

Energiebesparing bij wadvogels: over de kieren van de Kanoet

Energy savings in waders: studies on the insulation of Knots

POPKO WIERSMA, LEO BRUINZEEL & THEUNIS PIERSMA

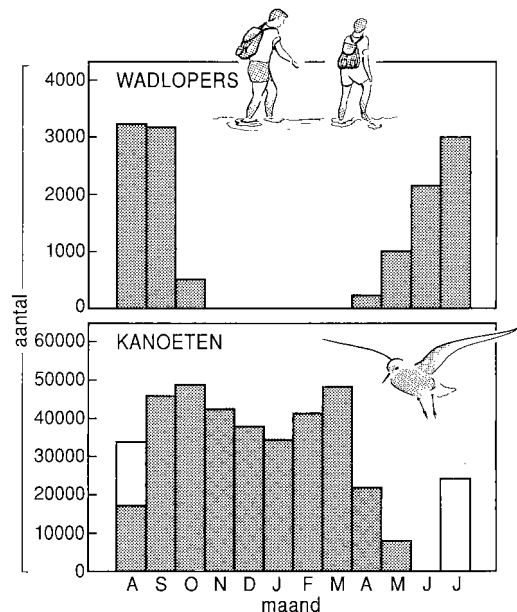
De Waddenzee is een open, windige, en vaak frisse plek. Natuurlijk zijn er van die zomerdagen dat het halfnaakt goed toeven is, maar meestal zijn jas, trui en sjaal geen luxe. In de getijzone is het zelfs kouder dan op de wal en toeristische wadlopers lopen dan ook het liefst in de zomer en nazomer naar de eilanden (figuur 1).

Toch maken juist in de winter veel steltlopers van de Waddenzee gebruik. Zo ook de Kanoetstrandloper *Calidris canutus* van de Euro-Canadese ondersoort *islandica* (figuur 1). Deze Kanoeten broeden op de toendra's van NW-Groenland en NO-Canada. De winter begint daar echter vroeg en eind juli gaan ze al op zoek naar gematigder oorden (Pienkowski & Evans 1984). De keuze om in de Waddenzee en de Britse estuaria te overwinteren is niet zo vreemd: de vogels vinden er doorgaans een redelijk gevulde dis. Met hun gevoelige snavels tasten ze in de modder op zoek naar schelpdieren die ze in hun geheel inslikken en vervolgens in hun sterke maag kraken. Hoewel ze de ergste kou hebben ontweken moeten ze toch de winter hier zien door te komen.

Koude wordt niet alleen bepaald door de temperatuur maar ook door de volgende twee factoren: 1) Het verschil in temperatuur tussen lichaam en lucht. Hoe groter dit verschil hoe sneller de warmte van de hoge temperatuur naar de lage temperatuur stroomt. 2) De weerstand die de warmte ondervindt als het van lichaam naar lucht stroomt, of omgekeerd. Deze weerstand heet isolatie. Bijvoorbeeld: de tegelvloer in de douche is veel kouder dan het douchematje, hoewel de temperatuur van de vloer en het matje gelijk zijn. Dit wordt veroorzaakt doordat de tegels slecht isoleren, in tegenstelling tot het matje.

Warmbloedige dieren reguleren hun lichaamstemperatuur, waardoor hun lichaam een hogere temperatuur dan die van de omgeving aanneemt. Als gevolg hiervan verliezen de dieren voortdurend warmte: energie. Onder de gewervelden hebben vogels de hoogste lichaamstemperatuur. Gemiddeld hebben ze een lichaamstemperatuur van 40-43°C (Prinzinger 1990), 3-6°C hoger dan de lichaamstemperatuur van 37°C van de meeste zoogdieren. Voor Kanoeten, die hun lichaamstemperatuur op ongeveer 41°C houden, betekent winterkou dat ze veel energie nodig hebben om die hoge lichaamstemperatuur te handhaven.

Hoe kunnen Kanoeten hun warmteverlies beperken? 1) Ze kunnen hun isolerende laag veranderen. Door de veren op te zetten wordt de luchtlaag tussen de veren dikker waardoor de isolatie verbetert (als de veren tegen het lichaam worden gedrukt wordt de isolatie slechter). Maar ook veranderingen in de bloedsomloop horen in deze categorie thuis. Een verminderde bloedtoevoer naar een bepaald deel van de huid leidt tot een daling van de oppervlakte-temperatuur. Dit heeft een kleiner warmteverlies tot gevolg. 2) Ze kunnen door veranderingen in lichaamshouding warmte besparen. Door de kop tussen de schouders te trekken of kop en snavel zo ver mogelijk tussen de schouderveren



Figuur 1. Seizoensveranderingen in de aantallen wadlopers die in 1991 vanuit Uithuizen en Pieterburen startten (boven) en het gemiddelde aantal Kanoetstrandlopers in de Waddenzee van 1974 t/m 1990 (onder) (gebaseerd op Zegers 1985, Zegers & Kwint 1992). Bij de Kanoeten zijn de aantallen van de noordelijk overwinterende *islandica* ondersoort gearceerd, en van de in West-Afrika overwinterende *canutus* wit. Number of people crossing Wadden Sea mudflats, setting out from two points (Uithuizen, Pieterburen) in 1991 (above) and mean monthly number of Knots in Wadden Sea, 1974-1990 (below) (based on Zegers 1985, Zegers & Kwint 1992); inferred numbers of the northerly wintering *C. c. islandica* shaded, of nominate subspecies, wintering in West-Africa, white.

te steken, de vleugelboegen met borstveren te bedekken en de poten in te trekken worden slecht geïsoleerde delen bedekt. 3) Ze kunnen gedragsmatige aanpassingen vertonen, zoals het opzoeken van gunstige omstandigheden, door bijvoorbeeld uit de wind te gaan staan. Beschutting is te vinden in vegetatie maar ook tussen soortgenoten of tussen andere steltlopers.

Wij vroegen ons af hoe koud het wad 's winters voor Kanoeten is. Hoeveel energiekosten kunnen ze met uitgekiend gedrag besparen? Aan de hand van een overzicht van onze veld- en laboratoriummetingen proberen we de energetische kosten die gepaard gaan met het overwinteren op een koude en onbeschutte plaats als de Waddenzee te schatten. We verwachten dat Kanoeten zullen proberen deze kosten zo veel mogelijk te beperken. Tevens zullen we nagaan of onze aanpak ook voor andere wadvogelsoorten bruikbare resultaten oplevert.

Een Kanoet is niet van steen

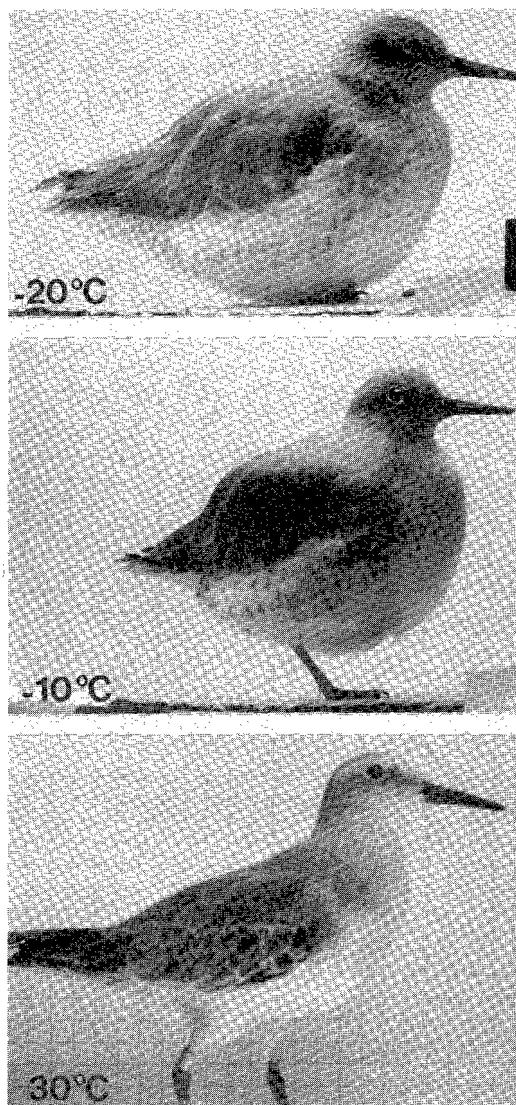
De isolatielaag van de Kanoet hebben we op verschillende manieren bekeken. Om te zien hoe een Kanoet zich lichamelijk aanpast aan verschillende temperaturen hebben we ze gefotografeerd bij temperaturen van -20 tot $+30^{\circ}\text{C}$. Duidelijk zichtbaar zijn de grote veranderingen in postuur en veerhouding (figuur 2). Boven de 10°C liggen de veren plat. Bij lage temperaturen worden de veren opgezet en wordt tegelijkertijd de houding veranderd, wat resulteert in een bolle "Lars Jonsson"-Kanoet. Als de temperatuur onder de 0°C zakt, wordt een poot ingetrokken en bedekt door de buikveren. Daalt de temperatuur nog 20 graden, dan gaan de vogels liggen waarbij beide poten in de veren verdwijnen. Tijdens de fotosessies durfden ze het niet aan om hun snavel tussen de schouderveren te steken, wat ze in het veld wel doen. Wel wordt de kop steeds verder tussen de schouders getrokken, worden de schouderveren over de vleugelboegen gedrapeerd en bedekken ze de rug met de vleugels. Bij -20°C werd soms waargenomen dat de Kanoeten gingen rillen om zo extra warmte te genereren.

Het warmteverlies naar de omgeving vindt plaats aan het veeroppervlak. De oppervlakte-temperatuur is daarom een belangrijke maat voor dit verlies. Hoe hoger de oppervlakte-temperatuur ten opzichte van de luchttemperatuur, hoe meer warmte verdwijnt. Met behulp van een thermovisie-systeem, een moderne infrarood-camera, kon de oppervlakte-temperatuur direct worden afgelezen van een beeldscherm (figuur 3). Een Kanoet verliest relatief veel warmte op kop, rug en vleugelboeg. De borst en de buik zijn beter geïsoleerd dan de rug. Het zijn juist deze slecht geïsoleerde delen die bij lage temperaturen worden bedekt (figuur 2).

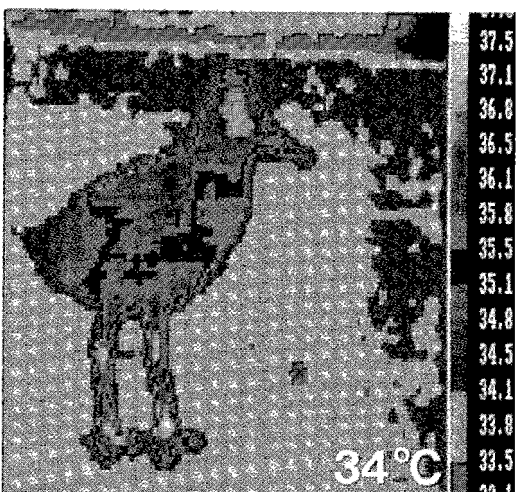
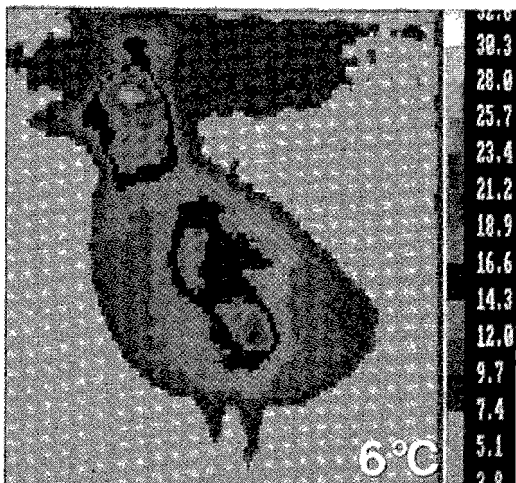
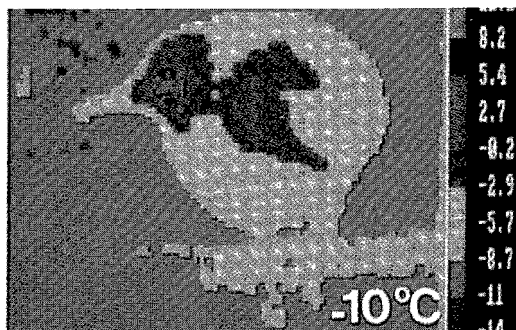
Natuurlijk kunnen hoge temperaturen ook problemen geven. In de Waddenzee speelt dit echter

geen belangrijke rol. De infrarood-foto's van Kanoeten in de hitte laten niettemin enkele interessante fenomenen zien (figuur 3). Om zoveel mogelijk warmte kwijt te raken worden alle slecht geïsoleerde delen blootgesteld aan de omgeving. De poten zijn bij hoge temperaturen relatief goed doorbloed en warm. In de kou wordt de bloedtoevoer naar de poten dichtgeknepen, waardoor ze de temperatuur van de omgeving aannemen en op de foto's niet meer te zien zijn.

Met behulp van wat theorie (Hill *et al.* 1974) is het mogelijk om de besparingen in warmteverlies door verandering in veerstand en doorbloeding te berekenen. Zoals we later zullen zien (figuur 11),



Figuur 2. Zijaanzicht van een Kanoetstrandloper die is gefotografeerd bij verschillende luchttemperaturen. Side views of Knot photographed at various air temperatures.

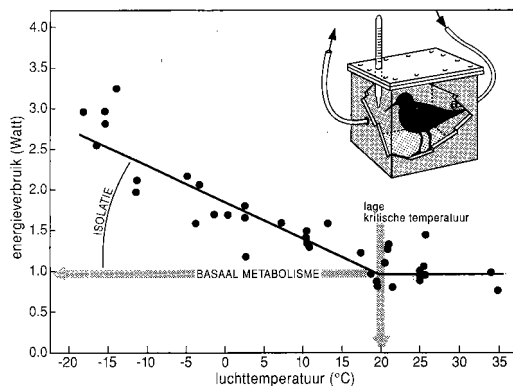


Figuur 3. Infrarood-foto's van Kanoetstrandlopers bij verschillende luchttemperaturen. Het warme gebied boven de kop op de twee foto's genomen bij temperaturen boven 0°C is de reflectie van de infrarood straling in het deksel van het kastje. De temperatuur-kleurenschaal staat aan de rechterkant afgebeeld (°C). De schaal is per foto verschillend. De kleur van de omgeving van de Kanoet geeft de luchttemperatuur. *Infrared photos of Knots at various air temperatures. The warm area above the head in the two photos taken at air temperatures above 0°C is reflection of infrared radiation on the lid. Temperature-colour scale given at right (°C). The scale is unique for each photo. The colour around the Knot indicates the air temperature.*

besparen Kanoeten in de koudste maand 30% warmteverlies door aanpassingen in houding, verenkleed en doorbloeding.

Verkenning: energieverbruik in het laboratorium

In het laboratorium kunnen we onder gestandaardiseerde omstandigheden het energieverbruik van vogels meten. Dat heeft zo z'n voordelen omdat je dan individuen en soorten goed kunt vergelijken. Daarom zou je lab-onderzoek verkennend onderzoek kunnen noemen. In een klimaatkast werd bij verschillende temperaturen het zuurstofverbruik, een maat voor het energieverbruik, gemeten. De eenheid voor energieverbruik is de Watt. Eén Watt is één Joule per seconde. Ter vergelijking: een fietslampje gebruikt 2.7 Watt en een slapende mens gemiddeld 82 Watt (Brody 1964). Dit soort metingen aan energieverbruik bij een reeks omgevingstemperaturen leveren in grafiek-vorm een hockeystick-achtig patroon op: de zogenaamde Scholander-curve (figuur 4). Uit deze figuur zijn drie belangrijke constanten af te leiden: het basaalmetabolisme, de lage kritische temperatuur en de isolatie. Het basaalmetabolisme is de laagst mogelijke stofwisseling die er voor zorgt dat een dier in leven en op temperatuur blijft. Het basaalmetabolisme is vergelijkbaar met het energieverbruik van een stationair lopende motor. Bij omgevingstemperaturen onder de lage kritische temperatuur, levert het basaalmetabolisme niet meer voldoende warmte op om een constante lichaamstemperatuur te handhaven en gaat het metabolisme omhoog.



Figuur 4. Energieverbruik van rustende Kanoetstrandlopers gemeten bij verschillende luchttemperaturen (een illustratie van het Scholander-model). De vogels hadden een dag gevast en werden gemeten in volledige duisternis. De metingen vonden plaats in het winterseizoen aan Kanoeten met een normaal lichaamsgewicht en jaarritme. Tevens zijn het basaalmetabolisme en de lage kritische temperatuur aangegeven. *Energy consumption of resting Knots at various air temperatures (Scholander model). The birds fasted for 24 hours and oxygen consumption was measured in complete darkness. Measurements taken in winter, using Knots with normal body masses and annual rhythmicity. BMR (basaalmetabolisme) and lower critical temperature (lage kritische temperatuur) also shown.*

Het basaalmetabolisme plus de eventuele extra energie die onder de lage kritische temperatuur wordt verbruikt, noemen we samen de thermostatische kosten, de energie die nodig is om de hoge lichaamstemperatuur te handhaven. De mate van isolatie kan worden berekend uit de helling van de lijn beneden de lage kritische temperatuur. Een steile lijn betekent een slechte isolatie. Daling van de temperatuur veroorzaakt dan een sterke toename van het energieverbruik.

Dieren die in het poolgebied leven zijn erg goed geïsoleerd. Het meest spectaculaire voorbeeld is de poolvos *Alopex lagopus* die in de winter een lage kritische temperatuur heeft die lager is dan -40°C en waarschijnlijk lager dan -50°C (Prestrud 1991). Onder de vogels is het Sneeuwhoen *Lagopus lagopus* een goed voorbeeld. Hun lage kritische temperatuur bedraagt 's winters c. 0°C (Andreev 1991). Een Kanoet is ondanks zijn arctische broedgebied slecht geïsoleerd. In het laboratorium moet er al bij een luchttemperatuur beneden 20°C (de lage kritische temperatuur) energie bij om de lichaamstemperatuur te handhaven (figuur 4). De waarde voor Kanoeten is niet veel lager dan bijvoorbeeld die van de veel kleinere Koolmees *Parus major* (24°C) (Kendeigh *et al.* 1977) en de slecht geïsoleerde blote mens (27 à 28°C) (Erikson *et al.* 1956).

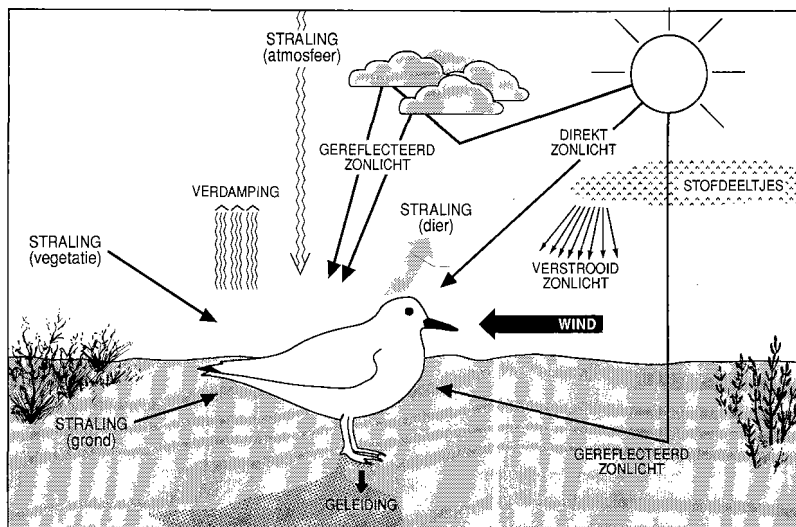
Energieverbruik in het veld: koperen Kanoeten

Van het lab naar het veld is een immense stap. Hadden we in het lab te maken met constante omgevingsfactoren, in het veld is dat niet het geval. Vrijlevende Kanoeten kunnen op een veelheid aan manieren energie verliezen of winnen (figuur 5). Veel warmte verdwijnt naar de lucht. Wind heeft zeer veel invloed op deze energiestroom want een snelle vervanging van lucht (= wind) doet het verlies aanzienlijk toenemen. Een ander deel van de

energie verdwijnt via langgolvlige straling naar de omgeving en door geleiding via de poten naar de grond. Kanoeten kunnen energie ontvangen via kortgolvlige straling. Deze straling komt voornamelijk van de zon, eventueel gereflecteerd door de grond en wolken. Een deel van de kortgolvlige straling komt van de omgeving.

Willen we weten hoeveel warmte een Kanoet verliest wanneer hij buiten staat dan is het dus niet voldoende om simpelweg de temperatuur te meten en vervolgens de labmetingen (figuur 4) naar de buitensituatie te vertalen. Een manier om al de weersinvloeden op het energieverbruik in één keer, integraal, te meten is met een verwarmd vogelmodel, een methode die door G. S. Bakken en medewerkers (1981, 1983) een tiental jaren geleden in Amerika werd ontwikkeld. Het verwarmde model is in ons geval een holle koperen Kanoet die bestaat uit twee dunne laagjes koper waartussen een verwarmingsdraad loopt. Om het model heen is de huid, inclusief de veren, van een echte Kanoet aangebracht. De koperen Kanoet werd buiten neergezet (figuur 6) en verwarmd met behulp van een auto-accu. Het stroomverbruik van het model is een maat voor de gevoelstemperatuur van Kanoeten. De gevoelstemperatuur is de hypothetische temperatuur die aangeeft welk warmteverlies de Kanoet werkelijk ervaart. Door de wind daalt de gevoelstemperatuur ten opzichte van de luchttemperatuur (de zogenaamde *chill factor* neemt toe). Zonnestraling laat de gevoelstemperatuur stijgen. Na een ijkling in het lab (d.w.z. metingen van koperen en levende Kanoeten onder exact dezelfde omstandigheden), kan de gevoelstemperatuur worden omgerekend naar het energieverbruik van een echte Kanoet.

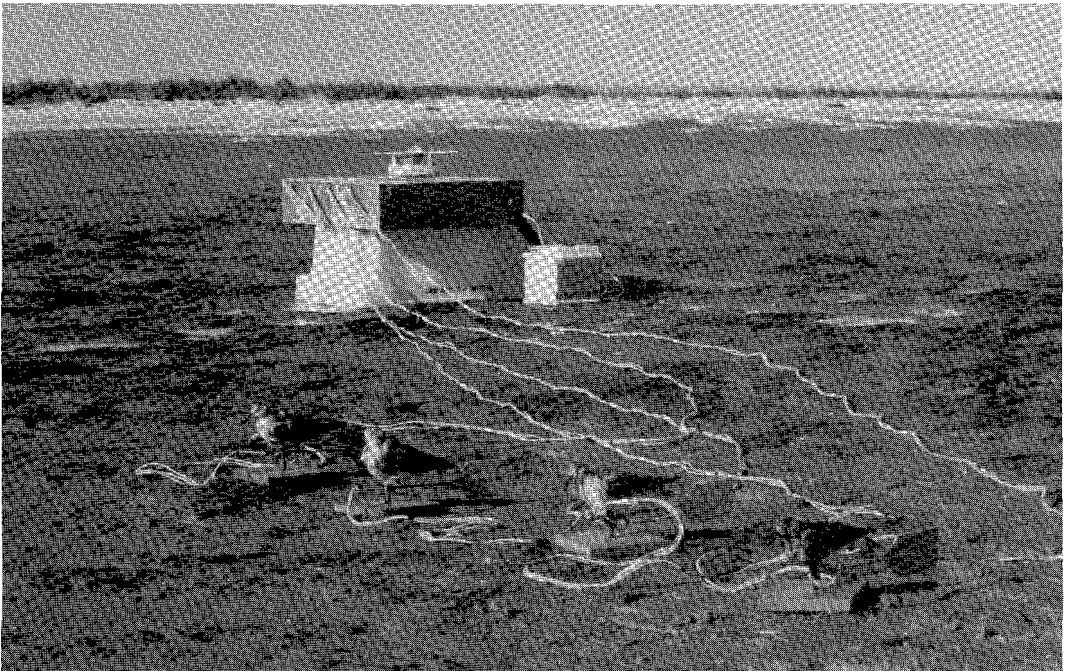
Met de koperen Kanoet kunnen we ook de invloed van zijn omgeving, zowel van de vegetatie als van soortgenoten, op het energieverbruik meten.

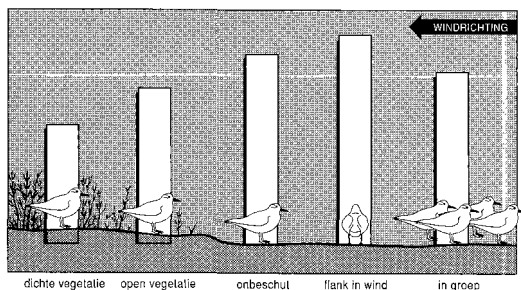


Figuur 5. Manieren van warmte-overdracht tussen een dier, in dit geval een Kanoetstrandloper, en zijn natuurlijke omgeving. Vrij naar het paard van Porter & Gates (1969). *Channels of heat transfer between an animal, in this case a Knot, and its natural environment. Based on the horse in Porter & Gates (1969).*



Figuur 6. Koperen Kanoeten in het vrije veld. Op de bovenste foto staan de koperen Kanoeten op een hoogwatervluchtplaats op het strand van Griend en op de onderste foto op het wad ten zuiden van Griend (de windvaantjes houden deze vogels met de kop in de wind). *"Copper Knots" in the field: on a high tide roost on the beach of Griend Island (Dutch Wadden Sea, above), and on an open mudflat south of Griend (below). Wind vanes keep birds oriented into the wind in the latter situation.*





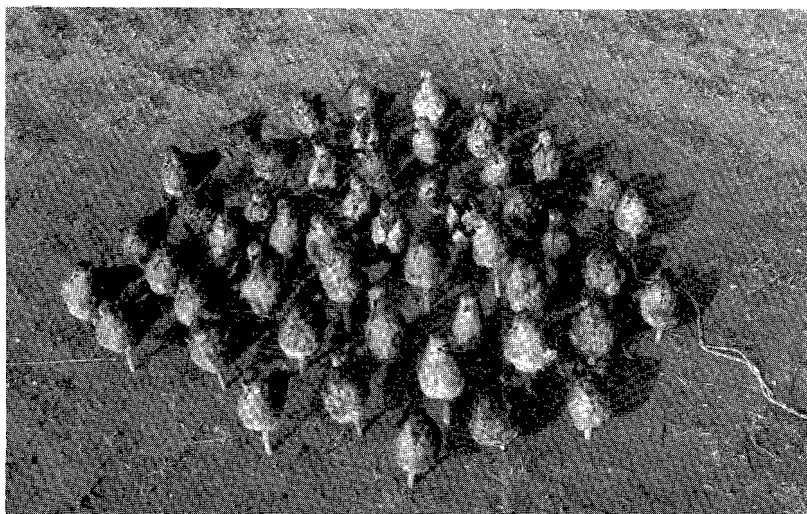
Figuur 7. De relatieve thermostatische kosten van Kanoeten in verschillende natuurlijke biotopen, in een groep steltlopers met tussen-vogel-afstanden van 0.5-1 vogellengtes, en met de flank gericht naar de wind. Globale zonnestraling is gesteld op 0 Watt/m² (nacht). De witte lijn geeft het gemiddelde van alle waarden aan. *Relative thermostatic costs of Knots in various natural habitats, in a flock (nearest neighbour distance 0.5-1 bird lengths) and with the flank into the wind. Radiation set at 0 W/m² (night). The white line is the mean of all values.* Dichte vegetatie = closed vegetation, open vegetatie = open vegetation, onbeschut = exposed, in groep = in flock, windrichting = wind direction.

In figuur 7 staat afgebeeld wat de relatieve kosten zijn in verschillende biotopen. Het open wad is vanzelfsprekend een plaats die hoge kosten met zich meebrengt. Tussen de dichte begroeiing van de kwelder wordt de minste warmte verloren. Het verschil bedraagt 39% en kan oplopen tot 60% als we ook de zonnestraling meerekenen.

Gedragsaanpassingen

De besparingen die Kanoeten ervaren als ze in grote groepen over het wad lopen of op de hoog-watervluchtplaats zitten, werden gemeten met een koperen Kanoet die werd opgesteld in een groep steltlopermodellen (figuur 8). Omdat de beschutting van de wind afhankelijk is van de onderlinge afstand tussen de individuen werd deze gevarieerd. Het blijkt dat de besparing in een dichte tot zeer dichte groep 6 à 9% bedraagt (figuur 7).

Als een vogel met zijn staart in de wind staat,



Figuur 8. Proefopstelling van een koperen Kanoet in een groep steltlopermodellen (in dit geval van Goudplevieren *Pluvialis apricaria* en Rosse Grutto's *Limosa lapponica*) voor een meting van de reductie in thermostatische kosten ten opzichte van een solitaire Kanoet. *A heated, taxidermic "Copper Knot" in flock of Golden Plover and Bar-tailed Godwit decoys, measuring reduction in thermostatic cost of Knots in flock (versus solitary bird).*

waaien de veren op. Dit heeft desastreuze gevolgen voor zijn isolatie. In het veld staan Kanoeten dan ook meestal met de kop in de wind. Wat de extra kosten zouden zijn als ze met de flank naar de wind gericht staan werd ook gemeten met een koperen Kanoet. Een zijdelingse positie ten opzichte van de wind veroorzaakte een extra warmteverlies van 9% (figuur 7).

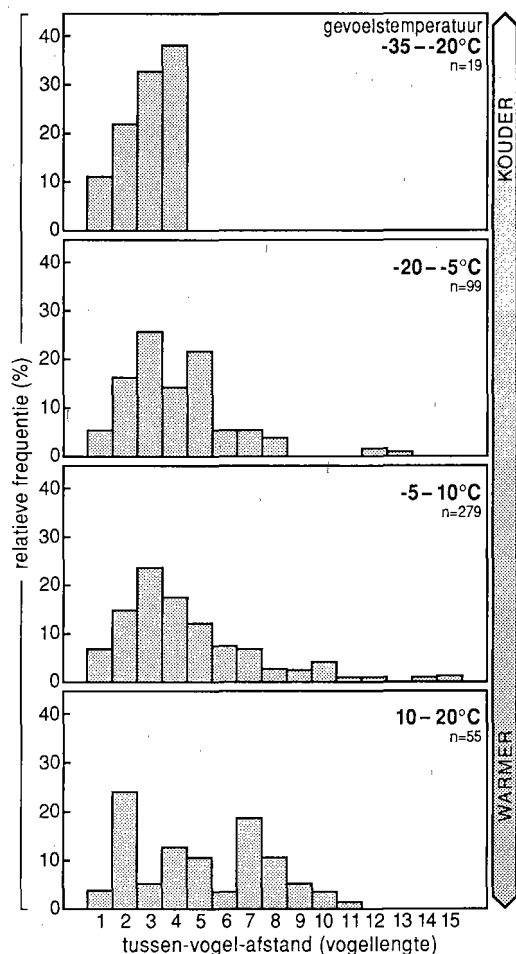
De absolute hoeveelheid energie die bespaard zou kunnen worden met deze twee gedragsaanpassingen (groepsvorming en oriëntatie) is afhankelijk van het weer. Hoe kouder het is (lage temperatuur, hoge windsnelheid, weinig zon) hoe meer er valt te besparen. In het veld kunnen we dus verwachten dat de neiging om te besparen toeneemt naarmate het kouder wordt. Hoe dichter de Kanoeten op elkaar staan hoe beter (in energetisch opzicht). Het is ons niet gelukt voldoende metingen aan overtuigende Kanoeten te verzamelen, maar vogels in foeragerende groepen lopen bij lagere gevoelstemperaturen over het algemeen dichter bij elkaar (figuur 9).

Duidelijker is de relatie tussen de tijd die ze met de kop in de wind staan en de kou (figuur 10). Naarmate het kouder wordt, lopen ze meer met de kop in de wind, onder een gevoelstemperatuur van 5°C zelfs voor 92% van de tijd. Onder warme, vaak windarme, omstandigheden staan ze alle kanten op.

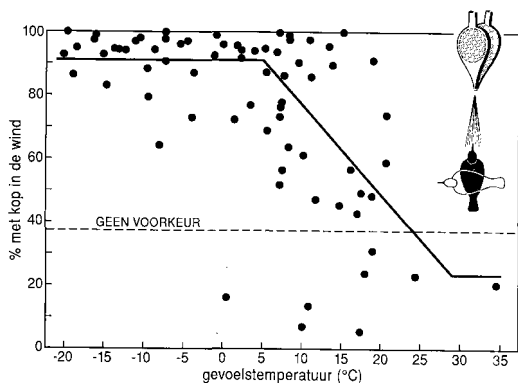
Als we willen berekenen hoeveel energie Kanoeten uitgeven dan moeten we weten wat de Kanoeten doen. Hiervoor zijn door een team van toegewijde biologiestudenten waarnemingen verzameld in de Waddenzee gedurende alle seizoenen en onder zeer verschillende weersomstandigheden. Er werd op het wad gemiddeld 50% van de dag gefoerageerd. De resterende tijd werd poetsend of slapend doorgebracht op een zandbank, strand, kwelder of wad. Omdat de tijd die tijdens het overtijen in de vegetatie werd doorgebracht afhankelijk was van de locatie, is hier voor het gemak gesteld dat 50% van de resterende tijd in de kweldervegetatie werd doorgebracht en 50% in een kaal biotoop. Bij alle berekeningen van thermostatische kosten zijn we uitgegaan van stilstaande Kanoeten, waarbij we voorlopig hebben aangenomen dat lopende Kanoeten dezelfde isolatie hebben als staande. De tussen-vogel-afstand in foeragerende groepen bedroeg gemiddeld 4.4 vogellengtes. Omdat de besparing op de thermostatische kosten in een groep met deze dichtheid niet is gemeten, hebben we geëxtrapoleerde waarden gebruikt voor de verdere berekeningen. Dit kwam uit op gemiddeld 4% besparing ten opzichte van een solitaire Kanoet. Overtijen gebeurt doorgaans in zeer dichte groepen (tussen-vogel-afstanden 0.5 vogellengtes). De hoeveelheid extra energie die er verloren gaat door niet met de kop in de wind te staan werd geschat met behulp van de percentages in figuur 10 en het ge-

schatte energieverbruik van Kanoeten die met de flank in de wind staan.

Aan de hand van onze weermetingen en maandelijksse klimaatgegevens van het weerstation De Kooy (bij Den Helder) en de informatie uit het veld betreffende het gedrag van de Kanoeten, is een berekening gemaakt van de gemiddelde thermostatische kosten per maand in de loop van een winterseizoen in de Waddenzee (figuur 11). Midden in de winter kunnen de kosten oplopen tot 2.7 Watt (2.9



Figuur 9. Verdeling van tussen-vogel-afstanden van foeragerende Kanoetstrandlopers bij verschillende gevoelstemperaturen. De gevoelstemperatuur werd geschat aan de hand van de lokale weersgegevens (temperatuur, windsnelheid en globale straling) en vergelijkingen verkregen uit de koperen Kanoet resultaten. Iedere steekproef (n is aantal steekproeven) bevat minstens 100 vogels. De vier categorieën verschillen significant (Kruskal-Wallis ANOVA: $P < 0.01$). Breakdown of nearest neighbour distances of foraging Knots at various standard operative temperatures. The latter estimated using local meteorological data; it integrates air temperature with wind speed and radiation, based on equations derived from measurements with Copper Knots. At least 100 birds/sample (n = number of samples). Kruskal-Wallis ANOVA: $P < 0.01$.



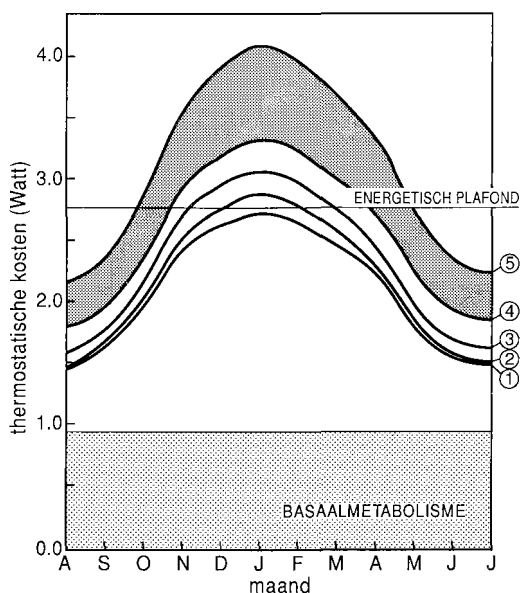
Figuur 10. Het percentage foeragerende Kanoeten dat met de kop in de wind staat (-45 tot +45°) in relatie tot de gevoelstemperatuur. Ieder punt staat voor ten minste 100 Kanoeten. De stippellijn geeft het percentage aan in het geval de vogels geen voorkeur zouden hebben. De dikke lijnen vatten het patroon samen en zijn met een lineair regressiemodel berekend. *Percentage of Knots facing into the wind while foraging (-45 to +45°) in relation to the standard operative temperature. At least 100 individual Knots sampled per data point. The broken line summarizes the pattern; fitted with linear regression model. The horizontal dotted line indicates the percentage in case of random orientation of the birds.*

keer het basaalmetabolisme). Gedurende de warmere maanden van het jaar dalen de kosten sterk tot slechts 1.5 Watt (1.5 keer het basaalmetabolisme).

Wat valt er uiteindelijk te besparen?

Om een beeld te geven van het totaal aan besparingen dat Kanoeten op de verschillende manieren kunnen bereiken is het winterse energieverbruik opnieuw berekend, waarbij telkens een bepaald energie-besparend proces is uitgeschakeld. De energiebesparing door aanpassingen in postuur, veren en bloedsomloop, de totale isolatie, is behoorlijk (gearceerd gebied in figuur 11). Dit is in wezen het verschil tussen een levende en een koperen Kanoet en de reden waarom het koperen model geijkt moet worden aan een levende Kanoet. Een vergelijking met het energetisch plafond maakt duidelijk hoe belangrijk de aanpassingen in houding, veerpositie en bloedsomloop zijn om een winter in de Waddenzee te overleven.

De gedragsaanpassingen geven een vergelijkbare besparing als de lichamelijke aanpassingen (figuur 11). Uitgaande van de door ons gemeten tijds- en plaatsbesteding, bedragen de besparingen over een etmaal, door selectief de lichaamsoriëntatie ten opzichte van de wind aan te passen, in groepen te leven in plaats van solitair, en tussen begroeiing te overtuigen, 's winters respectievelijk 0.1, 0.2 en 0.3 Watt. Opgeteld op dagbasis gaat het om een gemiddelde besparing van 0.3 tot 0.6 Watt, afhankelijk van de tijd van het jaar, met de maximale besparing in de wintermaanden (figuur 11).



Figuur 11. Besparingen op de thermostatische kosten die Kanoeten kunnen maken door fysiologische en fysieke aanpassingen als houding, veerpositie en bloedsomloop, en door gedragsmatige veranderingen. Ter referentie geven we het energetisch plafond aan waarbeneden een Kanoet zijn thermostatische kosten moet zien te houden. Deze energetische bovengrens is gebaseerd op een maximale dagelijkse energie-opname van 4.5 keer het basaalmetabolisme (volgens Kirkwood 1983) waarvan we een energie-uitgave voor activiteit van 1.5 Watt (zie Piersma *et al.* 1991) hebben afgetrokken. Het effect van de fysiologische en fysieke aanpassingen (lijn 5 min lijn 4) is gearceerd weergegeven en werd berekend voor alleenstaande Kanoeten op het open wad. Codering resterende cijfers: 4) Continu in onbeschermt biotoop, solitair in plaats van in een groep en lichaamsoriëntatie niet aangepast aan de windrichting. 3) Als voorafgaande maar overtijd in beschermt biotoop. 2) Als voorafgaande maar in een groep. 1) Als voorafgaande maar lichaamsoriëntatie aangepast aan de windrichting. De onderste lijn (1) komt vermoedelijk overeen met de werkelijke thermostatische kosten van Kanoeten in de Nederlandse Waddenzee, gebaseerd op maandelijkse klimaatgegevens. De onderste balk geeft het basaalmetabolisme weer. *Savings on thermodynamic costs of Knots by physical and physiological adaptations (shaded) or by behavioural adjustments to cold. Upper limit of thermodynamic cost (energetisch plafond) also shown, assuming maximum daily energy intake rate of 4.5 × BMR (Kirkwood 1983) minus total cost of activity of 1.5 W (Piersma *et al.* 1991). Physical and physiological savings (shaded) calculated for solitary bird in open habitat. Line 4: solitary bird in open habitat, but body orientation not adjusted to wind direction. Line 3: as 4 but no selection of favourable habitat. Line 2: as 3 but in flock. Line 1: as 2 but orientation of body adjusted to wind direction. The lowest line probably represents the most realistic estimate of thermodynamic costs of Knots in the Dutch Wadden Sea. Lower shaded area indicates BMR (basaalmetabolisme).*

Een koperen Rotgans?

Het zou prettig zijn als ons werk met de koperen Kanoeten ook waarde zou hebben voor het begrijpen van andere vogelsoorten. Enkele problemen moeten we dan nog zien op te lossen. Andere soorten hebben een ander basaalmetabolisme en een andere isolatie en ook de invloed van het biotoop is anders voor een grote dan voor een kleine vogel.



Kanoetstrandlopers en enkele Bonte Strandlopers op hoogwatervluchtplaats (Jan van de Kam). *Knots* *Calidris canutus* and some *Dunlins* *Calidris alpina*.

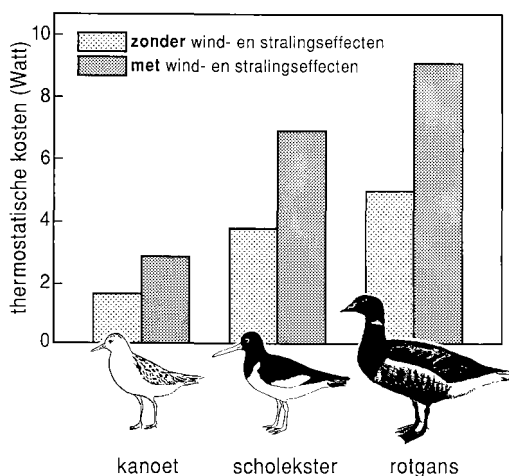
Eerst het soortprobleem. Er bestaat een relatie tussen het gemiddelde gewicht van een vogelsoort en basaalmetabolisme en isolatie. Van veel vogels zijn het metabolisme en de isolatie gemeten en anders kunnen ze worden geschat met behulp van bestaande formules (Aschoff & Pohl 1970, Aschoff 1981, Kendeigh *et al.* 1977, Kersten & Piersma 1987). De volgende stap is dat de isolatie bij een windsnelheid van 1 m/s moet worden berekend, omdat dat de standaardomstandigheid is waaronder het koperen model werd geijkt. We kunnen daar onze bevindingen van de Kanoet invullen (22% afname van isolatie). Als laatste moet de invloed van het biotoop worden aangepast. De door een vogel ervaren windsnelheid is afhankelijk van de hoogte ten opzichte van het grondvlak. Laag bij de grond waait het minder hard dan op grotere hoogte. De temperatuur moet op een vergelijkbare manier worden aangepast.

We hebben deze berekeningen gedaan voor een grote steltloper, de Scholekster *Haematopus ostralegus* en voor de Rotgans *Branta bernicla*. Het basaalmetabolisme van de Scholekster (gewicht gemiddeld 554 g) is 2.91 Watt (Kersten & Piersma 1987). Voor een Rotgans van 1350 g bedraagt de geschatte waarde 4.94 Watt (Kendeigh *et al.* 1977). De Kanoet heeft een basaalmetabolisme van 0.95 Watt (figuur 4). Absoluut gezien is de Rotgans het

slechtst geïsoleerd en de Kanoet het best. Voor de berekeningen zijn we er van uitgegaan dat een Kanoet 9 cm hoog staat (borsthoogte), een Scholekster 14 cm en een Rotgans 18 cm en dat ze op het wad staan.

Als de berekeningen op de klassieke manier worden gedaan, dus alleen rekening houdend met de luchttemperatuur, verwachten we in de winter gemiddelde thermostatische kosten van 1.7, 3.8 en 4.9 Watt voor respectievelijk Kanoet, Scholekster en Rotgans (figuur 12). De Rotgans zou gemiddeld boven zijn lage kritische temperatuur van 3°C zitten, en dus niet meer dan het basaalmetabolisme uitgeven. Doen we de berekening opnieuw, maar nu met de formule voor de koperen Kanoet gecorrigeerd voor de soortspecifieke wind en temperatuur, dan komen we uit op 3.0, 7.4 en 9.7 Watt (figuur 12). Dit is respectievelijk 3.2 keer, 2.5 keer en 2.0 keer het basaalmetabolisme. Deze schattingen zijn respectievelijk 81, 95 en 103% hoger dan de resultaten van de klassieke berekening.

Hoewel we een slag om de arm houden, liggen deze schattingen zonder twijfel dicht bij de waarheid dan de tot nu toe gebruikelijke schattingen waarin geen rekening wordt gehouden met de effecten van wind en straling. Zeker op het open wad leiden deze tot grote onderschattingen.



Figuur 12. De thermostatische kosten van Kanoeten, Scholeksters en Rotgans berekend volgens de klassieke methode (enkel gebaseerd op de luchttemperatuur) en met behulp van de verwarmde koperen Kanoet-modellen (rekening houdend met luchttemperatuur, windsnelheid en globale straling) voor een gemiddelde dag in de winter (november–februari; temperatuur: 4.1°C, wind: 7.6 m/s (4 Beaufort), straling: 33 W/m²). *Thermostatic costs of Knots (left), Oystercatchers (middle) and Brent Geese (right). Calculations are based on classical measurements, using air temperature related equations, or on measurements with a Copper Knot for a typical midwinter day in Wadden Sea (November–February, temperature 4.1°C, wind 7.6 m/s, radiation 33 W/m²). Light shading indicates thermostatic costs without wind and radiation effects. Dark shading: thermostatic costs estimated on basis of standard operative temperature.*

Alle kleine beetje helpen

Is een besparing, zoals wij die hier hebben berekend, van 0.3 tot 0.6 Watt de moeite waard? De gedragswaarnemingen betreffende de lichaamsorientatie ten opzichte van de windrichting (figuur 10) geven al aan dat het waarschijnlijk waardevol is om zo weinig mogelijk energie uit te geven (vanaf 0.1 Watt). Het belang van de besparing kunnen we echter beter beoordelen met het bestaan van een energetisch plafond in ons achterhoofd. Kirkwood (1983) laat zien dat een vogel maximaal 4-5 keer het basaalmetabolisme aan energie kan omzetten gedurende een langere periode (meerdere dagen). Als we hier de energie-uitgaven voor activiteit (c. 1.5 Watt volgens Piersma *et al.* 1991) van aftrekken dan blijft 2.8 Watt over om de thermostatische kosten te dekken. Aangezien de thermostatische kosten van zich optimaal gedragende Kanoeten 's winters niettemin 2.7 Watt bedragen (figuur 11) moeten we concluderen dat Kanoeten 's winters in de Waddenzee onder gemiddelde omstandigheden slechts weinig energetische ruimte hebben. Dit betekent dat de risico's van calamiteiten als strenge vorstperioden groot zijn.

Afgezien van energie kan ook tijd beperkend zijn. Energiebesparingen kunnen we uitdrukken in

de tijd die ervoor nodig is om die hoeveelheid energie bij elkaar te eten. De totale besparing van 0.6 Watt, of 19%, in de wintermaanden staat gemiddeld voor een foerageertijd van bijna 2.5 uur. Kanoeten foerageren 's winters gedurende c. 95% van de tijd tijdens laagwater (Goss-Custard *et al.* 1977) en ook 's nachts (Zwarts *et al.* 1990, eigen waarnemingen). Het wad is gemiddeld tien uur per dag beschikbaar voor foeragerende Kanoeten, waarvan reeds 9.5 uur wordt gebruikt om te foerageren. Er blijft dus te weinig tijd over om twee en een half uur te compenseren. Ook in de opnamesnelheid zit 's winters nauwelijks rek. Eventueel zouden Kanoeten hun vetvoorraad (die 's winters c. 20 g bedraagt) kunnen aanspreken. Deze hoeveelheid vet zou hun echter slechts vier dagen in leven kunnen houden. De vraag of het de moeite waard is om 0.6 Watt te besparen kan dus met een volmondig "ja" worden beantwoord. Zonder de gedragsaanpassingen zouden ze in de Waddenzee een winter niet kunnen overleven.

Dankwoord Het krijgen van wat grip op de energiebesparing van wadvogels heeft veel energie gekost, en niet alleen van ons drieën. Neem de koperen Kanoeten die gebouwd zijn met enorme hulp van Fokke Hop en Jan Nijboer, naar een Kanoeten-naaktmodel gemaakt door Frits Jan Maas. Peter Meininger en Piet Duijven stelden een paar keer winter- en vangstslachtoffers ter beschikking. De afdelingen Bedrijfsvoering en Fysische Geografie van het Biologisch Centrum in Haren leenden steeds opnieuw hun meetapparatuur uit. Het Windpark Sexbierum stelde weersgegevens beschikbaar. Bij het labwerk in Groningen werden we geholpen door Dirkjan Masman, Gerard Overkamp, Niels Cadée, Henk Visser en Nanette Verboven. Onze tamme Kanoeten werden gevangen door Ebel Nieboer en zijn mensen op Schiermonnikoog. Leon Steijvers paste enkele computerprogramma's aan. De thermoplaatjes werden gemaakt in Marburg, Duitsland, in het lab van Gerhard Heldmaier en met hulp van Ariane Stieglitz en Thomas Ruf. Bijdragen aan de veldexperimenten en het "echte" veldwerk werden verleend door Pim Wolf, Joop Jukema, Ingrid Tulp, Yvonne Verkuil, Anne Dekinga, Anita Koolhaas, Martin Poot, Bernard Roelen, Phil Battley, Jan van Gils, Hans Schekkerman, Paul Ruiters, Petra de Goeij en Rinke Hoekstra. Jan van Dijk en Dirk Kuiper van de "Phoca", Ewout Adriaans van de "Griend" en Kees de Boer van het "Grijlje" vervoerden vaak ons voer en ons zelf. Natuurmonumenten en Staatsbosbeheer gaven ons keer op keer toestemming in de door haar beheerde gebieden te werken. Stichting Uithuizer Wad en Stichting Wadloopcentrum Pieterburen leverden gegevens over seizoensveranderingen in wadloper aantallen. Hulp bij gedachtenvorming en schrijfwerk kregen we van Rudi Drent, Marcel Klaassen, Nienke Bloksma, Anne-Marie Blomert, Rob Bijlsma, Petra de Goeij, Ronald Hutjes en Joep de Leeuw. Jaap van der Meer hielp ons bij statistische problemen. Dick Visser tekende, en al doende verbeterde, de figuren. Het drukken van de kleurenplaat werd financieel mogelijk gemaakt door het Huib Kluyver Fonds en door Brian McQueen-Smith, managing-director van AGEMA Infrared Systems te Leighton Buzzard, Engeland.



Kanoetstrandlopers (Jan van de Kam). *Knots* *Calidris canutus*.

Summary

The open habitats where many waders winter in the temperate zone are associated with high thermostatic costs for the birds. In this paper we examine physical and behavioural mechanisms allowing waders to save energy. This was studied primarily in the Knot *Calidris canutus islandica*.

Photographs of Knots taken in the laboratory at temperatures ranging from -20 to +30°C showed adjustments in posture and feather position (fig. 2). At lower temperatures, feathers were ruffled up, while legs, carpal joints and back were covered by contour feathers of breast and shoulder. Infrared photos showed that the former parts of the body were least insulated under congenial conditions (fig. 3). The legs showed considerable changes in surface temperature, probably as a result of adjustments in blood flow.

Thermostatic costs were estimated by measuring the standard operative temperature with heated taxidermic mounts of Knots ("Copper Knots", cf. Bakken *et al.* 1981, 1983). The standard operative temperature is an integrated measure of air temperature, wind speed and radiation. "Copper Knots" were placed in various habitats in the Wadden Sea wintering area (fig. 6). Open areas (mudflat, salt marsh with sparse vegetation) were the most costly places to be. On a densely vegetated salt marsh, heat loss decreased by 39% (fig. 7). In dense flocks at a nearest neighbour distance of 0.5-1 bird lengths, thermostatic costs decreased by 6-9% as compared to solitary

birds (figs. 7, 8). Standing sideways in the wind increased thermostatic costs by 9% (fig. 7). At lower standard operative temperatures, Knots occurred in denser flocks and more often moved with their heads into the wind (figs. 9, 10).

The mean thermostatic cost faced by Knots in the Dutch Wadden Sea ranges from 1.5 W in summer (when few birds are present) to 2.7 W in midwinter (fig. 11). If Knots would not adjust their behaviour to the cold, they would incur a 19% higher energy loss in winter (fig. 11). Given the tight foraging conditions in the Wadden Sea at the time, Knots would not survive even an average winter there without behavioural adjustments to the cold.

Using the results of "Copper Knot" measurements, and a model describing the micro-meteorological circumstances for differently-sized birds, we tried to estimate thermostatic costs for two larger estuarine bird species, the Oystercatcher *Haematopus ostralegus* and the Brent Goose *Branta bernicla*. Standing on a mudflat in winter, Knot, Oystercatcher and Brent would have thermostatic costs of 3.0, 7.4 and 9.7 W, or 3.2, 2.5 and 2.0 × BMR, respectively (fig. 12). These values are 81, 95 and 103 % higher than traditional estimates based on air temperature alone.

Literatuur

ANDREEV A. V. 1991. Winter adaptations in the Willow Ptarmigan. *Arctic* 44: 106-114.

- ASCHOFF J. 1981. Thermal conductance in mammals and birds: its dependence on body size and circadian phase. *Comp. Biochem. Physiol.* 69A: 611-619.
- ASCHOFF J. & POHL H. 1970. Der Ruheumsatz von Vögeln als Funktion der Tageszeit und der Körpergrösse. *J. Orn.* 111: 38-47.
- BAKKEN G. S., BUTTEMER W. A., DAWSON W. R. & GATES D. M. 1981. Heated taxidermic mounts: a means of measuring the standard operative temperature affecting small animals. *Ecology* 62: 311-318.
- BAKKEN G. S., ERSKINE D. J. & SANTEE W. R. 1983. Construction and operation of heated taxidermic mounts used to measure standard operative temperature. *Ecology* 64: 1658-1662.
- BRODY S. 1964. Bioenergetics and growth: with special reference to the efficiency complex in domestic animals. Hafner, New York.
- ERIKSON H., KROG J., ANDERSEN K. L. & SCHOLANDER P. F. 1956. Critical temperature in naked man. *Acta Physiol. Scand.* 37: 35-39.
- GOSS-CUSTARD J. D., JENYON R. E., JONES R. E., NEWBERRY P. E. & WILLIAMS R. LE B. 1977. Ecology of the Wash. II. Seasonal variation in the feeding conditions of wading birds (Charadrii). *J. appl. Ecol.* 14: 701-719.
- HILL R. W., LAY D. W. & VEGHTE J. H. 1974. Body surface temperatures of Jerboas (*Allactaga*) in uniform thermal environments. *J. Comp. Physiol.* 93: 117-125.
- KENDEIGH S. C., DOL'NIK V. R. & GAVRILOV V. M. 1977. Avian energetics. In J. PINOWSKI & S. C. KENDEIGH (eds.), *Granivorous birds in ecosystems*, p. 127-204, 363-424. Cambridge University Press, Cambridge.
- KERSTEN M. & PIERSMA T. 1987. High levels of energy expenditure in shorebirds; metabolic adaptations to an energetically expensive way of life. *Ardea* 75: 175-187.
- KIRKWOOD J. K. 1983. A limit to metabolisable energy intake in mammals and birds. *Comp. Biochem. Physiol.* 75A: 1-3.
- PIENKOWSKI M. W. & EVANS P. R. 1984. Migratory behaviour of shorebirds in the Western Palearctic. In J. BURGER & B. L. OLLA (eds.), *Shorebirds - Migration and foraging behaviour*, p. 73-123. Plenum Press, New York and London.
- PIERSMA T., DRENT R. & WIERSMA P. 1991. Temperate versus tropical wintering in the world's northernmost breeder, the Knot: metabolic scope and resource levels restrict subspecific options. *Acta XX Congr. Internat. Ornithol. (Christchurch)*: 761-772.
- PORTER W. P. & GATES D. M. 1969. Thermodynamic equilibria of animals with environment. *Ecol. Monogr.* 39: 227-244.
- PRESTRUD P. 1991. Adaptations by the Arctic Fox (*Alopex lagopus*) to the polar winter. *Arctic* 44: 132-138.
- PRINZINGER R. 1990. Temperaturregulation bei Vögeln. I. Thermoregulatorische Verhaltensweisen. *Luscinia* 46: 255-302.
- ZEGERS P. M. 1985. Vogeltellingen in het Nederlandse deel van de Waddenzee 1976-1979. Rapport SBB 1985-10. Staatsbosbeheer, Utrecht.
- ZEGERS P. M. & KWINT N. D. 1992. Vogeltellingen in het Nederlandse deel van het Waddengebied 1979-90. SOVON-rapport 1992/14, SOVON, Beek-Ubbergen.
- ZWARTS L., BLOMERT A-M. & HUPKES R. 1990. Increase of feeding time in waders preparing for spring migration from the Banc d'Arguin, Mauritania. *Ardea* 78: 237-256.

Popko Wiersma, Leo Bruinzeel en Theunis Piersma, Zoölogisch Laboratorium, Rijksuniversiteit Groningen, Postbus 14, 9750 AA Haren, en Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee (NIOZ), Postbus 59, 1790 AB Den Burg, Texel

Aanvaard voor opname 12 januari 1993