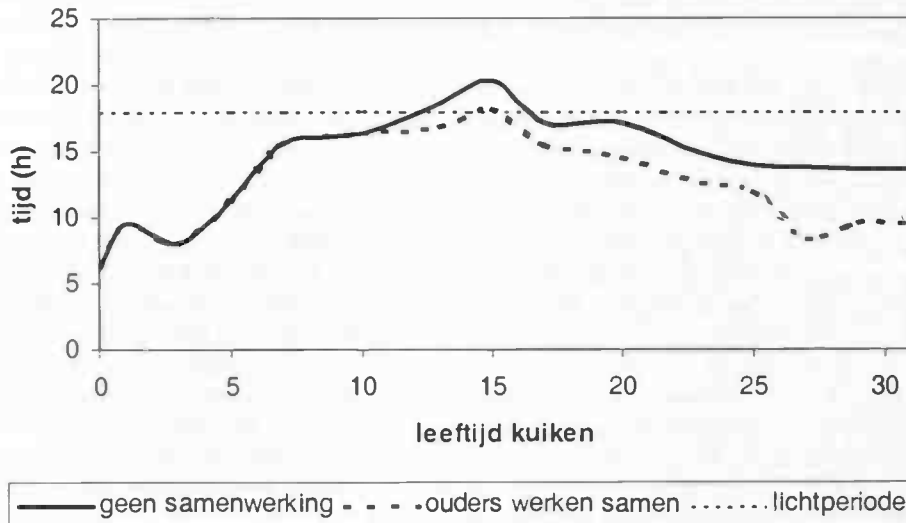
Om te bepalen op welke manier de ouders gelimiteerd zijn is het het best om met dagelijkse energietoevoer naar het kuiken te rekenen (Houston 1987, Welham & Ydenberg 1993). Om te beginnen kan er worden gekeken of de ouders tijdgelimiteerd zijn. De tijd die de ouders per dag hebben om te foerageren beslaat de gehele lichtperiode, voor eind mei en juni is dit gemiddeld 18 uur (daglengtevariaties verwaarloosbaar). Vervolgens zal moeten worden bepaald hoeveel vis de kuikens per dag nodig hebben en hoe lang hiervoor gefoerageerd moet worden. Als basis voor de energiebehoefte van het kuiken voor BMR en groei in de loop van de tijd (GEI) zijn de groeigegevens van Drent *et al.* 1992 erg bruikbaar. De data uit het veld liggen weliswaar iets lager, maar de laboratoriumgegevens vormen wel een hypothetische basis die later met de veldgegevens vergeleken kan worden. Vervolgens moet de hoeveelheid vis die het kuiken per dag nodig heeft worden bepaald. De energie-inhoud per gram vis (totaal gewicht) is in deze studie bepaald, voor Clupeiden  $5.24 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1}$  en voor Ammodytidae  $5.10 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1}$ . De verteringsefficiëntie van viseters is zeer hoog, en wordt hier op 90% gesteld. Om te bepalen hoeveel gram vis een kuiken daadwerkelijk moet eten, moet de prooi-soortenverhouding (Clupeiden/Ammodytidae) bekend zijn. Dit is echter een variabele, die o.m. afhangt van het aanbod. Hierbij kunnen dus verschillende scenario's worden onderzocht. Voor een gemiddelde waarde kan er echter vanuit gegaan worden dat 50-60% haring wordt gevoerd (Stienen & Brenninkmeijer 1994). Met behulp van de gemiddelde lengte van een aangeleverde vis kan nu worden berekend hoeveel vissen door de ouders moeten worden aangevoerd, en met behulp van de eerder bepaalde formules voor foerageertijd kan worden berekend hoeveel tijd dit kost.

In fig. 12 staat een simpele berekening voor de foerageertijd bij verschillende vislengtes. Duidelijk is te zien dat de vislengte wel degelijk uitmaakt, de foerageertijd wordt lager als er langere vissen worden gevangen. In die zin is er dus een tijdlimitatie, en voeren de sterns de foerageersnelheid op door grotere vissen te gaan vangen. Het lijkt bij lange na niet haalbaar om binnen de lichtperiode voldoende vissen van 5 cm te vangen. Daarnaast is het per tijdseenheid iets gunstiger om haring te vangen, wat een verklaring kan zijn voor het hogere aandeel haring in het dieet van de jongen. Het lijkt erop dat het van belang is dat er voldoende aanbod moet zijn van haringen (en zandspieringen) binnen een bepaalde marge van afmetingen. Dit kan een verklaring ervoor zijn dat Grote Sterns gevoelig zijn voor schommelingen in het haringbestand.



Figuur 12: De hypothetische foerageertijd om in de energiebehoefte van het kuiken te voorzien. Deze is berekend per vissoort en per vislengte.

De tijd die per dag nodig is om de minimale hoeveelheid vis voor het kuiken te vangen wordt omlaag gebracht als beide ouders tegelijk gaan foerageren (fig. 13). Bij de berekening van de lijn bij samenwerking is ervan uitgegaan dat de ouders in de loop van de tijd steeds vaker beiden afwezig zijn. Volgens de voorlopige berekening hier zouden de ouders het rond de groeipek zonder samenwerking niet redden om binnen de beschikbare foerageertijd (lichtperiode) voldoende vis voor het kuiken te vangen. Ook hier lijkt het er dus in eerste instantie op dat de ouders tijdsgeïmiteerd zouden kunnen zijn.



**Figuur 13:** Hypothetische tijd die per dag nodig is om het kuiken in zijn energiebehoefte te voorzien. Dit is weergegeven voor 1. als gedurende de gehele periode steeds één ouder per moment aan het vissen is (totaal), en 2. als de ouders vanaf de kuikenleeftijd van 13 dagen toenemend tegelijk foerageren (ouders werken samen). De lichtperiode is de maximale tijd per dag die aan foerage kan worden besteed.

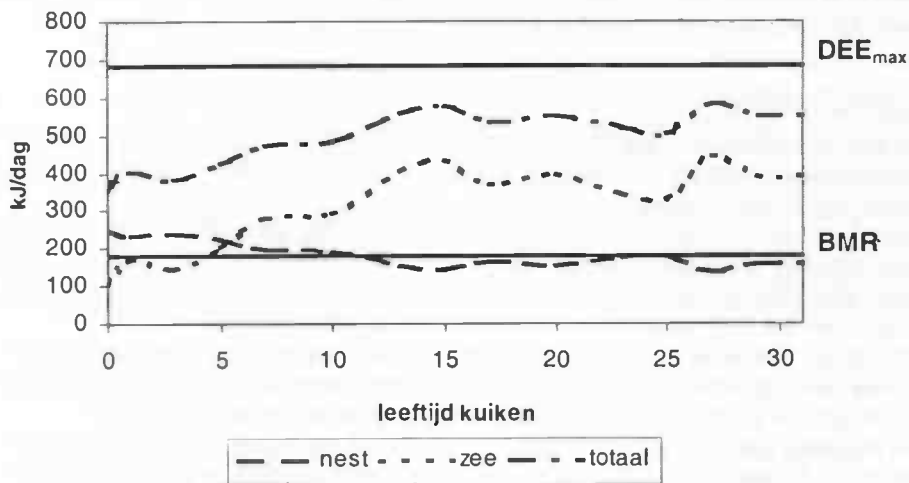
#### Energielimitatie

Het bepalen van de energie-uitgaven van de adulten is heel wat moeilijker, daar niet alle energetische gegevens voor adulte Grote Sterns expliciet bekend zijn. Er zijn wel een aantal bruikbare formules en gegevens uit de literatuur. Voor het bepalen van de BMR van de adulten de formule uit Bryant & Furness (1995), waarbij BMR afhankelijk is van het gewicht van vogels:

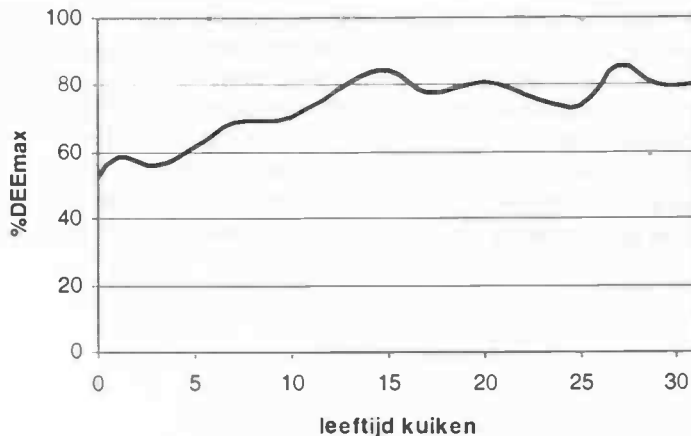
$$BMR = 2.30 \cdot M^{0.774} \text{ (kJ/dag) met } M = \text{massa (}\approx 280 \text{ g bij adulte Grote Sterns)}$$

De energie-uitgaven van adulten zijn gebaseerd op die van Bonte stern, *S. fuscata* (Flint & Nagy 1984): de energiekosten (metabolic rate) bij het nest bedragen  $1.62 \times BMR$ , de metabolic rate tijdens vliegen (nu kort "FlyMR" genoemd) bedraagt gemiddeld  $4.77 \times BMR$ . Er wordt in het artikel overigens uitgegaan van Standard Metabolic Rate (SMR) i.p.v. BMR, maar dit wordt gemakshalve aan BMR gelijk gesteld. Het probleem van deze benadering van de FlyMR is dat het een grove versimpeling van de werkelijkheid inhoudt. Ten eerste houdt een stern tijdens het foerageren verschillende vliegstijlen erop na: versnelling bij wegvliegen vanuit de kolonie of vanaf de foerageerplek, heen- en weer vliegen tussen kolonie en foerageerplek, "bidden" boven water om vissen op te speuren, en duikvluchten teneinde de vissen te vangen. Deze brengen verschillende energetische kosten met zich mee. Ten tweede wordt op deze manier in het geheel geen rekening gehouden met windsnelheden en andere weersomstandigheden, welke de energetische kosten van het vliegen in sterke mate beïnvloeden. Welham & Ydenberg (1993) gebruiken een aantal andere formules van Pennycuik (1989) voor het berekenen van verschillende typen van vlieggkosten van Zwarte Sterns (*Chlidonias nigra*). Hierbij wordt rekening gehouden met lichaamsgewicht, vleugel- en frontaaloppervlak, wrijvingsfactoren, windsnelheid en een aantal andere atmosferische factoren. Telemetrische bepalingen hebben wel gegevens opgeleverd voor vliegsnelheden en gedrag onder verschillende weersomstandigheden (Raaijmakers *et al.* 1993, Stienen & Brenninkmeijer 1994). Deze alleen zijn echter niet voldoende om in dit voorlopige model toe te passen, en zouden moeten worden aangevuld met metingen van lichaamsafmetingen en metabolisme. Daarom moet voorlopig worden volstaan met de "FlyMR". Voor de maximale

dagelijkse energiebesteding (Daily energy expenditure) kan in navolging van Welham & Ydenberg (1993) de formule voor vogels van Kirkwood (1983) worden aangehouden:  $DEE_{max} = 1713 \cdot M^{0.72}$  in  $\text{kJ} \cdot \text{dag}^{-1}$ , waarbij M= massa in kg.



**Figuur 14:** Energiehuishouding van de adulten. De lijnen geven de metabolic rates weer van de adulten per dag, op het nest (rusting metabolic rate), op zee voor foerageren (in de tekst "FlyMR") genoemd en totale besteding. ter indicatie zijn ook Basaalmetabolisme (BMR) en de maximale dagelijkse energiebesteding ( $DEE_{max}$ ) weergegeven.



**Figuur 15:** Energetische kosten van individuele ouders uitgedrukt als percentage van de maximale dagelijkse energiebesteding ( $DEE_{max}$ ).

De energetische kosten van de ouders nemen toe naarmate het kuiken ouder wordt, maar blijken onder de  $DEE_{max}$  te blijven (fig. 14). Rond de energiebehoefte piek van het kuiken liggen de energetische kosten van de ouders rond de 80% van de  $DEE_{max}$  (fig. 15), wat hoger is dan bij de Zwarte sterns (Welham & Ydenberg 1993). Op grond van deze gegevens kan worden geconcludeerd dat de adulte sterns niet tot aan hun limiet werken, maar net eronder blijven. De berekeningen bevatten echter nog vele aannames, vooral het schatten van de vliegcosten is onbetrouwbaar. Waarschijnlijk zijn ze hoger, en de foerageertijd zoals in dit onderzoek geobserveerd bestaat uit meerdere onderdelen. Ondanks dit feit lijkt het erop dat er eerder sprake is van tijd- dan energielimitatie is. De laatste vraag die blijft is hoeveel vis de ouders per dag zelf zouden moeten eten. Aan de hand van de berekende energie-uitgaven zou het mogelijk kunnen zijn een hypothetische massa vis te berekenen die de ouders voor zichzelf moeten vangen om in hun eigen energetische behoeften te kunnen voorzien. Het is echter moeilijk om een inschatting te maken van hoeveel individuele vissen de ouders dan moeten vangen. Er zou van de lengtes van bij de

faecesanalyses bepaalde vislengtes uitgegaan kunnen worden. Het probleem is echter ook dat de vislengte afhangt de foerageerstrategie (Optimal Sharing vs. Separation model). Om hierover voorspellingen te kunnen doen zouden dus de otolietengegevens moeten worden aangevuld met observaties van het foerageergedrag op zee, bijv. zoals gedaan is met Zwarte zeekoeten (Monaghan *et al.* 1994).

## Eindconclusies

Dit onderzoek verschaft een aantal uitkomsten die bruikbaar zijn voor een energetisch of populatie-ecologisch model van (adulte) Grote Sterns en een aantal algemene inzichten over de ecologie van deze vogelsoort:

- 1.) Het dieet van de adulten blijkt te verschillen van dat van de kuikens. De verhouding tussen de soorten die door de ouders voor de kuikens worden gevangen verschilt van die van wat de ouders zelf eten. Het lijkt erop dat de ouders voor zichzelf iets minder kieskeurig zijn, d.w.z. naast Clupeïden en Ammodytidae ook veel andere soorten vangen.
- 2.) Er blijkt geen relatie te zijn tussen afmeting van een vis en de energie-inhoud per gram van de twee belangrijkste prooigroepen van de Grote Stern, Ammodytidae en Clupeïden. De energie-inhoud per gram blijkt tussen beide taxa nauwelijks te verschillen.
- 3.) Het is mogelijk een inschatting te maken van de tijd die nodig is voor het vangen van vissen voor het kuiken door oudersterns. Er moet vanuit worden gegaan dat de hier gevonden relaties tussen vislengte en foerageertijd inclusief de tijd zijn die de ouders aan foerage voor zichzelf besteden. Om de foerageertijd nader te specificeren en om de samenstelling van het dieet bepaald aan de hand van faecesanalyses te verifiëren zijn waarnemingen nodig van op zee foeragerende sterns. Alleen met deze gegevens is het mogelijk te bepalen hoeveel vissen van welke afmeting de adulte sterns per dag voor zichzelf vangen. Zo kan ook nagegaan worden of voor Grote Sterns het Separation model of het Optimal Sharing model geldt.
- 4.) Het lijkt er in eerste instantie op dat de ouders niet tot hun fysieke limiet werken maar daar iets onder blijven. Dit pleit ervoor dat de ouders eerder tijd- dan energiegelimiteerd zijn. Of dit werkelijk zo is en of dat onder alle omstandigheden geldt moet echter nog aangetoond worden. In jaren met slecht voedselaanbod of slechte weersomstandigheden blijkt bijvoorbeeld dat oudervogels (van o.a. Grote Sterns) harder moeten werken (Stienen & Brenninkmeijer 1994, Monaghan *et al.* 1994) Met de huidige gegevens is het nog niet mogelijk om een geheel sluitend model te maken. Het inschatten van de vliegkosten is nog niet goed mogelijk; vooral anatomische en metabolische gegevens ontbreken nog.

## Dankwoord

Bij de uitvoer van dit onderzoeksonderwerp ben ik door verschillende mensen geholpen, die ik graag wil bedanken. Ten eerste Eric Stienen, die mij de mogelijkheid gaf dit onderzoek überhaupt te doen, en mij op velerlei manieren heeft bijgestaan: hij heeft me de wereld van de Grote Stern laten zien, veldmethoden aangeleerd, geholpen bij de statistiek en verder groot geduld opgebracht bij de afronding van mijn verslag. Zijn enthousiasme was steeds een stimulans voor mij. Mardik Leopold wil ik bedanken voor de uitleg en hulp bij de dieetanalyse van de oudervogels op Texel, de data van otolieten die hij verzameld heeft en voor dit onderzoek ter beschikking stelde en voor het laten zien van verschillende onderzoeksaspecten op Texel. Gerard Overkamp wordt bedankt voor hulp en uitleg bij de bomcalometrische bepalingen. Kurt en Lene voor het regelen en mogelijk maken van allerlei zaken op Hirsholm en Freddie voor het bootvervoer. Tenslotte wil ik het instituut Alterra bedanken voor het gebruik mogen maken van laboratorium en overnachtingsmogelijkheid op Texel.



## Samenvatting

Teneinde de vraag te beantwoorden of adulte Grote Sterns (*Sterna sandvicensis*) tijdens het broedseizoen aan de grenzen van hun vermogen werken, is een vooronderzoek t.b.v. een energetisch model gedaan. Er wordt verwacht dat oudersterns hun inspanning zullen aanpassen aan de energiebehoeftes van hun jongen. De tijdsbesteding van adulten, hun dieetsamenstelling en de energieinhoud van de voornaamste prooigroepen zijn onderzocht.

Van de oudervogels werd de dagelijkse tijdsbesteding gemeten vanuit een schuilhut. Individuele aanwezigheid was een maat voor foerageertijd. Van de aangeleverde prooien werd het soort bepaald (Clupeïden, Ammodytidae, anders) en de lengte geschat. Het dieet van de adulten is bepaald aan de hand van een faecesanalyse. Otolieten van vissen en andere determineerbare resten zijn gebruikt om de prooisamenstelling te bepalen. De energetische inhoud van Clupeïden en Ammodytiden is bepaald aan de hand van bom-colorimetrie. De veldgegevens zijn afkomstig van Griend (Nederland) in 1993, 1996 en 1997, en van Hirsholm (Denemarken) in 1997.

De foerageertijd van een oudervogel bedroeg gemiddeld 79.8 minuten voor Clupeïden en 88.0 minuten voor Ammodytidae. Ze kan met een lineaire functie worden beschreven. De tijd dat beide ouders afwezig zijn van het nest neemt toe met de leeftijd van het kuiken. Het moment dat een kuiken het langst alleen is (vlak voor het uitvliegen), komt niet overeen met de groeipeak van het kuiken.

Het dieet van de adulte Grote Sterns bleek te bestaan uit *Ammodytidae*, *Hyperoplidae*, *Clupea harengus*, *Sprattus sprattus*, *Gadus morhua*, *Merlangius merlangus*, *Potamoschistus minutus*, *Osmerus eperlanus* en *Nereis spec. (Polychaeta)*. Ammodytiden blijken veruit het belangrijkste, op Hirsholm ook Clupeïden (m.n. Haring). Het dieet van de ouders blijkt te verschillen van dat van de kuikens.

Onverwacht was het grote aandeel *Nereis*. Gemiddeld bedroeg de energie-inhoud van Clupeïden  $20.54 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1} \text{ DW}$  ( $\pm 1.42 \text{ SD}$ ) en van Ammodytidae  $20.30 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1} \text{ DW}$  ( $\pm 1.73 \text{ SD}$ ).

Om de foerageertijd nader te specificeren en om de samenstelling van het dieet bepaald aan de hand van faecesanalyses te verifiëren zijn waarnemingen nodig van op zee foeragerende sterns. Aan de hand van gegevens uit deze studie en de literatuur is een voorlopig energetisch model gemaakt. Het lijkt er in eerste instantie op dat de ouders niet tot hun fysieke limiet werken maar daar iets onder blijven. Voorts lijken de ouders eerder tijd- dan energiegeïmiteerd zijn. Met de huidige gegevens is het nog niet mogelijk om het model geheel sluitend te maken. Het inschatten van de vlieggkosten is moeilijk; vooral anatomische en metabolische gegevens ontbreken nog. De huidige gegevens hebben echter wel een grote indicatieve waarde.

## Summary

### Chick raising in Sandwich terns (*Sterna sandvicensis*): the adult's perspective

To answer the question whether adult Sandwich Terns (*Sterna sandvicensis*) work to the limits of their capacity during the breeding period, a preliminary investigation was performed for an energetic model. It was expected that adult terns would adjust their expenses to the energetic needs of their young. The adult terns' time expenditure, diet composition and energy content of the main preys were investigated.

The adult's daily time expenditure was observed from a hide. Individual presence and absence was used as a measure for foraging time. Of preys delivered to the nest were identified (Clupeids, Ammodytids, other) and their length were estimated. The adult diet was investigated by a faeces analysis. Fish otoliths and other identifiable remains were used to determine prey composition. The energetic content of Clupeids and Ammodytids was analysed using bomb-calorimetry. Field data were obtained on Griend (The Netherlands) in 1993, 1996 and 1997, and on Hirsholm (Denmark) in 1997. The average foraging time of an adult bird was 79.8 min for Clupeids and 88.0 min for Ammodytids on average. It can be described by a linear function. The time in which both parents are absent from the nest increased with chick age. The period in which chicks are left alone at the most (just before fledging) does not coincide with the growth peak of the chicks. The adult diet consisted of *Ammodytidae*, *Hyperoplidae*, *Clupea harengus*, *Sprattus sprattus*, *Gadus morhua*, *Merlangius merlangus*, *Potamoschistus minutus*, *Osmerus eperlanus* en *Nereis spec. (Polychaeta)*. Ammodytids appear to be the most important group, on Hirsholm also Herring. The adult diet also appeared to differ from the chick diet. Unexpected was the large proportion of *Nereis*. The energy content of Clupeids was  $20.54 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1} \text{ DW}$  ( $\pm 1.42 \text{ SD}$ ) and of Ammodytids  $20.30 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1} \text{ DW}$  ( $\pm 1.73 \text{ SD}$ ) on average.

To more precisely specify foraging time and to verify the diet composition determined by faeces analysis, observations are needed from terns foraging at sea. With data from this study and from literature a preliminary energetic model was made. From this model it appeared that the parent terns do not work to their limits, but stay right below that. Furthermore the parents seem to be more time limited than energy limited. With the present data it is not yet possible to make the model solid. Estimating flight costs is still difficult; especially anatomical and metabolic data are still lacking. However, the present data have a highly indicative value.

## Literatuur

- Birt-Friesen, V.L., Montevecchi, W.A., Cairns, D.K. & Macko, S.A. 1989. Activity-specific metabolic rates of free-living Northern Gannets and other seabirds. *Ecology* 70: 357-367.
- Boudewijn T.J., S. Dirksen & J. van der Winden 1993. De voedselkeuze van Aalscholvers in de Grevelingen in het seizoen 1993-1994. Bureau Waardenburg, Culemborg.
- Brenninkmeijer, A. & E.W.M. Stienen 1992. Ecologisch profiel van de Grote Stern (*Sterna sandvicensis*). RIN-rapport 92/18. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Arnhem.
- Brenninkmeijer, A. & E.W.M. Stienen 1994. Pilot study on the influence of feeding conditions at the North Sea on the breeding results of the Sandwich Tern *Sterna sandvicensis*. IBN Research Report 94/10, Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Arnhem.
- Bryant, D.M. & R.W. Furness 1995. Basal metabolic rates of North Atlantic seabirds. *Ibis* 137: 219-226.
- Collinge, A. 1925. An investigation of the food of tern at Blakney Point. *Trans. Norfolk Norwich Nat. Soc.* 12(1): 35-52.
- Cuthill, I. & A. Kacelnik, 1990. Central place foraging: a reappraisal of the 'loading effect'. *Animal Behaviour* 40: 1087-1101.
- Daan, S., C. Dijkstra & J.M. Tinbergen 1990. Family planning in the Kestrel (*Falco tinnunculus*): The ultimate control of covariance of laying date and clutch size. *Behaviour* 114: 83-116.
- Dansk Miljø- og Energiministeriet, Skov- og Naturstyrelsen, Forsvarsministeriets Fæstnings- og Natursekretariat & Frederikshavn Kommune 1997. Hirsholmene- et naturreservat i Kattegat. Informatiefolder, Denemarken.
- Davies, N.B. 1986. Reproductive success of Dunnocks, *Prunella modularis*, in a variable mating system. I factors influencing provisioning rate, nestling weight and fledging success. *Journal of Animal Ecology* 55: 123-138.
- Davoren, G.K. & A.E. Burger 1999. Differences in prey selection and behaviour during self-feeding and chick provisioning in Rhinoceros Auklets. *Animal Behaviour* 58: 853-863.
- Dijkstra, C., A. Bult, S. Bijlsma, S. Daan, T. Meijer & M. Zijlstra 1990. Brood size manipulations in the Kestrel (*Falco tinnunculus*): effects on offspring and parental survival. *Journal of Animal Ecology* 59: 269-285.
- Drent, R.H. & S. Daan 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68: 225-252.
- Drent, R.H., M. Klaassen & B. Zwaan 1992. Predictive growth budgets in terns and gulls. *Ardea* 80: 5-17.
- Durinck, J. 1997. Otoliths, squid beaks and biometric measurements from Davis Strait. *Sula* 11: 11-20.
- Flint, E.N. & K.A. Nagy 1984. Flight-energetics of free-living Sooty Terns. *The Auk* 101: 288-294.
- Fuchs 1977. Kleptoparasitism of Sandwich Terns by Black headed Gulls. *Ibis* 119: 183-190.
- Gabrielsen, G.W., M. Klaassen & F. Mehlum 1992. Energetics of Black-legged Kittiwake *Rissa tridactyla* chicks. *Ardea* 80: 29-40.
- Geschiere, C.E. 1993. Kapers op de Kust- Het effect van enkele biotische en abiotische variabelen op het kleptoparasitisme door de Kokmeeuw *Larus ridibundus* op de Grote Stern *Sterna sandvicensis* en de gevolgen hiervan voor de reproductie van de Grote Stern op Griend. Intern rapport Instituut voor Bos- en Natuurbeheer, Arnhem.
- Härkönen, T. 1986. Guide to the otoliths of the bony fishes of the Northeast Atlantic. Danbiu ApS, Denmark.
- Houston, A.I. 1987. Optimal foraging by parent birds feeding dependent young. *Journal of Theoretical Biology* 124: 251-274.
- Huibers, M. 1995. Vissen naar vergelijkingen: dieetstudies van viseters. Interne studie NIOZ/IBN.
- Kersten, K. 1996. Time and energy budgets of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* occupying territories of different quality. *Ardea* 84A: 291-310.
- Kirkwood, J.K. 1983. A limit to metabolisable energy intake in mammals and birds. *Comparative Biochemistry and Physiology* 75A: 1-3.
- Klaassen, M., C. bech, D. Masman & G. Slagsvold 1989. Growth and energetics of Arctic Tern chicks (*Sterna paradisea*). *Auk* 106: 240-248.
- Klaassen, M., B. Zwaan, P. Heslenfeld, P. Lucas & B. Lujckx 1992. Growth rate associated changes in the energy requirements of tern chicks. *Ardea* 80: 19-28.
- Leopold, M.F. 1992. Food remains in a harp seal, *Phoca groenlandica*, stranded in The Netherlands. *Aquatic mammals* 18.1: 19-23.
- Leopold, M.F. & C.J. Camphuysen 1992. Olievogels op het Texelse strand. Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee & Nederlandse Zeevogelgroep, NIOZ-rapport 1992-5.
- Leopold, M.F., J.F. Van Elk & Y.M. Van Heelzik 1996. Central place foraging in Oystercatchers *Haematopus ostralegus*: can parents that transport Mussels *Mytilus edulis* to their young profit from size selection? *Ardea* 84A: 311-325.
- Le V. Dit Durell, S.E.A., J.D. Goss-Custard & A. Perez-Hurtado 1996. The efficiency of juvenile Oystercatchers *Haematopus ostralegus* feeding on Ragworm *Nereis diversicolor*. *Ardea* 84: 153-157.

- Monaghan, P., J.D. Uttley & M.D. Burns 1992. Effects of changes in food availability on reproductive effort in Arctic Terns *Sterna paradisea*. *Ardea* 80: 71-81.
- Monaghan, P., P. Walton, S. Wanless, J.D. Uttley & M.D. Burns 1994. Effects of prey abundance on the foraging behaviour, diving efficiency and time allocation of breeding Guillemots *Uria aalge*. *Ibis* 136: 214-222.
- Nur, N. 1984. The consequences of brood size for breeding Blue Tits II. Nestling weight, offspring survival and optimal brood size. *Journal of Animal Ecology* 53: 497-517.
- Orians, G.H. & N.E. Pearson 1979. On the theory of central place foraging. In: D.J. Horn, R.D. Mitchell & G.e. Stairs (eds). *Analysis of Ecological systems*, pp. 155-177. Ohio State University press, Ohio.
- Pearson, T.H. 1968. The feeding biology of sea-bird species breeding on the Farne Islands, Northumberland. *Journal of Animal Ecology* 37: 521-548.
- Perrins, C.M., M.P. Harris & C.K. Britton 1973. Survival of Manx Shearwater *Puffinus puffinus*. *Ibis* 115: 535-548.
- Pennycuik, C.J. 1989. *Bird flight performance: a practical calculation manual*. Oxford University Press, Oxford.
- Pyke, G.H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 523-535.
- Raaijmakers, M.H.J.E., P.W.M. Van Beers & J.M.P.M. Habraken 1993. Telemetrische bepaling van de foerageerplaatsen en foerageerroutes van de op Griend broedende Grote Sterns *Sterna sandvicensis*. Intern rapport Instituut voor Bos- en Natuurbeheer, Arnhem.
- Royama, T. 1966. Factors governing feeding rate, food requirement and brood size of nesting Great Tits *Parus major*. *Ibis* 108: 313-347.
- Shealer, D.A. 1998. Differences in diet and chick provisioning between adult Roseate and Sandwich Terns in Puerto Rico. *The Condor* 100: 131-140.
- Stephens, D.W. & J.R. Krebs 1986. *Foraging theory*. Princeton University Press, New Jersey.
- Stienen, E.W.M. & A. Brenninkmeijer 1994. Voedseleecologie van de Grote Stern (*Sterna sandvicensis*): onderzoek ter ondersteuning van een populatie-dynamisch model. IBN-rapport 94/120, Instituut voor Bos- en Natuurbeheer, Arnhem.
- Stienen, E.W.M., P.W.M. Van Beers, A. Brenninkmeijer, J.M.P.M. Habraken, M.H.J.E. Raaijmakers & P.G.M. Van Tienen 2000. Patterns in food provisioning and foraging conditions in Sandwich Terns *Sterna sandvicensis*. *Ardea* (submitted).
- Stienen, E.W.M. 1997. Birds on Hirsholmene in 1997, with special reference to the Sandwich Tern *Sterna sandvicensis*. IBN-DLO, Wageningen.
- Cramp, S. (ed) 1985. *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa Volume IV- Terns to Woodpeckers*. Oxford University Press, Oxford.
- Tinbergen, J.M. & S. Daan 1990. Family planning in the Great Tit (*Parus major*): Optimal clutch size for integrated parent and offspring fitness. *Behaviour* 114: 161-190.
- Van der Hout, J. & R. Noordhuis 1992. Werkblad voor berekening van vislengten en visgewichten met behulp van prooiresten uit braakballen. RIZA Notitie Nr. 92.26 AOBL, Rijksinstituut voor Integraal Zoetwaterbeheer en Afvalwaterbehandeling, Lelystad.
- Veen, J. 1977. Functional and causal aspects of nest distribution in colonies of the Sandwich Tern (*Sterna sandvicensis sandvicensis*). Brill, Leiden.
- Welham, C.V.J. & R.C. Ydenberg 1993. Efficiency-maximizing flight speeds in parent Black Terns. *Ecology* 74: 1893-1901.
- Wendeln, H. & P.H. Becker 1996. Body mass change in breeding Common Terns *Sterna hirundo*. *Bird Study* 43: 85-95.
- Ydenberg, R.C., C.V.J. Welham, R. Schmid-Hempel, P. Schmid-Hempel & G. Beauchamp 1994. Time and energy constraints and the relationships between currencies in foraging theory. *Behavioral Ecology* 5: 28-34.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, New Jersey.
- Zwarts, L. & P. Esselink 1989. Versality of male Curlews *Numenius aquata* preying upon *Nereis diversicolor*: deploying contrasting capture modes dependent on prey availability. *Marine Ecology Progress Series* 56: 255-269.