

● REDACTIE: Dr C. EIJKMAN, Dr C. G. B.
TEN KATE (Secretaris, Kampen, IJsselkade 20) en Tsj. Gs. DE VRIES

De levenswijze van den winterkoning, *Troglodytes tr. troglodytes* (L.)

DOOR

Dr H. N. KLUIJVER, J. LIGTVOET m.s.c., C. VAN DEN
OUWELANT m.s.c. en F. ZEGWAARD m.s.c.

(met Plaat 1—2 en 3 kaarten in den tekst.)

INHOUDSOVERZICHT.

- I. Inleiding, p. 1.
- II. Techniek van het onderzoek: Het terrein, p. 4; Vangen en ringen, p. 4; Veldkenmerken der sexen, p. 5.
- III. Paarvorming: De zang, p. 5; Het tikken en andere geluiden, p. 7; De balts voor het ♀ in het terrein, p. 8; De mannetjesnesten, p. 9; De nestbalts, p. 10; De voltooiing van het broednest, p. 11.
- IV. De verzorging van het broedsel: Eenige phaenologische gegevens, p. 13; Het gedrag van het ♂ gedurende den broedtijd, p. 17; De verzorging der jongen in het nest, p. 18; Het begeleiden der uitgevlogen jongen, p. 19; Het slaapnest der jongen, p. 21.
- V. Territorium: De verdediging van het territorium door baltshandelingen, p. 23; De vestiging van het territorium, p. 26; De grootte van het territorium, p. 30; De territoria van jaar tot jaar, p. 30; Het ♀ en het territorium, p. 30; De functie van het territorium, p. 32; Het gemeenschappelijk slapen in den winter, p. 33.
- VI. Polygamie: Gevallen van polygamie, p. 34; Biographie van ♂ 42, p. 37; De getalsverhouding der sexen, p. 39; De teeltkeuze, p. 40.
- VII. Discussie: De functies van de balts, p. 42; De mannetjesnesten en de overkapping van het nest, p. 43.
- VIII. Summary, p. 47.

I. INLEIDING.

„Sta et considera mirabilia Dei”.
Job 37, 14b.

De belangstelling der ornithologen heeft zich sedert het begin dezer eeuw meer en meer afgewend van de morphologie en de systematiek om zich te richten op de levensverschijnselen der vogels. Onze gewone zangvogels

hebben daarbij echter niet de aandacht getrokken, die zij stellig verdienen. Van de biologie en de ethologie van vele schuwe en moeilijk te benaderen bewoners van duin, veld en moeras weten wij meer dan van de meeste zangers, die zich in onze onmiddellijke omgeving plegen op te houden. Zelfs van de soorten, die wij dagelijks in onze tuinen zien en uit de huiskamer in hun intieme leven kunnen volgen, zooals de vink, de merel, de zanglijster, de meezen en zelfs de huismusch, bezitten wij slechts zeer onvolledige beschrijvingen van hun soort-eigen gedrag. Vele vogelkundigen hebben nu eenmaal meer belangstelling voor zeldzaamheden dan voor vogels, die zij dagelijks kunnen waarnemen. Zoo behoeft het dus niet te verwonderen, dat ook aan de biologie van het winterkoninkje niet veel aandacht is besteed. Na de zeer goed gedocumenteerde waarnemingen van Burkitt (1919, 1920) is er over dit onderwerp niets geschreven, dat van meer belang is dan de bekende „Korte mededeelingen”, die een flink deel van de ornithologische tijdschriften plegen te vullen. Het is een karakteristiek feit, dat de levenswijze van de zeldzame subspecies *birtensis*, de befaamde „St Kilda Wren”, wiens verspreidingsgebied beperkt is tot de westelijk van Schotland gelegen St Kilda eilanden-groep, beter bekend is dan de levenswijze van den nominaatvorm. (Zie Harrison and Buchan; 1934, 1936). In Amerika is over de biologie van twee verwante soorten grondig gewerkt. De ecologische betrekkingen van de House Wren, *Troglodytes aedon*, zijn buitengewoon intensief bestudeerd door Baldwin (1921, 1927, 1928) en Kendeigh (1934, 1937). Toch vormen hun publicaties nog geenszins een complete „Biologie” van die soort, daar zij slechts terloopsche gegevens bevatten over haar sociaal gedrag. Welter (1935) beschreef de voortplantingsbiologie van de Long-billed Marsh Wren (*Telmatochlamys palustris*).

A priori mag men interessante resultaten verwachten van een onderzoek naar het gedrag van het winterkoninkje. De soort neemt een eenigszins geïsoleerde systematische plaats in, daarentegen wordt hij onderverdeeld in een buitengewoon groot aantal geographische rassen, volgens Nieuhamer (1937) alleen al 32 in het palaearctische gebied. Nauw verwante soorten ontbreken in de Europeesche fauna geheel; de Amerikaansche telt er echter verscheidene. Bij ons is de biologisch zeer gespecialiseerde waterspreeuw, *Cinclus aquaticus*, zijn naaste verwant. Zeer opvallend is de buitengewoon luide en drukke zang, welke de winterkoning bijna het geheele jaar in zijn territorium laat hooren. Het meest merkwaardige echter is zijn gewoonte om een groot aantal onafgemaakte nesten te bouwen. Er zijn meer zangvogels, die dit doen, bijv. andere *Troglodytidae*, sommige *Ploceidae* en *Sylviidae*, *Remiz*, maar in onze fauna is geen vogel in dit opzicht zoo actief als de winterkoning. Velen meenen, dat de overmatige nestbouw geen ander beteekenis heeft dan spelen met nestmateriaal; in de volksmond heeten deze nesten daarom „speelnesten”. Anderen meenen er slechts een „outlet” voor overmatige energie in te moeten zien. De vraag rijst dan echter, waarom juist bij den winterkoning de zucht tot spelen of deze overmatige energie zich uitleeft in het bouwen van nesten. Schlegel (1854—1858, p. 116) vermoedt, dat deze nesten de functie van schuilplaats

vervullen. Darwin (1883, p. 229) is van meening, dat „de mannetjes van het winterkoninkje, *Troglodytes aedon*, van Noord-Amerika, afzonderlijke nestjes voor eigen gebruik bouwen, om er in te schuilen als het ruw weder is ¹⁾, gelijk de mannetjes van ons Europeesch winterkoninkje, *Troglodytes europaeus*, eveneens doen — een gewoonte van eenigen anderen vogel in het geheel niet bekend.”

Juist met betrekking tot den nestbouw zijn de resultaten van Burkitt's waarnemingen zeer interessant. Hij bevestigde de meening, dat de buitenbouw van alle nesten uitsluitend door de ♂♂ wordt gebouwd. De ♀♀ voegen zich dikwijls pas laat in het seizoen bij hen en beginnen dan direct met het voeren van een der reeds aanwezige nesten. Het ♂ neemt geen deel aan de bebroeding der eieren, maar gaat in den incubatietijd dikwijls door met het bouwen van nesten. Hij bezoekt al zijn half complete bouwsels (door Burkitt zeer juist „cocknests” genaamd) gedurende het geheele broedseizoen. Dit was ook reeds door Schlegel (l.c.) opgemerkt. Dikwijls slaapt hij in een van zijn nesten. Sommige nesten, die in Maart of April gebouwd zijn, worden niet voor Juni of zelfs Juli als broednest gebruikt. Vele ♂♂ verwaarloozen hun gezin zoolang hun ♀ broedt en de jongen in het nest zitten, maar zij voeden hun jongen, zoodra deze uitgevlogen zijn. Eenige „mannetjesnesten” worden door de uitgevlogen jongen en — vooral in den winter — door de ouden gebruikt als gemeenschappelijke slaappleats.

Is het gebruik als slaappleats de eenige biologische functie der mannetjesnesten?

In 1934 en 1935 deden wij een aantal min of meer toevallige waarnemingen over het winterkoninkje, die geheel in overeenstemming waren met Burkitt's ervaringen. Uit twee feiten, nl. dat het ♂ zich weinig om zijn gezin bekommert en dat hij gedurende het geheele broedseizoen aan de mannetjesnesten veel aandacht besteedt, vermoedden wij dat deze nesten een ruimer beteekenis zouden hebben. Daarom begonnen wij in 1936 het onderzoek met het stellen van deze vraag. Wij waren ons bewust, dat het niet mogelijk zou zijn haar onafhankelijk van de andere levensverschijnselen van den winterkoning op te lossen. Daarom besteedden wij aandacht aan het geheele gedrag, althans voorzover dit kan worden bestudeerd door eenvoudige veldwaarnemingen.

II. TECHNIEK VAN HET ONDERZOEK.

„A wren in the hand is better
than a crane to be caught”.

Engelsch spreekwoord.

De waarnemingen werden gedaan door Ligtvoet, van den Ouwelant en Zegwaard in de recreaties tusschen de theologische studie. Alle observaties werden onmiddellijk in telegramstijl vastgelegd. Kluijver leidde het onderzoek en deed controleerende waarnemingen in de

¹⁾ Spatieering van mij, Kl.

omgeving van Wageningen. De kleine werkgemeenschap is inmiddels opgeheven, doordat de waarnemers uit Stein als missionaris over de aarde verspreid zijn. Op Kluijver rustte daarom de taak uit de gegevens deze publicatie samen te stellen.

Het terrein.

Het waarnemingsterrein werd gevormd door den tuin van het Missiehuis van het Heilig Hart te Stein bij Maastricht. Deze tuin beslaat een oppervlak van ongeveer 7 ha. Men vindt er een plaatselijk zeer breede gracht in, welke het zg. groote eiland omgeeft. Aan de zuidzijde van dit eiland verheffen zich de door klimop overgroeide ruïnes van het middeleeuwsche kasteel Stein. De missiegebouwen bevinden zich rondom de voorplaats van het kasteel. Op een weide ten zuiden en ten oosten van de gracht staan een aantal vruchtboomen en eenzame eiken. Een haag van dicht struikgewas sluit dit gedeelte van den tuin van de buitenwereld af. De west- en noordzijde van den tuin bestaan uit betrekkelijk jong bosch (domineerend eik) van ongeveer tien meter hoogte met een weelderigen ondergroei van struiken en struweel. Een smal waterloopje, de afvoer van de gracht, doorkruist dit gedeelte van den tuin en vormt op één plaats een kleine waterval (Plaat 1, fig. 1). Dit waterloopje komt uit in de zg. Reebeek, die de westgrens van den tuin vormt. Dit gedeelte van den tuin vormt een bijna ideale woonplaats voor den winterkoning, maar ook andere deelen zijn daarvoor zeer geschikt. De zuidelijke driehoek van den tuin is bijna geheel bedekt met bosch met weinig ondergroei en dus minder geschikt voor den winterkoning.

Vangen en ringen.

De vogels werden gevangen in het nest, de ♂♂ meestal bij den nestbouw, de ♀♀ als zij op eieren of jongen zaten. Het normale verloop der broedsels werd door dit ingrijpen slechts zelden verstoord. Een aantal ♂♂ en ♀♀ werd gevangen op winteravonden als zij in de nesten sliepen.

Alle vogels, die wij in handen kregen, werden geringd met genummerde alluminium ringen van het Rijks Museum van Natuurlijke Historie te Leiden en de ♂♂ bovendien met een of meer gekleurde celluloid ringen, elk exemplaar met een andere combinatie, zoodat de individuen in het veld met zekerheid te onderscheiden waren. Om de ♀♀ in het veld gemakkelijk van de ♂♂ te kunnen onderscheiden knipten wij dikwijls een stuk van den staart van de ♀♀ af. De vogels worden daardoor in het vliegen en in andere bewegingen niet gehinderd. In 1938 en 1939 werden de ♀♀ ter individuele onderscheiding bovendien gemerkt met gekleurde ringen. Niet alleen vanwege de eenvoudige vangtechniek is de winterkoning zeer geschikt voor waarnemingen aan geringde individuen. De meeste winterkoninkjes, althans de ♂♂, laten zich gemakkelijk benaderen en van het vangen en ringen worden zij hoegenaamd niet schuw. Bij andere soorten, bijv. koolmeezen, deden wij de ervaring op, dat geringde individuen veel schuw waren dan ongeringde, hetgeen de waarneming zeer bemoeilijkt.

Vele nesten vonden wij op den dag dat het ♂ met den nestbouw begon

of op den volgenden dag. De ♂♂ zingen druk onder deze bezigheid en wijzen ons zoo de plaats van het nest aan. Bovendien werden veel nesten gebouwd in kunstmatige nestholten, nl. oude conservenblikjes, die wij opzettelijk voor dit doel hadden aangebracht (Plaat 1, fig. 2) en dagelijks controleerden.

Veldkenmerken der sexen.

Bij den winterkoning bestaat er geen morphologisch verschil tusschen ♂ en ♀. In het voorjaar — en in mindere mate ook in de andere maanden — is het verschil in gedrag echter zoo groot, dat men in het veld in de meeste gevallen geen moeite heeft om de sexen op het eerste gezicht te onderscheiden. Het ♀ is een schuw onopvallend vogeltje, dat altijd stil door de struiken sluipt. Zij heeft nauwelijks andere geluiden dan een zeldzaam dof „tsrr”, waarmede zij haar ♂ aanroept en een harde angstroep, die zij vooral laat hooren, wanneer zij haar jongen in gevaar acht. Het ♂ daarentegen vertoont zich zonder aarzeling; bijna het geheele jaar door, maar vooral in de lente, trekt hij de aandacht door zijn krachtigen zang, of zijn voortdurend „getik”. Met dit laatste geluid begeleidt hij ook de uitgevlogen jongen.

Bij het oriënteerend onderzoek in 1934 en 1935 vonden wij bovendien de volgende verschillen:

1. Het ♀ zingt nooit; iedere zingende winterkoning is dus een ♂.
2. Het ♂ broedt nooit; iedere broedende winterkoning is dus een ♀.
3. Als regel maakt het ♂ de buitenbouw van het nest, terwijl het ♀ de binnenvoering aanbrengt.

Deze punten vonden wij het geheele onderzoek door bevestigd en zij komen overeen met de waarnemingen van Burkitt en anderen.

Daar wij vele ♂♂ vingen tijdens den nestbouw, waarbij de meesten tevens zongen, en vele ♀♀ terwijl zij broedden, konden wij de sexe dikwijls direct bepalen. Een gemakkelijk sexe-kenmerk van vele ♂♂ is, dat zij na loslaten slechts een paar meter wegvliegen en dan luid beginnen te zingen; een losgelaten ♀ verdwijnt met een angstroep in de struiken.

III. PAARVORMING.

„Iedere bijzondere levenswijze heeft hare beteekenis en staat met geheel het overige leven in het nauwste verband”. B. A l t u m.

De zang.

Het is overbodig een beschrijving van den zang van het ♂ te geven; iedereen kent hem, want de winterkoning zingt buitengewoon krachtig en veelvuldig. Hij improviseert niet, maar zingt een vaste strophe; individuele afwijkingen daarvan komen niet veel voor. Daardoor is het o.a. slechts zelden mogelijk de individuen te herkennen aan hun zang. Toch bestaan er verschillende vormen van winterkoningzang. Deze moeten wij kort behandelen, want zij zijn ethologisch van belang.

De winterkoningzang bestaat uit drie deelen, nl. een inleiding van een aantal korte fluittonen, dan volgt een triller en deze wordt afgesloten door

een aantal fluittonen. Deze volledige strophe wordt echter niet altijd beëindigd en niet altijd even luid voorgedragen. Zoo kunnen wij vijf vormen van zang onderscheiden.

1. De volledige strophe is de normale zang, die wij hooren als het ♂ alleen zingt of wanneer twee of meer ♂♂ den beurtzang beoefenen, ieder in zijn eigen territorium. De vogels imponeeren elkaar op deze wijze. Indringers in het territorium — vooral andere dan soortgenooten — die echter geen direct gevaar vormen, bijv. de mensch, worden ook vaak ontvangen met een volledige zangstrophe. Als het ♂ bezig is met den bouw van het nest, onderbreekt hij zijn werk vaak voor enkele oogenblikken en uit dan zijn opgewondenheid in een tot het einde afloopende zangstrophe.

2. Afgebroken zang. De inluidende tonen en de triller verlooplen normaal, maar het laatste deel wordt halfweg afgebroken; de zang is zeer luid. Telkens begint het vogeltje opnieuw; het is alsof hij te opgewonden is om zijn strophe af te maken. Stellig is de afgebroken zang een bewijs van grootere opgewondenheid dan de volledige zang. Zelden hooren wij deze vorm als een ♂ alleen zingt, of van twee tegen elkaar zingende bureu, zoolang zij ver van elkaar af zijn, ieder in zijn eigen territorium. Maar bij grensincidenten, en vooral wanneer een vreemd ♂ het territorium van een ander binnendringt, reageert de rechtmatige eigenaar met afgebroken zang. Hij gaat dan op een hoog punt zitten en zingt zeer luid. Op deze wijze zong bijv. ♂ 42 op 7 November 1938, toen ♂ 14 een stuk van zijn territorium trachtte te veroveren. Ook wanneer het ♂ de uitgevlogen jongen naar het slaapnest tracht te lokken, zingt hij vaak de afgebroken strophe.

Afgebroken zang kan men ook wel eens midden in den winter hooren als gevolg van onvoldoende zangimpuls van het ♂. Men kan dezen vorm van afgebroken zang in vele gevallen van de bovengenoemden onderscheiden, doordat hij op de normale sterkte wordt voorgedragen.

3. Een andere vorm van afgebroken strophe hooren wij uitsluitend in het voorjaar, als het ♂ een nieuw ♀ in zijn territorium ontdekt. Dan gaat het zingende ♂ onmiddellijk van volledige in afgebroken strophe over. Nu uit hij zijn groote opgewondenheid ook door een zachtere voordracht van den zang en dikwijls kan men tusschen den triller en het laatste gedeelte een scherpen toon beluisteren. Dit is de echte paringszang. Hij is een onmiskenbare aanwijzing, dat er een ♀ in het territorium van het ♂ aanwezig is. Wij hebben dikwijls waargenomen, dat een ♂, dat zat te zingen of te tikken bij zijn nest, overging tot de zachte afgebroken zang op het oogenblik, dat een ♀ verscheen. Met eenige oefening is het soms mogelijk den weg, die een ♀ door den tuin neemt, bij benadering vast te stellen door te luisteren naar den zang der ♂♂ in hun respectievelijke territoria.

4. Afgebroken inzet. Als het ♀ dichtcr bij het ♂ komt en zijn balts beantwoordt, wordt de zang van het ♂ zachter en zachter en dan wordt dikwijls zelfs de triller niet afgemaakt. Soms brengt hij het slechts tot de eerste tonen en steeds maar weer begint hij aan een nieuwe strophe zonder deze te kunnen voortzetten.

Vooraf bij de nestbalts zingt het ♂ in dezen vorm van zang; hij is het bewijs van het toppunt van emotie.

5. Een vierde vorm, die verhoogde emotie weergeeft is die, waarbij de triller en het slot van den zang eenige (2 of 3) keeren worden herhaald. De triller kan daarbij worden beëindigd of halfweg afgebroken. Ook deze samengestelde zang kan men het meest hooren in het voorjaar als een ♀ aanwezig is.

Het „tikken” en andere geluiden.

Op koude winterdagen hoort men den winterkoning niet veel zingen, maar de ♂♂ tikken dan wel veel. Deze roep bestaat uit het enkelvoudige „tik”, dat echter vaak twee of drie keer snel herhaald wordt. Naast het toonlooze „tik” bestaat een klankvollere vorm, die klinkt als „tiek” of „tuuk”. Misschien duidt dit iets grooter opwindning aan.

Wij meenen, dat het tikken een nervositeitsverschijnsel is. Het is bijv. een reactie op allerlei dingen, die de aandacht trekken van den winterkoning maar die hem niet zoo opwinden, dat hij zich uit in zang, terwijl hij er evenmin zoo van schrikt, dat hij de alarmroep gebruikt. Op het verschijnen van een soortgenoot wordt dikwijls met „tikken” gereageerd, wanneer de omstandigheden er niet naar zijn, dat hij begint te zingen. Een ♂ tikt dikwijls eenige keeren, telkens als men een van zijn nesten zeer dicht nadert. Soms reageert hij eerst met den alarmroep om dan later over te gaan in tikken.

In Maart en April tikken de meeste ♂♂ zeer veel bij den nestbouw. Later in het seizoen, in Mei en Juni, tikken zij veel minder onder den nestbouw, maar dan zingen zij er meer bij.

De meeste ♂♂ tikken ook zeer veel als zij de uitgevlogen jongen begeleiden (zie omtrent de beteekenis van het tikken bij de jongen p. 19 en 20). Het tikken is in hoofdzaak een uitdrukkingvorm van het ♂; de ♀♀ kunnen echter ook tikken, maar zij doen het veel minder. Hun getik is doffer en daardoor duidelijk te onderscheiden van dat der ♂♂. Wij namen het waar van eenige ♀♀ bij het nest met jongen, nadat zij de alarmroep hadden geroepen.

De alarmroep gelijkt op een zeer intensief tikken, waarbij de afzonderlijke tikgeluiden zich aaneen rijen. Hierdoor ontstaat een geluid, dat zeer veel gelijkt op een dof klinkende electrische bel. Met deze roep reageeren ♂ en ♀ (♀ doffer dan ♂) op allerlei gevaren, bijv. mensch, uil, gaai en kat. Het schijnt een uiting van schrik te zijn, want de vogel houdt het nooit lang vol en gaat meestal spoedig over tot tikken.

Van de alarmroep bestaat een zachter klinkende variant. Deze hooren wij van het ♀ als „lokreep”, wanneer zij door het ♂ wordt aangebalst. Deze roep werkt duidelijk stimuleerend op het baltsende ♂. Ook vernamen wij deze roep wel eens als het ♂ zich vertoonde, wanneer het ♀ bezig was met het voeren van het broednest. Of de roep in dit geval van het ♀ of van het ♂ afkomstig was, konden wij niet met zekerheid uitmaken.

Bij het aanleggen der ringen maakt een winterkoning soms een sissend geluid. Eenige keeren, nl. in October en November, hoorden wij hetzelfde geluid van vrije vogels in het veld. De eerste keer dreigde een winterkoning tegen eenige musschen, die ook zeer strijdlustig deden. De andere keer waren eenige winterkoningen bijeen, waarvan er één op deze wijze siste. Vermoedelijk doelt Dersch (1913) ook op dit geluid, wanneer hij schrijft: „Im Herbste hörte ich häufig hölzern klingende gih...., manchmal auch mit anhängendem schnurrenden rrr”. Waarschijnlijk is het een soort angst-roep.

De balts voor het ♀ in het terrein.

Reeds in het begin van Maart hebben wij dikwijls winterkoningen in paren gezien en het ♂ baltst dan ook reeds voor het ♀. Bij deze balts zingt het ♂ niet de volledige strophe, maar den zacht voorgedragen afgebroken vorm, die verhoogde emotie verraadt. Onder het zingen neemt het ♂ plaats boven het ♀, soms meer dan 4 meter boven den grond (wat voor een winterkoning al hoog is) en op een eenigszins open plaats. Het ♂ kijkt naar beneden in de richting, waar het ♀ zich bevindt. Onder het zingen strekt het ♂ het lichaam, de vleugels slaat hij breed uit, soms neerhangend, bij groote emotie recht omhoog, den staart spreidt hij waaivormig en hij beweegt hem voor- en achterwaarts en van links naar rechts. Soms doet het ♂ stootende aanvallen in de richting van het ♀, dat snel tracht te ontwijken. Wij hooren dan een scherp roep, waarschijnlijk afkomstig van het ♂. Het ♀ maakt weinig geluid, soms laat zij een korten roep hooren (tserrr), die duidelijk stimuleerend op het ♂ werkt. Verder reageert zij sterk door knikbewegingen van het lichaam en voor- en achterwaarts bewegen van den staart. Wij kunnen ons niet herinneren ooit te hebben waargenomen, dat het ♀ den staart ook van links naar rechts beweegt, maar of zij dat nooit doet, zouden wij niet durven zeggen. De beweging van achteren naar voren wijst op paringsbereidheid van het ♀. In zijn volledige vorm eindigt de balts dan ook in een copulatie. Na den tserr-roep van het ♀, daalt het ♂ van zijn hooger standplaats op het ♀ neer. Onmiddellijk na de copulatie vliegt hij omhoog en zingt weer. Het ♀ blijft dan nog even in de baltshouding zitten. Daarna vliegen beide weg. Gewoonlijk heeft de copulatie in de omgeving van het broednest plaats. Als het ♀ geen paringsbereidheid vertoont, tracht het ♂ haar soms naar één van zijn nesten te lokken. Wij hebben verscheidene keeren waargenomen, dat hij daarmede succes had. Dan volgt daar een „nestbalts”.

In het vroege voorjaar heeft er ongetwijfeld toenadering tusschen de sexen plaats vóór den nestbouw, want die begint in de meeste gevallen niet voor half Maart. Het lijkt ons echter niet waarschijnlijk, dat in het vroege voorjaar reeds een vasten band zou worden gelegd tusschen de partners, zoodat een ♀ het ♂, op wiens balts zij positief reageert, niet meer zou verlaten. Er zijn aanwijzingen, dat het tegendeel dikwijls voorkomt. De definitieve paarvorming komt waarschijnlijk pas tot stand bij de keuze van een bepaald mannetjesnest door het ♀.

De mannetjesnesten.

In de inleiding hebben wij reeds gezien, dat Burkitt geconstateerd had, dat bij den winterkoning het ♂ het buitennest bouwt, dat bestaat uit een buitenste schil van blad met daarbinnen eenige bekleeding van mos. De vorm van het geheel overkapte nest, dat slechts een kleine zijwaartsche opening vrijlaat als entree, mogen wij voldoende bekend veronderstellen. Het ♂ bouwt in den loop van het seizoen verschillende van deze nesten. In het nest, dat als broednest bestemd wordt, brengt het ♀ een bekleeding van pluus en veeren aan. In groote lijnen kunnen onze waarnemingen deze bekende feiten slechts bevestigen en het is dus niet noodig ze met protocollen te staven.

Hoe sterk de drift der ♂♂ om nesten te bouwen kan zijn, blijkt duidelijk uit het aantal nesten, dat in totaal in den tuin werd gebouwd:

In 1937 bouwden 10 ♂♂ tezamen 58 nesten.

„ 1938 „ 7 ♂♂ „ 57 „

„ 1939 „ 8 ♂♂ „ 40 „

De ijverigste nestenbouwer was ♂ 42, die in 1936 12 nesten bouwde, in 1937, 1938 en 1939 resp. 10, 9 en 9 stuks. Het is mogelijk, dat de nestbouw op ons terrein ietwat werd gestimuleerd door de kunstmatige nestgelegenheden, die wij hadden aangebracht in den vorm van houten bakjes en oude conservenblikjes. Het gebeurde eenige keeren, dat deze blikjes een of twee dagen nadat ze waren aangebracht, werden volgebouwd, eenmaal zelfs den zelfden dag.

De eerste beginselen van nestbouw constateerden wij in het begin van Maart, nl. 2 Maart 1936, 1 Maart 1937, 5 Maart 1938. Dan verloopt de nestbouw echter nog aarzelend. Einde Maart tot begin April is de bouwdrift goed ontwaakt en dan bouwt het ♂ een nest dikwijls in één stuk af, wat meestal één dag en nog een gedeelte van den tweeden in beslag neemt. De nestbouw is dan ook het eenige, waar het ♂ zich mede bezig houdt. Hij springt van het nest op den grond en direct weer met een blad naar het nest, telkens opnieuw, in een tempo van soms luttele seconden. Na elk blaadje of plukje mos, dat hij verwerkt heeft, volgt gewoonlijk een korte zangstrophe. Het ♂ is door den nestbouw geheel geoccupeerd en bekomert zich in het minst niet om een ♀. Dit vertoont zich dan ook weinig bij het nest zoolang het ♂ bouwt. Daardoor krijgt men den indruk, dat het bouwende ♂ ongepaard is. Wij zagen echter reeds, dat de toenadering der sexen in het voorjaar voorafgaat aan den nestbouw en vele bouwende ♂♂ zijn dus misschien wel verloofd. Het is echter zeker, dat ♂♂, die nog niet verloofd zijn — en soms het heele seizoen geen ♀ krijgen — ook nesten bouwen.

Uit het feit, dat het ♀ zich zelden in de buurt vertoont, als het ♂ aan het bouwen is, blijkt, dat zijn bouw-activiteit niet stimuleerend op het ♀ werkt en dus geen onderdeel vormt van de balts, zooals het geval is bij vele andere vogels, (*Ardea*, *Phalacrocorax* e.a., Verwey 1930). In de volgende paragraaf zullen wij echter zien, dat het eenmaal aanwezige nest voor het tot stand komen van het huwelijk van groot belang is.

Het ♂ bouwt het nest van vochtig blad, dat hij bij voorkeur uit de on-

middellijke nabijheid haalt. Het gebeurt wel, dat hij gedurende een half uur niet buiten een straal van een meter van zijn nest komt. Alleen bij hooge uitzondering komt het ♂ er toe zich elders vochtig blad te verschaffen. In een periode van droogte worden daardoor bijna geen nesten gebouwd, terwijl regen zeer stimuleerend werkt. Volgens gegevens ons verstrekt door het Kon. Ned. Meteorol. Instituut te De Bilt bedroeg de maandsom van de neerslag te Stein in Maart 1936 slechts 8.7 mm. In deze droge maand werden in den tuin slechts 8 nesten begonnen tegen 18 in Maart 1937 (neerslag 68.8 mm). In de droge maand Maart van 1938 (neerslag 19.4 mm.) zette de nestbouw traag in, na de zware regenval van de 26e vonden wij echter direct 8 nieuwe nesten. Zoo was er ook drukke nestbouw in de tweede decade van Mei 1936, die zeer nat was. De ♂♂ 42 en 91 bouwden zelfs ieder 3 nesten in één week. Na de 22e van die maand viel er bijna geen regen meer en toen werd er ook geen enkel nieuw nest begonnen, totdat een flinke regenbui op de 31e direct weer eenige ♂♂ aan het werk zette.

De ♂♂ bouwen nesten van Maart tot Juni. Na den langsten dag neemt de bouwdrang sterk af. Met de laatste nesten werd begonnen op 26 Juni 1936, 30 Juni 1937, 1 Juli 1938 en 23 Juli 1939. De bouw van dit laatste, zeer late nest was stellig gestimuleerd door den bijzonder zwaren regenval van de voorafgaande dagen.

De nestbalts.

Bij zijn mannetjesnest zit het ♂ vele dagen te zingen. Vooral in de morgenuren is hij druk, veelal in beurtzang met een nabuur. Zoolang er zich geen ♀ vertoont werden de strophen geheel afgezongen en volgen zij elkaar met regelmatige tusschenpoozen op. Zoodra een ♀ bij het nest verschijnt, verandert het gedrag van het ♂ geheel. De normale zang gaat over in het veel zachter, gejaagde opgewonden geluid, de triller wordt meestal halfweg afgebroken en telkens begint de vogel een nieuwe strophe. Zittend op een takje bij het nest begint het ♂ te baltsen voor het ♀. Hij spreidt vleugels en staart, de vleugels laat hij soms slap neerhangen, soms heft hij ze recht omhoog, de staart wordt van voor naar achteren en heen en weer bewogen. Hij zet zich nu voor het nest en baltst met zijn kop vlak voor de opening als om deze aan het ♀ te wijzen. Tenslotte kruipt hij in het nest en blijft zingen met zijn kop naar buiten. Spoedig komt hij er weer uit, baltst buiten het nest verder, kruipt er soms weer in, enz. Het ♀ nadert nu het nest meer en meer en beantwoordt de balts van het ♂ met haar lokroep en door knikken en buigen en spreiden van vleugels en staart. Tenslotte kruipt zij ook in het nest.

De ceremonie wordt zeer fraai weergegeven door van de Peppel's foto (Plaat 2, fig. 1). Het ♂ zit te baltsen vlak voor de nestopening, terwijl het ♀ tot vlakbij genaderd is en de balts beantwoordt. De foto is genomen toen er zich volwassen jongen in het nest bevonden, die eenige uren later uitvlogen. Het ♀ heeft voeder voor hen in den snavel. Aanvankelijk hebben wij gedacht, dat de gefotografeerde vogels baltssten, doordat zij geagiteerd waren door het aanstaande uitvliegen der jongen. Veel waar-

schijnlijker echter is het, dat wij hier met het begin van een nieuwe voortplantingscyclus te doen hebben, waarbij dus het ♂ gaat baltsen zoodra hij een ♀ bij één van zijn nesten ziet, terwijl het ♀, hoewel de jongen voedend, hem niet ongenegen is. Deze opvatting wordt bevestigd door de waarnemingen van p. 19, waaruit blijkt, dat zelfs reeds als de jongen slechts 7 dagen oud zijn, het ♂ voor het ♀ baltst, als dit het nest met voeder nadert.

Als het ♀ zich tenslotte verwijdert — de geheele ceremonie bij een nest duurt dikwijls 15 minuten en langer — geeft het ♂ zijn pogingen soms op, andermaal volgt hij haar en tracht haar naar een van zijn andere nesten te lokken. Eenige keeren namen wij waar, dat hem dit inderdaad gelukte. Raakt het ♀ over de grens van het territorium heen, dan wordt zij soms overgenomen door den buurman, die haar eveneens zijn nesten tracht te toonen. Zoo is zij dus in staat een keuze te doen uit alle beschikbare nesten, die zich in haar domicilie bevinden.

De ♂♂ lokken de ♀♀ ook naar nesten, die zij al lang geleden gebouwd hebben. Daardoor kan het voorkomen, dat een winterkoningnest, dat in Maart gebouwd is, pas in Juni tot broednest wordt bestemd. Dit moge eer uitzondering dan regel zijn, in tabel III kunnen wij zien, dat er toch vaak eenigen tijd verloopt, voordat een nest tot broednest wordt bestemd.

De voltooiing van het broednest.

Met de bovenbeschreven balts wijst dus het ♂ zijn nesten aan het ♀. Als zij er een heeft geaccepteerd, vangt zij aan met de afwerking ervan. Haar taak bestaat in het aanbrengen van een laag mos en een laag pluus met (gewoonlijk weinig) veeren. In tegenstelling tot het ♂ gebruikt het ♀ meestal droog materiaal en het tempo, waarin zij werkt, is veel langzamer: gewoonlijk komt zij niet meer dan 5 maal in een half uur met materiaal aandragen. Zij verzamelt het nestmateriaal in veel ruimere omgeving dan het ♂. Zij verdedigt het nest niet tegen indringers, maar verwijdert zich snel door de struiken, als er gevaar dreigt.

Wat doet het ♂ in den tijd, dat het ♀ met de afwerking van het nest bezig is? Als regel helpt het ♂ niet bij het aanbrengen van de voering in het nest. Veelal is hij echter wel in de omgeving en zingt druk. Bijna nooit kruipt hij in dit stadium nog in het nest: wij namen dit slechts éénmaal waar. Gewoonlijk is de belangstelling veel minder intens dan bijv. bij de kleine karekiet, grauwe vliegenvanger, tjiftjaf en koolmees, waarbij het ♂ het bouwende ♀ regelmatig begeleidt. De meeste ♂♂ vertoonen zich zoo nu en dan bij het nest, zingen daar even en verdwijnen dan weer voor een half uur. Lang niet zelden vertoont het ♂ zich in het geheel niet. In 1937 vond dit driemaal zijn oorzaak hierin, dat het ♂ alweer bezig was elders een nieuw mannetjesnest te bouwen. Twee van deze ♂♂ bleken later polygaam te zijn en lokten toen waarschijnlijk al een ander ♀ naar die andere nesten.

Vele ♂♂ verdedigen hun mannetjesnesten fel, o.a. tegen den mensch, die het nest nadert. Deze verdediging komt op bladzijde 18 nader ter sprake. Hier willen wij slechts het interessante feit memoreeren, dat vele

♂♂ de verdediging geheel opgeven, zodra zij het nest aan het ♀ hebben overgedragen. Als voorbeeld kunnen wij noemen ♂ 83, die op 16 Juni 1937 een nest bouwde en dit gedurende de volgende dagen zeer fel verdedigde. Op 21 Juni begon een ♀ in dit nest met pluusbouw en vanaf dien dag zagen wij het ♂ niet meer bij het nest.

Wij hebben gezien, dat de nestbouw in normale gevallen aldus verloopt:

- a. Het ♂ bouwt in zijn territorium een of meer mannetjesnesten, terwijl het ♀ nog door haar domicilie zwerft.
- b. Het ♂ lokt een ♀ en wijst haar zijn nesten.
- c. Het ♀ brengt een voering aan in het geaccepteerde nest, terwijl het ♂ in de omgeving zingt.

Gelijktijdige nestbouw van ♂ en ♀ aan een nest komt dus bij normale gang van zaken niet voor. Als uitzondering namen wij het echter wel waar. Misschien komt het alleen maar voor in de gevallen, waarbij het ♀ zich naar het nest laat lokken voor dat het ♂ geheel klaar is met den bouw van zijn gedeelte. Zelfs bestaat de mogelijkheid, dat er paren definitief gevormd worden, voordat er een enkel nest is. Deze situatie kan zich bijv. voordoen als een broednest wordt verstoord. Als dan reservenesten beschikbaar zijn, zal het ♂ zijn ♀ daar heen lokken, maar als hij die niet heeft — kwajongens verstoren bij een razzia soms alle aanwezige nesten in een territorium — of als zijn bouwdrang juist door regenval gestimuleerd wordt, zal hij aan een nieuw nest beginnen. Wij hebben verscheidene keeren waargenomen, dat een ♀ na een verstoring onmiddellijk haar ♂ verliet om elders haar geluk te beproeven, maar er zijn ook wel gevallen dat zij hem trouw blijft. Dan kan er een overgangsstadium van korteren of langeren duur zijn, waarin ♂ en ♀ tegelijk aan het nest bouwen.

Eenmaal hebben wij met zekerheid waargenomen, dat het ♀ vanaf den eersten dag aan het nest meebouwde. Dit nest werd begonnen op 3 April 1936 en gedurende een half uur werkte er toen een (geringd) ♀ aan, op 4 April daarentegen een ongeringd ♂. Tijdens een observatie van 1½ uur op 5 April kwamen beide vogels met materiaal bij het nest. Gedurende een kwartier bouwde het ♂ alleen, daarna verscheen ook het ♀ met materiaal. Nadat ieder zijn materiaal had afgedragen, verdween het ♂ en werkte het ♀ gedurende 20 minuten alleen door. Toen kwam het ♂ terug, terwijl het ♀ in het nest aan het werk was. Het ♂ bleef zingend wachten tot het ♀ uit het nest kwam. Zij fladderde met uitgespreiden staart langs hem heen, maar het ♂ reageerde niet op die baltshouding. De overige observatietijd bouwden ♂ en ♀ ongeveer om de beurt een kwartier. Vanaf 7 April, toen de pluusbouw begon, bouwde het ♀ alleen aan dit nest.

In een ander geval observeerden wij den overgang van den nestbouw van het ♂ naar het ♀. Op 16 en 17 April 1936 bouwde het ♂ aan dit nest; het ♀ was niet te zien. Daarna werd niet meer aan het nest gewerkt tot 24 April; toen bouwde het ♂ weer en nu met grooten spoed. Wij observeerden dezen dag tweemaal gedurende een half uur en éénmaal gedurende drie kwartier. De beide eerste keeren bouwde alleen het ♂, hij zong druk en bleef steeds binnen het gezichtsveld. Hij bouwde het vlieggaat, dat den dag tevoren nog ± 6 cm. groot was, grootendeels dicht met bladeren

en mos. Op eenigen afstand zat het ♀, maar zij bouwde niet mee. Bij het begin van den derden observatietijd was het vlieggaat afgewerkt. Het ♀ was weer aanwezig en begon na ± 10 minuten mee te bouwen. De eerste keer ging het naar binnen zonder materiaal, daarna begon het en bouwde al spoedig even druk als het ♂. Dit begon nu veel onstuimiger te zingen. Zij bouwden samen verder, dus niet om de beurt een kwartier, zooals bij het andere nest. Op 25 April was het nest door jongens uitgetrokken, het lag kapot op den grond. Binnenin zaten reeds eenige plukjes pluus.

In 1935 is één keer waargenomen, dat een ♂ pluus in een nest bracht, hierover zijn echter geen nauwkeurige aantekeningen gemaakt. Waarschijnlijk komt dit slechts zeer zelden voor.

IV. DE VERZORGING VAN HET BROEDSEL.

„Het welvaren of het verderf van
het huis hangen van de vrouw
af”. Turksch spreekwoord.

Eenige phaenologische gegevens.

Het eerste winterkoningei verscheen in den tuin in: 1934 op 21 April; 1935 op 24 April; 1936 op 7 April; 1937 op 10 April; 1938 op 7 April; 1939 op 24 April. In het algemeen kan men zeggen, dat het meerendeel der ♀♀ met leggen begint tusschen 20 April en 6 Mei. De vroegste datum voor het begin van een tweede broedsel, waaraan een volledig eerste broedsel (van hetzelfde ♀) was voorafgegaan, was 1 Juni 1937. De meeste tweede broedsels komen tusschen 11 en 20 Juni. De laatste legsels werden begonnen in: 1934 op 20 Juni; 1935 op 24 Juni; 1936 op 3 Juli; 1937 op 21 Juni; 1938 op 18 Juli; 1939 op 26 Juni.

Het is een vaste regel, dat elken dag één ei gelegd wordt tot het legsel vol is.

Van de 90 legsels, die van 1934 tot 1939 met volledig aantal eieren werden gecontroleerd, telden wij er: 11 met 7 eieren, 45 met 6 eieren, 27 met 5 eieren, 5 met 4 eieren, 1 met 3 eieren en 1 met 2 eieren.

Gemiddeld neemt het aantal eieren af naarmate het broedseizoen vordert. Legsels met 7 eieren worden uitsluitend aangetroffen als eerste broedsels, legsels met 2 en 3 eieren uitsluitend op het einde van het broedseizoen.

Bij eenige ♀♀, wier broedsels verstoord werden, bedroeg de tijd tusschen de verstoring en het eerste ei van het volgende legsel: éénmaal 14 dagen, éénmaal 8 dagen, éénmaal 7 dagen, éénmaal 6 dagen en éénmaal 5 dagen.

De broedduur — waaronder wij verstaan den tijd tusschen het verschijnen van het laatste ei en het uitkomen van het eerste jong — werd bij 43 nesten nauwkeurig nagegaan. Hij bedroeg: 1 maal 20 dagen; 2 maal 19 dagen; 3 maal 18 dagen; 6 maal 17 dagen; 15 maal 16 dagen; 11 maal 15 dagen; 5 maal 14 dagen. De broedduur varieert dus zeer sterk en is voor een klein vogeltje als het winterkoninkje buitengewoon lang. Bij de meeste kleine zangvogels bedraagt de broedduur slechts 13 dagen.

Heeft het winterkoning-ei een langere periode noodig dan de eieren van

andere zangvogels om tot ontwikkeling te komen of moet de lange broedduur wellicht aan een lage gemiddelde temperatuur worden toegeschreven? Een enkel proefje, dat wij namen, wijst er op, dat de broedduur nog aanmerkelijk korter kan zijn dan 14 dagen. Eens legden wij twee winterkoningeieren in een nest van een pimpelmees; beide eieren kwamen tegelijk uit met de meezeneieren op den 11den dag na het verschijnen van het laatste meezenei. Dit en de groote variabiliteit van den broedduur in de natuur wijst er op, dat de lange broedduur geen gevolg is van een bijzonder lange ontwikkelingsperiode van het winterkoning-ei.

Dat de lange broedduur een gevolg zou zijn van een lage gemiddelde broedtemperatuur lijkt a priori ook niet erg waarschijnlijk, als wij bedenken, dat de eieren in het overkapte en goed gevoerde winterkoningnest buitengewoon weinig warmteverlies moeten hebben. Toch moeten wij hierin waarschijnlijk de oorzaak zoeken. Wij weten, dat bij den winterkoning alleen het ♀ de eieren bebroedt, zoodat die periodiek onbebroed gelaten moeten worden, wanneer zij zich voedt. Baldwin (1927) heeft waarnemingen gedaan over het broeden bij *Troglodytes aedon* en vond toen, dat het ♀ — het ♂ broedt bij deze soort ook niet — de eieren zeer dikwijls verlaat. Wij hebben hierover te Stein ook waarnemingen gedaan. In de eerste plaats bleek, dat vooral in het begin van het broedseizoen (April en Mei) vele ♀♀ na het leggen van het laatste ei niet direct gaan broeden, maar pas den volgenden dag in den namiddag. Stellig beginnen vele andere zangvogels de bebroeding direct na het laatste ei en dit maakt dus een verschil van één dag ¹⁾. In Juni en Juli gaan de meeste winterkoning ♀♀ wel direct na het laatste ei broeden en soms reeds een dag tevoren. Dit laatste verschijnsel, nl. dat de vogel, bij het tweede broedsel, zeer tijdig met het broeden begint, namen wij ook bij meezen waar en waarschijnlijk is het bij meer zangvogels een veel voorkomend verschijnsel. Het geeft natuurlijk aanleiding tot duidelijke leeftijdsverschillen der jongen.

In de tweede plaats bleek het winterkoning ♀ haar nest gedurende den broedtijd zeer dikwijls te verlaten. Zij gedraagt zich op dit punt dus hetzelfde als haar Amerikaansche verwant.

Vooraf in 1938 hebben wij over het broeden veel waarnemingen verzameld, die als volgt kunnen worden samengevat: Bij controles van verschillende nesten gedurende den broedtijd troffen wij het ♀ 93 maal op het nest en 55 maal vonden wij de eieren onbebroed. Vergelijkbare waarnemingen bij andere vogels zijn er bijna niet te vinden in de literatuur, maar onze indruk is dat velen trouwer broeden dan de winterkoning. Nice (1933) deelt mede, dat bij *Melospiza melodia* het ♀ gemiddeld 20—30 minuten broedt en het nest dan 6—8 minuten verlaat. De winterkoning ♀♀ te Stein bleken hun tweede legsel veel trouwer te bebroeden dan haar eerste legsel. Bij de eerste legfels (eerste ei vóór 10 Mei) bevonden wij het ♀ 44 × aanwezig en 38 × afwezig, bij de tweede legfels (eerste ei na 31 Mei) 35 × aanwezig en 9 × afwezig. Misschien is dus de broeddrift later in het seizoen

¹⁾ Er zijn echter meer zangvogels, die een korte rustperiode schakelen tusschen het leggen van het laatste ei en de aanvang van het broeden, bijv. *Plectrophenax nivalis* (Tinbergen, 1939, p. 34).

sterker dan in het begin. Het is echter ons inziens waarschijnlijker, dat de lange broedpauzen in het voorjaar een gevolg zijn van de geringere hoeveelheid insectenvoedsel in dien tijd, waardoor het ♀ meer tijd noodig heeft om haar voedsel te zoeken. Het aantal insecten is niet alleen geringer, maar vooral zijn de larven nog kleiner, zoodat meer insecten moeten worden gevangen voor eenzelfde hoeveelheid voedsel. Hiermede hangt ook samen, dat het aantal keeren, dat de jongen van het tweede broedsel worden gevoerd aanzienlijk geringer is dan bij het eerste broedsel. Bij den winterkoning hebben wij hierover geen waarnemingen verzameld, maar bij meezen is dit verschijnsel zeer duidelijk en wij hopen het t.z.t. voor de koolmees met cijfers aan te toonen.

Tengevolge van de veelvuldiger bebroeding van het tweede legsel zullen de eieren dan een hooger gemiddelde temperatuur hebben dan die van het eerste legsel. Men kan dus een kortere broedduur bij het tweede legsel verwachten. Als wij nu de op p. 13 genoemde 43 broedsels rangschikken naar de maand, waarin het broeden begon, krijgen wij het volgende overzicht:

TABEL I.

	Broedduur in dagen						
	20	19	18	17	16	15	14
April	1		3	2	2		
Mei		2		3	9	2	1
Juni				1	4	7	2
Juli						2	2

De gemiddelde broedduur is in: April 17,5 dagen, Mei 16,3 dagen, Juni 15,3 dagen, Juli 14,5 dagen. Ongetwijfeld hangt de lange broedduur in April en Mei samen met de veelvuldige broedpauzen van het ♀. Het feit, dat de luchttemperatuur dan lager is doet de eieren natuurlijk ook sneller afkoelen. De veelvuldige broedpauzen kan het ♀ zich in dezen tijd wellicht slechts veroorloven door de overkapping van het nest. Hierdoor zijn de eieren bijzonder goed geïsoleerd en koelen slechts langzaam af, zoodat hun temperatuur niet spoedig zoo diep daalt dat de kiem sterft. Verder beschermt de overkapping de eieren tegen ontdekking door roovers.

Tenslotte moge hier nog een opmerking plaats vinden over den tijd van den dag, waarop het ♀ de meeste broedpauzen inschakelt. Bij de eerste broedsels vonden wij het ♀ in den:

Voormiddag: 25 × aanwezig en 12 × afwezig.

Namiddag: 19 × aanwezig en 26 × afwezig.

In den namiddag zijn de ♀♀ dus het meest afwezig. Bij de tweede broedsels vonden wij een overeenkomstig verschil tusschen voor- en namiddag, maar veel minder sterk:

Voormiddag: 20 × aanwezig en 3 × afwezig.

Namiddag: 15 × aanwezig en 6 × afwezig.

Zoolang de jongen nog klein zijn, kruipt het ♀ voor het voeren in het nest. Van ♂♂ namen wij nooit waar, dat zij zeer kleine jongen voerden. In de eerste dagen blijft het ♀ na een voeding dikwijls nog eenigen tijd op de jongen zitten ter verwarming. Als de jongen 8 dagen oud zijn, beperkt het verwarmen zich tot de middaguren en zeer korte tijden gedurende de rest van den dag. Tot aan den 9den dag — en waarschijnlijk dikwijls langer — zit het ♀ 's nachts op de jongen. Vanaf den 6den of 7den dag gaat de voedende vogel als regel niet meer met voer naar binnen. De jongen zitten dan allen met de koppen naar de vliegopening en nemen daar in ontvangst, wat de ouden aanbrenghen. Na de voeding draait het gevoerde jong zich om, brengt de anus voor het vlieggat en defaeceert. De voedende oude vogel (ook het ♂) neemt de faeces mede. Mocht hij reeds zijn weggevlogen, dan vallen de faeces op den buitenkant van het nest. Daardoor ontstaat een wit streepje onder het vlieggat.

Tijdens elke observatie werd genoteerd hoeveel malen voedsel werd aangedragen. De volgende cijfers zijn ontleend aan protocollen, gemaakt bij jongen ouder dan 6 dagen en die alleen door het ♀ werden gevoerd. Meestal volgen de voedingen elkaar op met tusschenpoozen van 3 tot 4 minuten; tusschenpoozen van 2 tot 3 minuten en van 4 tot 5 minuten zijn echter niet zeldzaam. Eénmaal konden wij een tempo van $9 \times$ in 15 minuten noteeren en eenmaal $3 \times$ in 20 minuten. Dat zijn de uitersten.

Hoe lang blijven de jongen in het nest? Nauwkeurige waarnemingen over dit punt hebben wij bij 43 nesten gedaan. De nesttijd der jongen bedroeg: 1 maal 20 dagen, 4 maal 19 dagen, 14 maal 18 dagen, 11 maal 17 dagen (waarvan 2 uitgevlogen door storing), 9 maal 16 dagen (waarvan 1 uitgevlogen door storing), 3 maal 15 dagen (waarvan 2 uitgevlogen door storing), 1 maal 14 dagen (waarvan 1 uitgevlogen door storing). De nesttijd van 20 dagen betrof een abnormaal geval. Er was slechts één jong. Bij een observatie op den 19den dag zagen wij dit jong eenige keeren uit het nest springen om voer van het ♀ aan te nemen. Direct daarna wipte het er echter weer in. Het nest, dat reeds op den 15den dag zonder storing uitvloog, had 7 zeer vlugge jongen. Van één nest, dat op den 15den dag met storing uitvloog, zijn waarschijnlijk alle jongen omgekomen. De jongen, die op den 14den dag na storing uitvlogen, waren de eersten dag erg hulpeloos, maar groeiden toch voorspoedig op.

De uitgevlogen jongen worden den geheelen dag door de ouders begeleid tot deze „aan een tweede broedsel gaan denken”. Wij hadden een geval, dat een ♂ reeds op den zesden dag na het uitvliegen van zijn jongen, bij een van zijn mannetjesnesten zat te zingen, terwijl het ♀ er den volgenden dag reeds mos in bracht. Toen hadden zij de jongen dus reeds gedeeltelijk verlaten. Een dag later was het ♀ zeer druk met pluïsbouw en liet zich aan de jongen weinig of niets meer gelegen liggen.

Het eerste ei van een tweede broedsel van een ♀ verschijnt gewoonlijk 10—14 dagen na het uitvliegen der jongen. Wij zagen reeds, dat na verstoring van het eerste legsel het volgende 5—8 dagen na de verstoring verschijnt. Door de voeding der jongen wordt deze tijd dus aanmerkelijk verlengd.

Aan het einde van het broedseizoen, als geen nieuwe legfels meer worden begonnen, begeleiden ♂ en ♀ (soms een van beiden) de jongen dikwijls langer. De langste begeleidingsduur, die wij konden waarnemen, was 18 dagen (♂). Nadat zij door de ouden zijn verlaten, blijven de jongen van een broedsel soms nog eenige dagen bijeen of zij verdeelen zich in groepjes. Zoo troffen wij op den avond van 14 Juli 1936 drie jongen van een broedsel, dat op 21 Juni was uitgevlogen, slapende aan in één nest en dienzelfden avond twee andere jongen van het zelfde broedsel in een ander nest, dat op 150 meter van het eerste was gelegen.

Het gedrag van het ♂ gedurende den broedtijd.

Het broeden is uitsluitend de taak van het ♀. Volgens een vast plan werd dit alleen nagegaan in 1934 en 1935 en bij eenige nesten in 1936. Het ♀ werd op de eieren gevangen, geringd en voor een zeer duidelijk herkenningsteeken werd een stuk van den staart afgeknipt. Gedurende een reeks van dagen geschiedde op ieder uur van den dag een controle van alle nesten: steeds broedde het ♀. Wij hebben ook geen enkelen keer waargenomen, dat het ♂ het broedende ♀ voedt en hij bewaakt het nest ook niet. Vele andere zangvogel ♂♂, welke niet broeden, doen dat wel. Nice (1933) beschrijft dit bijv. voor *Melospiza melodia*. Het ♂ van deze gors heeft een speciale „signal song”, waarmee hij het ♀ van het nest roept. Bij *Troglodytes* hebben wij nooit iets waargenomen, dat er op wijst, dat er contact tusschen het ♂ en het broedende ♀ bestaat. Het gedrag der ♂♂ is echter zeer variabel en daarom baarde het ons geen verwondering bij Zimmermann (1922) volgende passage aan te treffen, waaruit blijkt, dat dit contact soms wel bestaat: „Ein Zaunkönig, den ich einmal fast zwei Stunden lang beobachtete, schlüpfte in ein Spielnest ein, kam nach kurzer Zeit singend wieder aus ihm hervor, flog an das Brutnest, in dem die Gattin auf den Eieren saß und schaute in dasselbe hinein, schwang sich auf eine kleine Fichte über dem Neste und sprudelte sein Liedchen heraus, flog dann an den Boden, nahm hier einen Grashalm auf und strick mit ihm nach einer Stelle ab, die für mich unzugänglich war. Nach der Rückkehr ging er wieder in das Brutnest, schaute in dieses hinein. . . . u. s. w.”

Waarmede houden de ♂♂ zich meestal bezig? Als het weer gunstig is, dus vooral gedurende en kort na regenval, bouwen zij mannetjesnesten. In 1937 kwam het éénmaal voor, dat een ♂ reeds een nieuw nest ging bouwen toen zijn ♀ nog aan het leggen was en in 1938 begon ♂ 42 zelfs aan een nieuw nest een dag vóórdat zijn pas gewonnen ♀ haar eerste ei legde. Zij was toen nog met de pluisbouw bezig. De verdediging van dit broednest hield het ♂ vol tot den dag waarop het ♀ er het tweede ei in legde. Daarna trok hij zich niets meer van dit nest aan, maar zong veel bij zijn nieuwe nest.

De ♂♂ beginnen ook aan een nieuw nest, als zij er nog eenige in reserve hebben. Dikwijls brengen zij ook bij tusschenpoozen nog plukjes mos in reeds voltooide reserve-nesten of trekken een vervallen of half vernield nest weer op. Dagelijks zingen zij bij die nesten, kruipen er veel in, soms voor 2 of 3 minuten, om daarna hun zang weer te herhalen. Zij gedragen zich dus geheel alsof zij nog ongepaard waren en lokken blijkbaar een

nieuw ♀. Dit gedrag vertoonen zij zoowel bij nesten, die later broednest worden als bij andere, die spoedig daarop slaapgelegenheid zijn voor de jongen of die nooit voor één van beide doeleinden worden gebruikt. Het duurt voort totdat het ♂ inderdaad gelukt om een nieuw ♀ te lokken of tot hij de jongen van zijn reeds aanwezige broedsel gaat voeren.

De groote belangstelling voor de mannetjesnesten en de geringere zorg voor het broednest uit zich ook hierin, dat vele ♂♂ in deze periode zich nooit bij het broednest vertoonen, terwijl zij de mannetjesnesten bijzonder fel verdedigen. In 1937 vertoonden 3 ♂♂ dit gedrag zeer duidelijk. Telkens als wij het nest naderden, kwam het ♂ agressief op ons toe. Hij kwam zelfs van verre aanvliegen als wij bijv. door fluiten onze aanwezigheid verraadden. Voor 1938 vermeldde wij van ♂ 42 reeds een dergelijke verhouding tot zijn nesten twee alinea's voor deze. Nog interessanter was het gedrag van dit ♂ met betrekking tot eenige van zijn nesten in 1937. Hij bouwde op 16 Juni nest No. 281 en op 18 Juni een tweede, No. 300. Op 19 Juni zat nest 281 onverwachts vol pluiz en op de 21e werd er het eerste ei in gelegd. Op 20 Juni en volgende dagen zong het ♂ nog veel bij nest 281, maar kwam toch in voortdurende afwisseling daarmede veel bij het op 25 m afstand gelegen nest 300. Ook hier zong hij veel en bovendien kroop hij voortdurend naar binnen en bleef er soms 3 minuten in. In nest 281 kroop hij nooit meer naar binnen. Het duidelijkst bleek het verschil van zijn verhouding tot beide nesten pas als wij deze naderden. Als hij boven nest 281 zat te zingen en wij gingen er heen, dan vloog hij direct naar nest 300. Naderden wij nest 300 dan vloog hij angstig alarmeerend om ons heen. Begaven wij ons terug naar nest 281 dan volgde hij niet. Dit gedrag hield hij vol van 19 tot 29 Juni. Toen ging hij meer zijn aandacht wijden aan zijn, op dien dag uitgevlogen jongen van een ander nest. Hij bleef nest 300 echter nog wel bezoeken.

Dit ♂ 42 had nog meer mannetjesnesten, maar vertoonde een uitgesproken voorkeur voor zijn laatst gebouwde nest. Er zijn ook ♂♂, die zoo'n voorkeur niet hebben. Als deze bij een nest gestoord worden, verdedigen zij het niet, maar vliegen direct naar een ander nest om daar te gaan zingen. Als men ze daar nadert, gaan zij weer terug naar het eerste nest of vliegen naar een derde. Zulke ♂♂ zijn zeer moeilijk te benaderen.

De verzorging der jongen in het nest.

Wij zagen reeds, dat de jongen in de eerste dagen na de geboorte uitsluitend door het ♀ werden gevoerd. Van een ♂ namen wij althans nooit voeding van zeer kleine jongen waar en wij twifelen of het ooit voorkomt. Daar het ♂ het nest tijdens den broedtijd nooit bezoekt, kan hij moeilijk precies weten, wanneer de jongen geboren worden. Later ontwikkelt zich zijn voederdrang misschien, doordat hij buiten het nest het piepen der grootere jongen kan hooren. In ieder geval gaan dan sommige ♂♂ over tot voeren.

Met betrekking tot de jongen in het nest kunnen de ♂♂ zich op drie wijzen gedragen:

1. De meeste ♂♂ trekken zich van de jongen in het nest niets aan, hun

afwezigheid gaat na het broeden gewoon door. De redenen daarvan blijven dezelfde als in den broedtijd.

2. Er zijn $\sigma\sigma$, die, zoodra de jongen eenige dagen oud zijn, druk medehelpen met voeren. Zeer opvallend aan deze vogels is, dat zij niet luidruchtig zijn, wat voor een winterkoning σ iets zeer bijzonders is. Het voedende φ interesseert hem weinig, want wij zien bij toevallig samen treffen bij het nest slechts zelden balts of stooten naar het φ en hooren ook geen „afgebroken” zang. (Intusschen komt dit toch wel eens voor; wij zagen het eenmaal reeds van een voedend σ , die jongen van pas 7 dagen had). De klankuiting ten opzichte van de uitgevlogen jongen, het tikken, blijft, zoolang de jongen in het nest zitten, ook achterwege, tenminste van de $\sigma\sigma$, die werkelijk voederen.

3. Sommige $\sigma\sigma$ zitten een groot gedeelte van den dag in de buurt van het nest en voeren niet, doch tikken veel. Andere $\sigma\sigma$ gaan tikken wanneer er een storing in de buurt van het nest optreedt. Een duidelijk voorbeeld hiervan is het gedrag van σ 4 van nest No. 14 (1937). Bij een observatie op 25 Mei gingen wij vlakbij het nest staan, teneinde het φ de alarmroep af te dwingen en daardoor het σ , dat verderop zat te zingen, nader bij te lokken. Dit lukte en de resteerende 8 minuten van onze aanwezigheid bleef het σ op een afstand van $\pm$ 8 meter zitten tikken. Op 28 Mei konden wij driemaal het σ , vanaf een afstand van 30—35 meter, door de alarmroep van het φ naar het nest lokken, hij kwam nu op 1—2 meter afstand zitten en tikte voortdurend. Hij zong geen enkele keer en liet slechts éénmaal den alarmroep hooren. Uit zijn angstig gedrag bleek duidelijk, dat hij zich wel om de jongen bekommerde, hoewel hij nooit voerde. Tijdens het broeden kwam hij nooit bij het nest zitten tikken; hij was toen voortdurend in de weer bij zijn mannetjesnesten.

In verband met de tegenstelling tusschen de neiging der $\sigma\sigma$ tot polygamie en hun zorg voor de jongen, hebben wij aan dit punt in 1937 bijzondere aandacht besteed. De daarover verzamelde gegevens zijn samengevat in Tabel III. Bij 14 nesten werden de jongen alleen door het φ gevoerd. Daarbij waren 3 nesten waarbij het σ wel meer of minder aanwezig was en bij het nest zat te tikken. Dit wordt in de tabel aangeduid door „(+ σ)”. Bij 5 nesten werden de jongen in het nest regelmatig voor σ en φ gevoerd. Van verscheidene $\sigma\sigma$ konden wij constateeren, dat de belangstelling voor de jongen van het tweede broedsel grooter was dan voor de jongen van het eerste broedsel (Zie Biographie van σ 42). Dit houdt waarschijnlijk verband met de verminderde sexuele drang der $\sigma\sigma$ op het einde van het broedseizoen, waardoor deze gemakkelijker door de voederdrang wordt verdrongen. Het al of niet voeren der jongen in het nest is dus geen quaestie van geographische verschillen, zooals Butterfield (1919) meent. Zelfs is hier geen sprake van een individuele eigenschap. Het gedrag ten opzichte van de jongen is mede afhankelijk van de andere belangen, die het σ op een zeker moment heeft.

Het begeleiden der uitgevlogen jongen.

Zoodra de jongen zijn uitgevlogen, toonen alle $\sigma\sigma$ (d.w.z. de vaders der

jongen) belangstelling voor hen en de meeste ♂♂ begeleiden ze voortdurend. Vele voederen echter weinig, bijv. éénmaal in 20 minuten of zelfs éénmaal per uur of in het geheel niet. Soms zitten zij wel een kwartier of langer met voedsel in den snavel, voordat zij dit aan een jong afgeven. Het is alsof hun voederdrang onvoldoende is om tot daadwerkelijk voederen te komen.

Zeer merkwaardig is het tikken der ♂♂ bij de uitgevlogen jongen. De ♂♂, die de jongen in het nest voeren, tikken weinig, maar bij de uitgevlogen jongen doen alle ♂♂ het veel. Er was slechts één ♂, die het zelden deed. Vele doen het den geheelen dag aan een stuk door. Een sterk ontwikkelt voederinstinct tempert het tikken gewoonlijk eenigermate, maar dit gaat niet voor alle ♂♂ op.

Wat is de beteekenis van het tikken bij de jongen? Ongetwijfeld is het geen lokroep of signaal om het groepje bijeen te houden, want dikwijls zit het ♂ op grooten afstand van de jongen te tikken en zonder zich schijnbaar om hen te bekommeren. De jongen reageeren er niet op en zitten soms uren lang stil bijeen op een takje. Ook moeten wij niet denken aan een waarschuwing tegen gevaar, want hij doet het den heelen dag en zonder dat er iets dreigt. Komt er werkelijk gevaar, dan gebruikt het ♂ de alarmroep evenals het ♀. Overdag maakt het tikken den indruk van een uiting van nervositeit, een manifestatie van zijn zorg voor de jongen. Er zijn ♂♂, die de jongen onder voortdurend tikken — dus zonder de gebruikelijke zang — naar het slaapnest lokken. Een zekere samenbindende beteekenis heeft het tikken voor de familie dus wel, maar de jongen reageeren er alleen 's avonds op als zij meer tot volgen gedisponeerd zijn, daar zij dan naar een goede slaapgelegenheid verlangen. Evenals bij de balts wel het geval is, vervangt dan het tikken de zang en is waarschijnlijk uitdrukking van een drang van het ♂ om de jongen te lokken.

De begeleiding der uitgevlogen jongen neemt de ♂♂ gedurende de eerste dagen geheel in beslag. Zoodra de jongen uitvliegen, staken de meeste ♂♂ onmiddellijk hun acties bij de mannetjesnesten en doen dus geen pogingen meer om een nieuw ♀ te lokken. Slechts wanneer zich een ♀ met broedneigingen in zijn territorium vertoont, laat hij zijn kroost in de steek. Zeer typisch was in dit opzicht het gedrag van ♂ 42, waarvan op 5 Juni 1937 twee broedsels uitvlogen. Om de beurten voederde hij de jongen van beide groepen en begeleidde ze tikkend. Op 9 Juni begon het ♂ plotseling te zingen bij één van zijn mannetjesnesten, het was de karakteristieke zachte, afgebroken zang, die de aanwezigheid van een ♀ verraadt. Reeds denzelfden dag begon dit ♀ in dat nest pluis te brengen. Wij vingen het ook dien dag nog. Het bleek een ongeringd ♀ te zijn, dat stellig van buiten den tuin was gekomen.

Ook voor het eigen ♀ (dat de jongen voert) vertoont het ♂ zoo nu en dan sexueele belangstelling. Hij vliegt haar zingend achterna en stoot naar haar. Als zij niet met de adequate bewegingen antwoordt, geeft hij zijn pogingen spoedig op om zich weer aan zijn jongen te wijden. Als zij er echter wel op ingaat, ontwikkelt zich spoedig een nieuwe voortplantingscyclus.

Het slaapnest der jongen.

De ongebruikte mannetjesnesten en in uitzonderingsgevallen ook het oude broednest, worden door de jongen gebruikt als slaapgelegenheid. Over het betrekken van het slaapnest deden wij een groot aantal waarnemingen. Wij behandelen deze wat uitvoerig omdat er bijzonder duidelijk uit blijkt, dat hier verschillende instincten van ♂, ♀ en jongen werkzaam zijn, nl. van de jongen een instinct tot het opzoeken van beschutte plaatsen, dat zich met het ouder worden der jongen ontwikkelt en van het ♂ — en in mindere mate van het ♀ — om ze 's avonds naar zulke plaatsen te lokken. Deze instincten zijn niet bij alle individuen in gelijke mate ontwikkeld, hetgeen een groote verscheidenheid in het gedrag der verschillende families tot gevolg heeft. Duidelijk blijkt hier hoe voorzichtig men juist bij ethologisch werk moet zijn met generaliseeren naar aanleiding van enkele waarnemingen. Het instinct der jongen om beschutte plaatsen op te zoeken blijkt het duidelijkst wanneer het troepje overdag een of andere holte passeert. Herhaaldelijk zagen wij dan, zonder dat daartoe door de ouden aanleiding werd gegeven, een jong in zulk een holte kruipen. Ook troffen wij eenige keeren een heel gezelschap jongen overdag in een mannetjesnest aan, eenmaal zes bij elkaar in een boomholte en een andermaal een troepje in een oud groenvinkennest. Daar wij nooit gemerkt hebben, dat een der ouden overdag de jongen naar een holte trachtte te lokken, nemen wij aan, dat deze daar uit eigen beweging in gekropen waren. De jongen in het groenvinkennest zaten daar reeds 2½ uur voor het vallen van de duisternis, werden er door de ouden gevoed en brachten er den nacht door. Ook zagen wij eenige keeren, dat een groepje jongen, die niet door de ouden naar een slaapnest werden gelokt, zelf zulk een nest opzochten.

Wij merkten reeds op, dat het instinct der jongen om een slaapnest op te zoeken of het lokkende ♂ te volgen, bij het uitvliegen niet altijd volledig gerijpt is. De eerste avonden slapen vele jongen buiten. Er zijn er echter ook, zooals bovengenoemde jongen van nest No. 218, die zich reeds den eersten avond naar een slaapnest laten lokken en dit den tweeden avond zelfstandig opzoeken.

De meeste ♂♂ — uitzonderingen komen weinig voor — trachten hun jongen 's avonds naar een van hun mannetjesnesten te lokken. Het verloopt ongeveer als volgt: Tegen schemering vliegt het ♂ plotseling zingend naar een naburig nest. Nu kan het zijn, dat de jongen direct volgen. Het ♂ wipt dan in het nest, zingt daarbinnen en spoedig kruipen de jongen hem na. Gewoonlijk duurt het wel 7—10 minuten voordat alle jongen binnen zijn, want de meesten wippen nog 3 of 4 keer naar buiten en weer naar binnen. De manier van doen van het ♂ is niet steeds hetzelfde. Toen ♂ 42 zijn jongen van nest No. 49 naar een slaapnest bracht, kroop hij slechts enkele keeren in het nest, maar was des te bedrijviger er omheen. Als een razende sprong hij steeds maar zingend van tak op tak. Toen alle jongen rustig in het nest zaten, bleef hij nog eenige minuten zitten tikken. Met nieuwen moed begon hij toen aan dezelfde taak voor zijn gelijktijdig uitgevlogen jongen van nest No. 8, waarbij het instinct om te volgen echter nog niet voldoende ontwikkeld was, zij bleven buiten slapen.

Zeer volledig waren onze waarnemingen over de begeleiding naar het slaapnest der jongen van ♂ 17 op 19 Juli 1937 en volgende dagen:

18.00 u. Het troepje trekt door het terrein.

19.00 u. De jongen zitten allen bij elkaar op een donker plekje in de voet van een struik. Waarschijnlijk hebben zij dit plekje op eigen initiatief bezet. De ouden voeden regelmatig door. De jongen zouden hier waarschijnlijk de nacht hebben doorgebracht als wij ze niet om 19.20 u. hadden verjaagd om het gedrag van het ♂ bij het slapengaan te observeren. Na 10 minuten reeds vliegt het ♂ zingend naar nest No. 59, één jong volgt hem daarheen, het ♂ kruipt in het nest, zingt erin, komt er uit, zingt en gaat er weer in. Als de jongen niet volgen, vliegt het ♂ terug, het ééne jong vliegt mee terug, ♂ tikt en zingt, gaat weer naar het nest, erin enz. Dit herhaalt zich nog twee maal. Nu volgen de jongen, ♂ weer in het nest, eruit, erin enz. De jongen gaan nu in het nest, direct er weer uit en er weer in. Eenige keeren is het zingende ♂ samen met de jongen in het nest. Even later hangt hij voor de opening te zingen. Dan hoort hij nog een jong piepen, dat op een vijftal meters is achter gebleven, hij vliegt er heen en tracht ook dit nog te lokken. De duisternis belet ons waar te nemen of dit lukt. Het binnenkruipen der jongen duurde 7 minuten.

21 Juli: Nu lokt het ♂ de jongen naar nest No. 85. Het verloopt als eergisteren, slechts vliegen nu de jongen het ♂ de eerste keer reeds na en het binnenkruipen duurt slechts 2 minuten. Daarna worden de jongen nog gevoerd door ♂ en ♀.

24 Juli: Eerst probeert het ♂ de jongen te lokken naar nest No. 85, hij kruipt er eenmaal in, maar de jongen volgen niet. Nadat hij weer korten tijd bij de jongen heeft zitten tikken, tracht hij ze naar nest No. 59 te lokken, waarheen de jongen hem wel volgen. Hij kruipt 6 keer in het nest met zang enz., maar de jongen kruipen inmiddels in een naburig leegstaand nest van een zwartkopgrasmusch, waar zij den nacht doorbrengen.

25 Juli: Nu lokt het ♂ zijn jongen naar nest No. 78. Het duurt lang voordat alle jongen binnen zijn. Zeer opmerkelijk is, dat het ♂ deze avond niet zingt, maar zeer veel tikt. Gisteravond wisselden zang en tikken af en voor dien zong hij alleen.

Het ♀ is bij het lokken der jongen naar het slaapnest in de meeste gevallen volkomen passief. Soms gaat zij onderwijl gewoon door met voeren, maar dikwijls heeft zij het troepje reeds verlaten om pas den volgende morgen terug te keeren. Slechts eenmaal hebben wij waargenomen, dat de jongen door het ♀ in het slaapnest werden gelokt. Deze waarneming vermelden wij ook uitvoerig omdat er duidelijk uit blijkt, dat het ♀ deze eigenschap wel heeft, hoewel zij haar slechts zelden demonstreert.

4 Juni 1939: ♂ 42 lokt zijn jongen door zang (o.a. samengestelde strophe, waarvan de triller 7 keer wordt herhaald) naar nest No. 26. Eenmaal kruipt hij in het nest en zingt daar afgebroken zang. Dan komt hij er weer uit en lokt de jongen door zang en tikken. Het eigenlijke binnenbrengen gebeurt deze keer door het ♀. Reeds als de jongen nog niet dichtbij zijn, kruipt zij in het nest en kijkt telkens naar buiten. Het lijkt dat zij werkt op het verlangen der jongen om gevoerd te worden. Een jong komt in de

nabijheid van het nest om voer, het opent den snavel en trilt met de vleugels. Het ♀ gaat nu naar buiten en weer naar binnen alsof zij het binnengaan wil voordoen. Het jong volgt en het ♀ gaat er uit. Na eenige minuten steekt het jong zijn kop uit het nest als om te kijken waar de rest blijft. Dan komt het jong er uit en gaat boven op het nest zitten en daarna uit eigen beweging er weer in. Nu komen ♂ en ♀ met de andere jongen. Weer gaat het ♀ voor elk jong naar binnen en steekt de kop naar buiten. Daarbij beweegt zij den snavel. Waarschijnlijk piept zij om de jongen te lokken, maar door het zingen van het ♂ en het piepen der jongen is dit niet te hooren. Voor elk der jongen doet het ♀ het binnenkruipen voor. Als alle jongen binnen zijn, worden zij nog druk gevoerd door het ♀ en eenmaal door het ♂.

Niethammer (1937) beweert dat de mannetjesnesten „der gesamte Familie samt Jungen” tot slaapgelegenheid dienen. Dit hebben wij nooit gezien. Altijd verwijderde het ♂ zich, nadat hij de jongen naar het nest had gebracht. In vele gevallen was het ♀ al eerder weg.

Wel is de mededeeling van Niethammer juist, dat het ♂ soms in een van zijn mannetjesnesten overnacht. Ook troffen wij er in het voorjaar twee maal een slapend ♀ in. Een dezer ♀♀ had groote jongen in een naburig nest; het andere had geen jongen, maar begon een paar dagen later met pluusbouw in een naburig nest.

Tenslotte enkele woorden over de vraag of er verschil is tusschen mannetjesnesten, die later resp. als broednest of slaapnest worden gebruikt. Dit is stellig niet het geval. Er zijn verscheidene gevallen, waarin niet het eerste, maar het tweede of derde nest tot broednest werd. Andere keeren werd na verstoring van het broednest het overblijvende „slaapnest” gepromoveerd tot broednest. Sommige nesten werden slaappleaats voor de jongen, terwijl nog een paar dagen tevoren een ♂ zijn uiterste best had gedaan er een ♀ heen te lokken.

V. TERRITORIUM.

„To choose a sphere of operations so convenient and compact, that it can usefully be visited at any spare hour, and that every inch of its surface can be intimately known is the essential condition for such work”.

E. M. Nicholson.

De verdediging van het territorium door baltshandelingen.

Ieder ♂ tracht in herfst of voorjaar een territorium te bezetten. Tinbergen (1936) definieert een territorium als: „een terrein, dat door een vechtende vogel wordt verdedigd kort voor en gedurende het sluiten van een huwelijk”. Met betrekking tot den winterkoning kan in deze definitie het woord „kort” beter vervallen, want de winterkoning verdedigt zijn territorium bijna het geheele jaar. Terwijl de verdediging van het territorium bij de meeste zangvogels na het begin van het broeden sterk ver-

mindert, gaat de winterkoning ♂ daarmee fel door. Slechts in Augustus, als de vogels ruïen, en bij streng weer in den winter, verdedigt hij zijn territorium weinig of niet.

Bij een territoriumstrijd is steeds de reeds gevestigde bezitter de sterkste partij. De strijd is dus het heftigst op de grenzen der territoria, waar beide ♂♂ gevestigde belangen te verdedigen hebben. Dan naderen zij elkaar dikwijls dicht en imponeeren elkaar met zang en spreiden van vleugels en staart. Als zij verder van elkaar af zijn, blijft dit laatste achterwege en dan krijgt men de bekende beurtzang der ♂♂, die ieder in hun eigen territorium zijn. Een zeer typisch geval van beurtzang namen wij o.a. waar op 13 Mei 1938 tusschen 13.30 u. en 14.00 u. Hieraan namen 6 ♂♂ deel. Alle ♂♂ hadden zich opgesteld bij het punt van hun territorium, dat het dichtst bij het midden van den tuin was gelegen. Waarschijnlijk bevond zich daar het object van den strijd, een ongepaard ♀. 's Morgens om 10 u. was er ook reeds volle activiteit, maar toen bezochten wij alleen de ruïne en zagen daar nl. ♂ 56 achter een ♀ aanjagen. Op kaart II staat de plaats, waar in het middaguur elk ♂ zong, aangegeven door het teekenen „X”.

Dergelijke gevallen van beurtzang komen naar onze ervaring heel veel voor en wij halen dit voorbeeld slechts aan, omdat het ons in dit geval gelukte bijna alle deelnemers met zekerheid aan hun ringen te identificeren, nl. 5 van de 6. Wij weten dus zeker, dat het de eigenaren der respectieve territoria waren. Dit is belangrijk, want die ♂♂ waren op dat moment in de volgende omstandigheden:

♂ 56 had een nest met eieren en een nest met jongen.

♂ 17 had een nest met eieren.

♂ 42 had een pas verstoord nest.

♂ 91 had een nest waarin het ♀ aan het leggen was.

♂ 23 had geen broedsel.

♂ ongeringd, omstandigheden onbekend:

De ♂♂ van vele zangvogels zingen gaarne tegen naburige soortgenooten, maar meestal hoort men deze beurtzang slechts in het begin van den paartijd. Bij den winterkoning echter hoort men het gedurende het geheele broedseizoen. Uit bovenstaande waarneming blijkt, dat zij het ook doen als zij al een broedsel hebben. Het is duidelijk, dat ook dit weer verband houdt met de polygame neigingen van dezen vogel.

De gevechten tusschen de ♂♂ om de territoria worden als regel slechts gevoerd door intimidatie door middel van zang (bij lagere intensiteit door tikken) en andere vormen van balts (spreiden van vleugels en staart). Echte gevechten namen wij nooit waar. Het schijnt tusschen 2 ♂♂ echter wel eens zoover te komen (Schlbach, 1901). Tinbergen doet terecht in zijn definitie van het territorium de sexuele gebondenheid van de territoriumstrijd der ♂♂ uitkomen. Ook de zang en de balts van de winterkoninkjes in den herfst achten wij nl. een uiting van sexuele emotie. De ♂♂ vertoonen dan meer sexueel gedreven gedrag. Zij bezoeken bijv. dan ook regelmatig de oude nesten. Wij hebben dit weliswaar nooit waargenomen, maar dunne twijgjes, die wij voor de openingen der nesten



Fig. 1. Brug over het beekje, waaronder het winterkoninkje, *Troglodytes tr. troglodytes* (L.), ♂ 42, elk jaar nestelde.



Fig. 2. Nest van een winterkoninkje, *Troglodytes tr. troglodytes* (L.), in een oud conservenblikje.



Foto Copyright Jb. van de Peppel

Fig. 1. Baltsende winterkoningen, *Troglodytes tr. troglodytes* (L.), bij het nest.



Foto Copyright Jb. van de Peppel

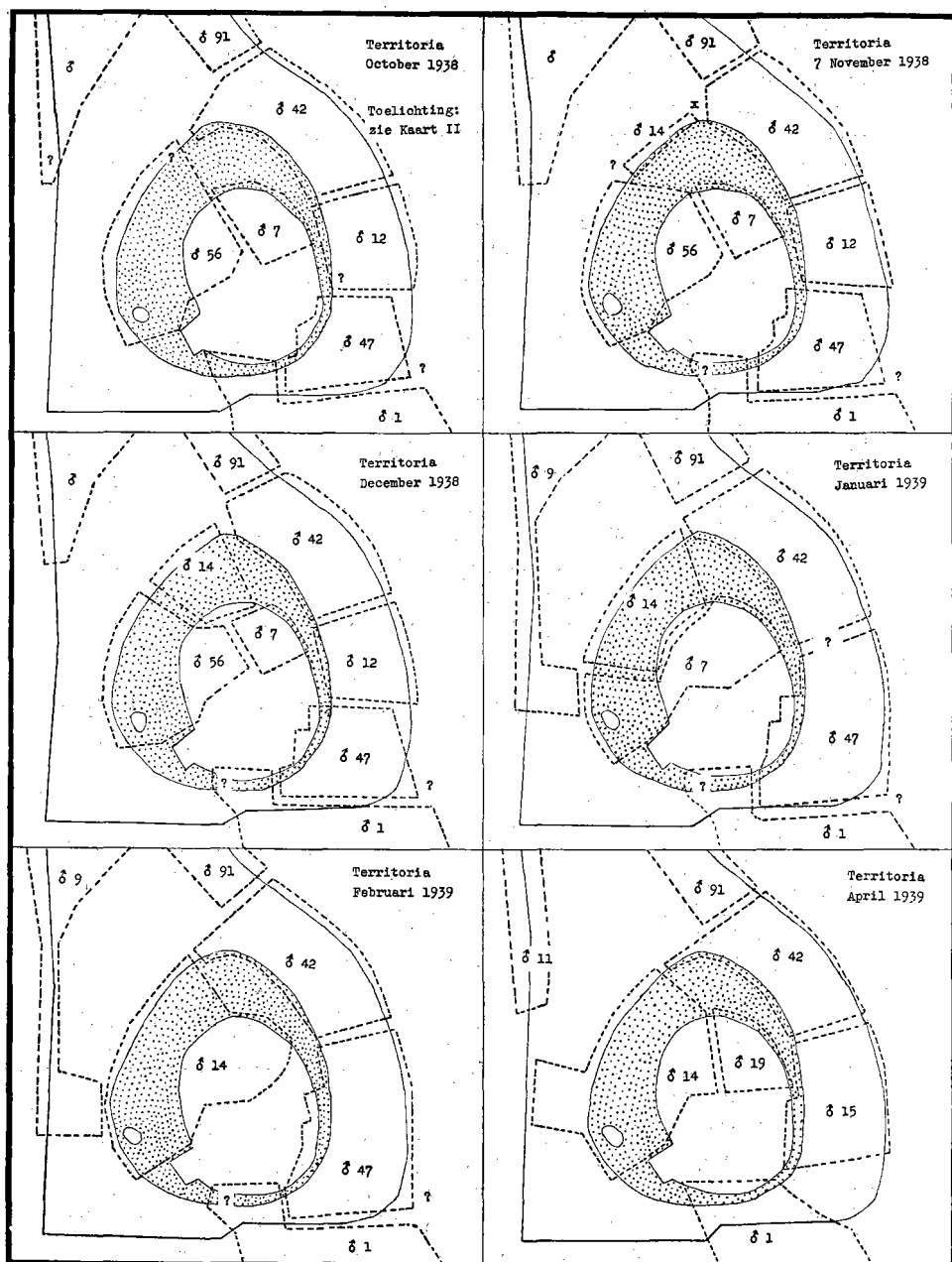
Fig. 2. Winterkoning, *Troglodytes tr. troglodytes* (L.), met voedsel in den snavel.

bevestigden, bleken steeds na eenige dagen te zijn verdwenen. Zelfs de drang tot het bouwen van nesten is dan nog niet geheel gedoofd. Driemaal troffen wij in den herfst een winterkoningnest aan, dat er in den zomer beslist nog niet was. (Merkwaardig was, dat deze nesten bijna uitsluitend van mos waren gemaakt. Dit komt bij voorjaarsnesten ook wel voor, maar het is uitzondering, in de meeste nesten is dan veel blad verwerkt. Burkitt vermeldt, dat de oude nesten in den herfst niet zelden met mos worden opgevuld. Dit lijkt een overeenkomstig verschijnsel. Wij namen dat nooit waar, maar hebben er ook geen aandacht aan besteed). De winterkoning kwam bij ons in herfst en winter nooit tot broeden. Toch schijnt dat zeer zelden voor te komen. Forrest (1924) nam een winterkoning waar, die op 3 December jongen voerde, terwijl hij bij een ander nest op 30 December nestbouw constateerde. In Januari vond hij 5 eieren in dit laatste nest. Ook in ons land schijnen winterbroedsels van winterkoningen wel eens voor te komen (van Dijk, 1904).

Men kan niet altijd een duidelijk onderscheid maken tusschen baltschadelingen, die verdediging van het territorium tegen een ander ♂ tot doel hebben en balts voor het ♀. De handelingen van het ♂ zijn grotendeels dezelfde, maar wij hebben al gezien, dat de grootere emotie bij aanwezigheid van een ♀ hem dikwijls afgebroken zang ontlokt, wat een zuivere territoriumstrijd tusschen twee ♂♂ slechts zelden doet. De meest intensieve balts tusschen twee naburige ♂♂ zagen wij dan ook wanneer een ♀ aanwezig was.

De volgende notities geven een duidelijk beeld van den territoriumstrijd: 15 Maart 1938: Twee ♂♂ kibbelen op de ruïne. ♂ 5, wiens gebied dit is, zingt zeer heftig; de ander, een ongeringde indringer, tikt slechts. 20 Maart 1938: bij de Plantage zingen ♂ 17, die op den rand van zijn gebied zit en een ongeringde ♂ tegen elkaar. De laatste springt zoo nu en dan met geheel uitgespreide vleugels en staart op en pikt bij tusschenpoozen heftig in een takje. Tusschen de twee ♂♂ zit een ♀, dat stil blijft, maar de vleugels uitspreidt en den staart voor- en achterwaarts beweegt. Het ongeringde ♂ komt naar haar toe, maar dan nadert ook ♂ 17 en de ongeringde gaat weer op zijn takje zitten zingen. Plotseling nadert nu ♂ 42, wiens gebied het hier is, heftig zingend door de struiken. De ongeringde ♂ blijft nog even zingen, maar geeft het gauw op en zoekt met opgericht staartje dekking achter een denneboompje, waar hij nog even blijft en zich schuil houdt. Dan verdwijnt hij. ♂ 42 blijft doorzingen, zijn zang is opvallend scherper en krachtiger dan van den indringer. ♂ 17 is intusschen verdwenen.

Het opgerichte staartje is een bekende houding van het winterkoninkje. Men ziet hem vaak in die houding en de meeste afbeeldingen geven hem ook zoo weer. Het vogeltje maakt op ons in die houding den meest strijvaardigen indruk. Die indruk is echter geheel onjuist. Bij territoriumstrijd is het de indringer, dus degeen, die zich het minst zeker voelt, die deze houding het meest typisch aanneemt. Bij den indringer staat het staartje dikwijls zelfs met een scherp hoek op de lichaamsas, terwijl die hoek bij den eigenaar van het terrein meestal meer dan 90 ° is. Als een winterkoning



Kaart I.

zich volkomen op zijn gemak gevoelt, staat zijn staartje bijna horizontaal. Die houding neemt hij bijv. aan als hij bij zijn, in de dekking gelegen, nest zit te zingen. Zoodra hij echter op een vrij punt, bijv. de top van een sparretje gaat zitten zingen, waar hij zich minder veilig voelt, gaat het staartje omhoog. Het feit dat wij het vogeltje vaak in deze houding zien, wijst er ook stellig op, dat hij zich dan niet op zijn gemak voelt door onze aanwezigheid. Heinroth (1924/28), die als geen ander oog heeft voor houdingen en bewegingen, die een bepaalde gemoedsgesteldheid bij vogels uitdrukken, heeft er reeds op gewezen hoe verkeerd het is bij den winterkoning te spreken van „das keck empor gereckte Schwänzchen” en noemt een winterkoning in deze houding „das verkörperte böse Gewissen”.

De vestiging van het territorium.

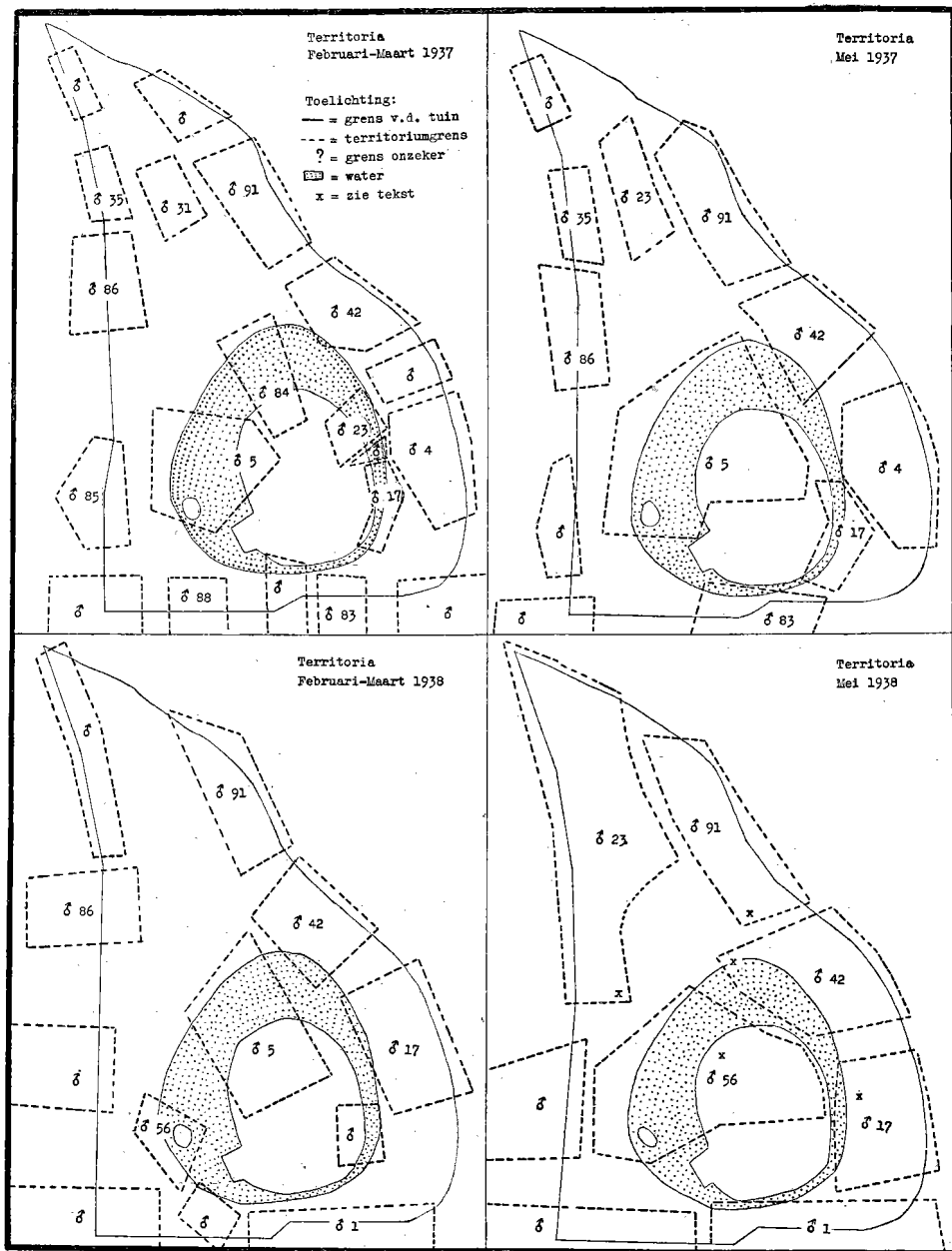
Bij de jonge winterkoningen komen de zang en andere geluiden reeds in Augustus tot ontwikkeling. In den loop van den herfst trachtten zij zich dikwijls al een territorium te veroveren. Ook in het voorjaar hebben nog gebiedsveroveringen plaats. De oude ♂♂ zijn in den herfst eveneens in hun territorium te vinden en verdedigen dit tegen indringers. Bij zeer koud weer wordt de reactie der ♂♂ op indringers in hun territorium duidelijk slapper (zie blz. 24).

Aan het proces der verovering van een territorium door een nieuwelings hebben wij in den winter 1938—1939 veel aandacht besteed en voor één exemplaar is het volledig gelukt een beeld te krijgen hoe een territorium van groote oppervlakte tot stand komt. In September en October troffen wij de oude ♂♂ — voorzoover nog aanwezig — alle in hun oorspronkelijke territoria aan, hetgeen duidelijk blijkt uit een vergelijking van de territoriumkaarten van Mei (Kaart II) en October 1938 (Kaart I). Twee nestjongen van 1938, ♂ 7 en ♂ 47 hadden toen al een vast gebied veroverd.¹⁾

Op 6 November in den namiddag werd ♂ 42 bij het kruisje op Kaart I in heftige zangstrijd waargenomen met een nieuwe ♂. Deze nieuwelings bevond zich in een uitlooper van het gebied van ♂ 56. Hoewel hij ongeringd was, was dit ♂ herkenbaar, nl. door een afwijking in zijn zangstrophe. Later werd hij gevangen en geringd (♂ 14). Op 7 November 's morgens was ♂ 14 op dezelfde plaats in volle beurtzang met ♂ 42. Deze was buitengewoon opgewonden, vloog voortdurend heen en weer en zong met gespreide vleugels.

♂ 14 bleef ongeveer een week in het smalle strookje struikgewas tusschen weide en vijver, dat hij op ♂ 56 en ♂ 42 veroverd had. Op 16 November hoorden wij hem voor het eerst zingen aan den overkant van den vijver aan den rand van het gebied van ♂ 7, in December breidde hij zijn gebied

¹⁾ Ons ringonderzoek toonde aan, dat sommige winterkoningen gedurende hun geheele leven de geboorteplaats niet verlaten. In 1936, 1937 en 1938 werden resp. 65, 81 en 49 nestjongen geringd, waarvan 2, 5 en 3 stuks gedurende den winter of in het volgend voorjaar in den tuin werden teruggevonden.



Kaart II.

iets verder uit ten koste van ♂ 56; wij zagen zwakke gebiedsstrijd op 11 December. Op 15 December werd ♂ 56 voor het laatst waargenomen, hij verdween en in Januari 1939 bleek zijn gebied te zijn verdeeld tusschen ♂ 14 en ♂ 7. De laatste had het grootste stuk veroverd, op 1 Februari werd hij zelfs waargenomen op het eilandje. Na dezen datum verdween hij echter spoorloos. Op 11 Februari bleek ♂ 14 het geheele gebied van ♂ 7 geoccupeerd te hebben, hij zong en tikte er druk. Ook op 22 Februari bleek nogmaals duidelijk, dat hij het geheele vroegere gebied van ♂ 56 en ♂ 7 beheerschte. De oorzaak van het verdwijnen van ♂ 56 en ♂ 7 moeten wij waarschijnlijk niet zoeken in verdrijving door ♂ 14; ♂ 56 woonde er reeds in 1937! Misschien is de kerkuil, die de ruinetoren bewoont, de schuldige. Op 25 Maart bevond zich in het gedeelte van ♂ 14, dat vroeger aan ♂ 7 behoorde, een nieuwe ♂ (♂ 19), die voortdurend tikte. Op 27 Maart vonden wij ♂ 14 en ♂ 19 in heftigen zangstrijd bij den ruinetoren, ♂ 19 nam het volledig tegen ♂ 14 op en het zag er naar uit, dat deze een deel van zijn territorium aan hem zou moeten afstaan. Inderdaad is het ♂ 19 gelukt zich te handhaven. ♂ 14 heeft zijn gebied echter nog uitgebreid met een deel van het territorium van ♂ 9, die verdween (en in een ander deel van zijn territorium werd vervangen door ♂ 11). Intusschen lukte het ♂ 42, het strookje langs den vijver, dat hij in November aan ♂ 14 moest afstaan, weer terug te winnen.

Als een ♂ in Mei of Juni uit zijn territorium verdwijnt en dit dus vrij komt, wordt het gewoonlijk ook onmiddellijk door de burens bezet. Deze usurperen dan ook de nesten, die reeds door het eerste ♂ zijn gebouwd. Zoo bouwde ♂ 4 in 1937 vóór half Mei drie nesten. De jongen van zijn eerste broedsel, dat hij had met ♀ 29, vlogen uit op 31 Mei en op 3 Juni zagen wij nog, dat ze door hem gevoed werden. Daarna verdween hij spoorloos en zijn gebied werd in beslag genomen door zijn buurman ♂ 17. Deze begon in een ander der bovengenoemde nesten met ♀ 29 (dus de vroegere echtgenoot van ♂ 4) een broedsel, waarvan het eerste ei verscheen op 15 Juni. Toen de jongen van dit broedsel uitgevlogen waren, namen wij den eersten avond waar, dat zij door ♂ 17 gelokt werden naar het derde nest van ♂ 4. De ligging van dit nest kende hij dus ook nauwkeurig. Later kwam de troep terecht in het oorspronkelijke territorium van ♂ 17 en toen lokte hij zijn jongen naar een van zijn eigen nesten.

Na den betrekkelijk kalmen winter neemt de territoriumstrijd in Maart sterk toe en de lucht is dan vervuld van den beurtzang der winterkoningen. Zeer opvallend is elk jaar in Maart en April, dat niet alleen nog nieuwe vestigingen plaats hebben, maar een deel van de nieuwelingen verdwijnt dan ook weer. Wij vermoeden, dat deze verdreven worden door sterkere burens. Van de 20 ♂♂, die den tuin in het begin van Maart 1937 bewoonden, waren er begin Mei nog slechts 12 over. In 1938 verminderde het aantal in deze periode van 11 tot 8 en in 1939 van 12 tot 8. (Zie omtrent dit verdwijnen ook p. 39).

Een duidelijk beeld van de verdeeling van het terrein in territoria geven de vier kaarten van Kaart II. De grenzen zijn daarop globaal aangegeven, naar de plaatsen, waar de ♂♂ zingend werden aangetroffen. Wij zien

o.a., dat ♂ 5 in 1937 aan zich trok de territoria van ♂ 84 en ♂ 23. Tusschen twee territoria bevindt zich als regel een strook niemandsland; andere territoria vinden hun natuurlijke grens tegen een weide of een breed water.

De grootte van het territorium.

Na April verdwijnen weinig ♂♂ meer uit het terrein, zoodat per 1 Mei de grenzen der meeste territoria definitief zijn bepaald.

Wanneer de grenzen van het territorium niet door andere ♂♂ worden bedreigd, kan men het ♂ dikwijls in een klein gedeelte van zijn territorium vinden, van een oppervlak van bijv. 20×20 meter. In Maart kan men daar zijn eerste nest verwachten. Naarmate hij meer nesten bouwt, houdt hij zich meer op in de gedeelten, waar die nesten zich bevinden of spoedig zullen verschijnen. (Zie Biographie van ♂ 42).

Het kleinste definitieve territorium in onzen tuin had afmetingen van 70×40 meter, het grootste was ongeveer 240 meter lang en op de breedste plaats 70 meter breed. Deze territoria hadden een oppervlakte van resp. ongeveer 0.3 ha en 1.2 ha.

De territoria van jaar tot jaar.

Onze winterkoninkjes zijn standvogels. In den winter breiden zij hun gebied iets uit, maar hun vroegere territorium blijft het middelpunt van hun terrein. Uit een vergelijking van de verschillende kaarten van Kaart II blijkt, dat de ♂♂ 17, 23, 42 en 91 dezelfde territoria aanhielden van 1937 en 1938. Zij hebben hun terreinen slechts wat uitgebreid, tengevolge van het geringere aantal rivalen in 1938. ♂ 42 had hetzelfde territorium ook reeds in 1936 en tenslotte vonden wij deze ♂ en ♂ 91 ook in 1939 in hun oorspronkelijk territorium.

Het ♀ en het territorium.

De verhouding van het ♀ tot het territorium is een geheel andere dan van het ♂; de ♀♀ zingen niet en nooit zagen wij twee ♀♀ met elkaar in strijd. Doordat de ♀♀ geen geluid maken en schuw zijn en zich steeds in de struiken verborgen houden, zijn zij bijzonder moeilijk waar te nemen. Daarbij komt dat wij de ♀♀ aanvankelijk niet met gekleurde ringen hadden gemerkt. Zeer veel goed vast gelegde feiten over het gedrag der ♀♀ hebben wij daardoor niet; vergeleken bij het feitenmateriaal dat wij over de ♂♂ hebben, is hun aantal zeer gering. Ondanks de moeilijkheden, die aan het waarnemen van ♀♀ zijn verbonden, zijn wij er echter van overtuigd, dat strijd tusschen ♀♀, indien die regelmatig voorkwam, ons niet zou zijn ontgaan. Mede omdat onderlinge vechtpartijen ons geheel in tegenspraak lijken met de psychische aanleg der ♀♀, zooals wij die hebben leeren kennen, nemen wij daarom aan, dat deze nooit voorkomen. Wel ter (1935) constateerde bij *Telmatodytes palustris* wel vechtpartijen tusschen de ♀♀. Het eerste ♀, dat zich in een territorium vestigde, duldde daarin geen sexegenooten. Het tweede ♀ van een polygaam ♂ betrok daarom altijd het

andere einde van diens territorium. De voedingsgebieden der ♀♀ waren klein, zoodat zij al spoedig zelden met elkaar in contact kwamen. Bij onze polygame *T. troglodytes* ♂♂ lagen de twee broednesten soms ook aan de uiteinden van het territorium, maar het gebeurde ook, dat het tweede ♀ een broednest koos op 40 meter afstand van een gebruikt nest, terwijl er nesten op 80 meter afstand beschikbaar waren.

Constant verblijf van een ♀ in een bepaald territorium buiten den broed-tijd hebben wij nooit waargenomen, maar positieve waarnemingen over verplaatsingen zijn evenmin talrijk. ♀ 7, die in November 1938 eenige keeren in gezelschap van ♂ 7 in diens territorium werd waargenomen, zagen wij in Januari 1939 in het territorium van ♂ 13. ♂ 7 was toen

nog in leven en de omstandigheden in diens territorium waren onveranderd. Bij een winteravondcontrole kregen wij het bewijs in handen, dat ♀ 15 het terrein uitstekend kende en er zelfs in het donker den weg wist te vinden.

Op 4 Januari 1938 vingden wij haar in een nest van ♂ 42 en een uur later in een nest van ♂ 17, dat op 80 m afstand van het vorige lag.

Van het eene jaar op het volgende en zelfs van eerste op tweede broedsel in hetzelfde jaar kiezen de ♀♀ dikwijls een ander ♂ en dus een ander territorium. De verplaatsingen zijn dikwijls groot, binnen onzen tuin 200—250 m. Verder vonden wij van vele ♀♀, die haar eerste broedsel in onzen tuin maakten, geen tweede broedsel. Daarentegen maakten vele bekende ♂♂ in hun territorium een tweede broedsel met een onbekend (ongeringd) ♀. Stellig zwerven dus vele ♀♀ bij het zoeken naar broedplaatsen over de grenzen van den tuin heen. In Tabel II zijn de gegevens samengevat van ♀♀, waarvan wij meer dan één broedsel vonden en waarbij wij beide

TABEL II.

Opeenvolgende broedsels van eenige geringde ♀♀.

No. ♀	No. ♂	Eerste ei v h. broedsel	Afstand der nesten
11	10 20	19 Mei 1936 3 Juli 1936	> 250 m
21	42 42 42 91	20 Mei 1936 3 Juli 1936 28 April 1937 18 Juni 1937	> 40 m > 15 m > 120 m
29	4 17	24 April 1937 15 Juni 1937	> 18 m
95	42 42	10 April 1937 1 Juni 1937	> 65 m
815	83 56 1	26 April 1937 8 April 1938 2 Juni 1938	> 80 m > 80 m
70	56 56	22 April 1938 17 Juni 1938	> 70 m
2	17 42	3 Mei 1938 1 Juni 1938	> 140 m
3	91 23	12 Mei 1938 16 Juni 1938	> 80 m
15	15 15 14	21 April 1939 11 Juni 1939 ? 1939	> 35 m > 130 m
38	15 1	1 Mei 1939 18 Juni 1939	> 80 m

partners door de ringen konden identificeren. Hieruit blijkt duidelijk de geringe huwelijksrouw en — daar de ♂♂ steeds in hun eigen territorium blijven — tevens geringe territoriumrouw der ♀♀. ♀ 21 blijft drie achtereenvolgende huwelijken trouw aan ♂ 42, maar paart dan met diens buurman, ♂ 91, hoewel ♂ 42 in die periode ook bij zijn nesten zong en later een broedsel maakte met een ander ♀. Twee andere ♀♀ maken haar tweede broedsel met hetzelfde ♂ als het eerste; de anderen wisselen allen van partner. ♀ 29 blijft trouw aan haar broedterrein, haar eerste ♂ verdween echter en zijn buurman trok diens territorium en het ♀ aan zich.

Uit een en ander blijkt duidelijk, dat de ♀♀ zwerven tusschen de territoria van vele ♂♂ om een broedsel te maken, daar waar zij op een zeker oogenblik de gunstigste omstandigheden vinden.

Wij hebben weinig observaties over de plaats, waar de ouders het voedsel voor de jongen zoeken. Door de dichte begroeiing zijn de vogels moeilijk te volgen. Het ♂ komt voor het zoeken van het voedsel voor de jongen in het nest (wanneer hij zich daar tenminste mee ophoudt) waarschijnlijk niet buiten zijn territorium. Bij het ♀ komt dat wel voor. Wij hebben den indruk, dat het territorium van het ♂ voor het ♀ in het geheel zonder beteekenis is, waarschijnlijk kent zij de grenzen zelfs niet.

Harrison en Buchan (1934) vonden bij de St Kilda Wren, dat de ouders het voedsel niet over het geheele territorium zochten, maar verreweg het grootste gedeelte haalden van bepaalde plaatsen van geringe grootte (15—45 vierkante yards). Ieder der beide ouders had zijn eigen voedsel-territoria, die de ander bijna niet bezocht. Bij een paar, dat speciaal bestudeerd werd, besloegen deze voedsel-territoria slechts 2.6 % van het geheele territorium.

Na het uitvliegen der jongen komt de familie dikwijls over de grenzen van het territorium heen, maar wij hebben nooit waargenomen, dat dit aanleiding geeft tot strijd tusschen twee ♂♂.

De functie van het territorium.

De vraag naar de functie van het territorium in het leven der vogels heeft de laatste jaren de aandacht van vele ornithologen getrokken. Een samenvattend overzicht van de verschillende opvattingen geeft Meise (1936). Howard (1920) heeft verondersteld, dat de zangvogels een territorium noodig hebben voor de zekerstelling van het voedsel voor de jongen. Elk nest verkrijgt daardoor een terrein in de onmiddellijke omgeving, waaruit de jongen kunnen worden gevoed. Concurrenten moeten uit dit terrein worden geweerd. Waarnemingen van Lack (1933) e.a. hebben echter aangetoond dat het ♀ soms de grenzen van het territorium van het ♂ in het geheel niet kent en het voedsel zoowel er binnen als er buiten zoekt. Het niet samenvallen der grenzen van de territoria der ♂♂ met de voedselterreinen doet echter weinig af aan het feit, dat het bestaan der territoria de gelijkmatige verdeling der nesten over het terrein bevordert en dus de voedselconcurrentie vermindert.

Bij den polygamen winterkoning is de situatie natuurlijk anders. Hier komen meer nesten in één territorium. Bij *Telmatodytes palustris*, die ook

polygaam is, zijn de ♀♀ van één ♂ onderling onverdraagzaam (Welter, l.c.). Zij bouwen hun nesten wel binnen de grenzen van het territorium van hun gemeenschappelijken echtgenoot, maar zoo ver mogelijk van elkaar, zoodat het mannelijk territorium is onderverdeeld in twee of meer vrouwelijke territoria. Bij onzen winterkoning hebben wij van onderlinge onverdraagzaamheid der ♀♀ nooit iets gemerkt en waarschijnlijk hebben zij geen weet van de grenzen van het territorium van het ♂. Wij hebben ook geen aanwijzingen, dat de nesten zoo ver mogelijk van elkaar af worden gebouwd. In twee gevallen werd een nest door een ♀ gekozen op ± 40 m afstand van een reeds bezet broednest, terwijl in hetzelfde territorium ook nesten op ± 80 m afstand van het broednest ter beschikking waren.

De andere functie van territorium, die Howard veronderstelt, houdt verband met de paarvorming. Het territorium veroorzaakt isolatie van de ♂♂ waardoor de ♀♀ een keuze uit de ♂♂ kunnen doen. De ♂♂ met de gunstigste territoria hebben de grootste kans een ♀ te lokken. Deze functie van het territorium wordt dus door de polygamie versterkt. Daardoor kunnen nl. meer nesten op de gunstigste plaatsen komen.

Het gemeenschappelijk slapen in den winter.

De grenzen der territoria verliezen slechts bij streng winterweer hun beteekenis. Onder die omstandigheden zagen wij bijv. op 30 December 1938 ♂ 42 en even later ♂ 47 voedsel zoeken op het gebied van ♂ 12, zonder dat dit protesten van de laatste uitlokte.

In December komt de sociale aanleg van den winterkoning ook tot uiting in het gemeenschappelijk slapen in oude nesten. In den winter 1936/37, die zeer zacht was, hebben wij de vele overgebleven zomernesten tientallen keeren 's avonds gecontroleerd. Wij troffen echter geen slaapgezelschappen aan en vingen in het geheel slechts één ♂. In October en November 1937 plaatsten wij dikwijls tegen den avond dunne twijgjes voor de opening van een aantal nesten en uit het feit, dat deze den volgenden morgen steeds nog aanwezig waren, bleek, dat de nesten niet beslapen werden. Wel werden zij overdag bezocht. Vanaf eind November bleken 's morgens eenige twijgjes verdwenen te zijn en in December vingen wij 's avonds eenige solitair slapende ♂♂. Veel succes hadden wij bij de contrôles op 4 en 5 Januari 1938. Er was wat sneeuw gevallen en het had eenige nachten gevroren tot -8° C. Op 4 Januari troffen wij in 4 nesten achtereenvolgens 4, 7, 3 en 11 winterkoningen aan; op 5 Januari in één nest 14 stuks, waaronder 7, die wij den vorigen avond (in 4 verschillende nesten) reeds hadden gevangen. Uit de ringen bleek, dat ♂♂, ♀♀ en jongen in één nest sliepen. De ♂♂ 23, 42 en 91, die burens zijn en elkander zeer slecht verdragen, sliepen beide avonden bij elkaar, den eersten avond in een oud nest van ♂ 42, den tweeden avond op het eilandje, in een nest van ♂ 5 dus ver buiten het territorium van alle drie. De laatste keer, dat wij gezamenlijk slapende winterkoningen vonden, was 14 Februari. Het was toen vriezend weer; in een oud nest van ♂ 42 troffen wij 4 winterkoningen aan, nl. ♂ 7, ♂ 23 en ♂ 91. De vierde ontsnapte; misschien is

dat ♂ 42 geweest. In totaal werden dien winter 31 winterkoningen in de slaapnesten geïdentificeerd. Dat is stellig een groot deel van onze geheele winterkoning bevolking.

Een interessante waarneming over het verzamelen van de groep deden wij op 24 December 1938, 16 u.: Bij den waterval vliegen twee winterkoningen achter elkaar aan, de achterste is zeer waarschijnlijk ♂ 42, wiens gebied het hier is. Deze vliegt voortdurend achter den andere aan met kort en zacht gezang. Zij kruipen even onder de brug (zie plaat 1, fig. 1), waarschijnlijk naar het daar aanwezige nest. Even later zijn er 5 winterkoningen bij elkaar; als één zich verplaatst, gaan de anderen geleidelijk mede. Het maakt den indruk, alsof één de leiding neemt, maar dat blijft een gissing. Ik hoor nu een snel getik en ook enkele alarmroepen, deze wellicht voor mij. Intusschen is het aantal met twee vermeerderd, nu vliegen zij achter elkaar onder de brug. Daar verjaag ik ze door wat te dicht te naderen; zij gaan nu naar een nest onder een andere brug, vliegen ook daar weer verder, één voor één, achter elkaar naar het oude nest bij de drie dennen om tenslotte weer bij den waterval terecht te komen. 's Avonds worden alle 7 individuen in dit nest gevangen. Er zijn verscheidene oude bekenden bij, maar ♂ 42 ontbreekt.

Het bijeen komen van het gezelschap wordt waarschijnlijk bewerkstelligd door het gezang en getik. Als zij elkaar gevonden hebben, blijven zij bijeen door achter elkaar aan te vliegen. Wij hebben gezien dat de ♂♂ bij de territoriumstrijd elkaar o.a. met zingen en tikken imponeeren. Deze signalen kunnen op de ♂♂ dus zoowel een aantrekkende als een afstootende werking hebben, afhankelijk van den psycho-physiologischen toestand van den ontvanger.

De beteekenis van het gemeenschappelijk slapen moeten wij waarschijnlijk zoeken in onderlinge verwarming. Zeer lage temperaturen kan de winterkoning slecht doorstaan. In het noorden van zijn verspreidingsgebied is hij trekvogel. Het feit, dat de winterkoninkjes voornamelijk in koude nachten gemeenschappelijk slapen, wijst er ook duidelijk op, dat zij beschutting zoeken tegen de koude. R i v i è r e (1927) deelt mede, dat hij op een avond, die aan een zeer koude nacht voorafging (-20° C), 30 winterkoninkjes in een oud nest van een huiszwaluw zag kruipen. Den volgenden morgen vond hij er hiervan 12 dood, stellig gestorven door de koude.

Voor een vogel, wiens territoriaal instinct bijna het geheele jaar actief blijft, is het gemeenschappelijk slapen wel een zeer merkwaardige aanpassing aan buitengewone weersomstandigheden, die hij blijkbaar zonder deze aanpassing niet zou kunnen doorstaan.

VI. POLYGAMIE.

Donker, schijnloos lijfje,
voor — zoo wild en luid —
welk verborgen wijfje
stort ge uw zanggalm uit?

Albert Verwey.

Gevallen van polygamie.

Onder polygamie verstaan wij, dat een ♂ een nieuw broedsel begint in

den tijd, dat zijn eerste broedsel nog niet is uitgevlogen. Wij nemen deze definitie aan, omdat wij er dan zeker van zijn, dat het vorige huwelijk nog niet is ontbonden. Alle ♂♂ begeleiden immers eenigen tijd de uitgevlogen jongen.

In 1936 constateerden wij voor het eerst polygamie, nl. bij ♂ 42 en wel twee maal. In 1937 waren vele ♂♂ gemerkt en toen bleek polygamie veel meer voor te komen, dan wij aanvankelijk dachten. Over dit jaar hebben wij de meest volledige gegevens en daarom hebben wij deze samengevat in Tabel III. Hieruit blijkt duidelijk, gedurende welke periode de onderscheidene ♂♂ polygaam waren. Van de 12 ♂♂ waren er 6 gedurende een kortere of langere periode polygaam en hiervan hadden er 2 zelfs gedurende eenigen tijd 3 broedsels tegelijk. De meeste ♂♂ beginnen met één ♀ en winnen er later een ♀ bij. Sommige dezer ♀♀ hadden dus wellicht tevoren elders een uitgevlogen of verstoord broedsel gehad. In verscheidene gevallen kon dit met zekerheid worden aangetoond.

Polygamie sensu stricto, waaronder wij verstaan gelijktijdige sexuele belangstelling voor meer dan één ♀, kwam in 1937 voor bij ♂ 42. Twee andere ♂♂ begonnen een nieuw legsel, toen hun andere ♀ nog aan het leggen was.

In 1938 waren van 7 ♂♂ er 4 met zekerheid polygaam en in 1939 3 van de 6. In dit jaar had ♂ 42 wederom gedurende eenigen tijd — 21 dagen — 3 broedsels.

Bij twee Amerikaansche winterkoningsoorten, *Troglodytes aedon* en *Telmatodytes palustris*, komt polygamie ook voor. Bij *T. aedon* vonden K e n d e i g h en B a l d w i n (1937) het verschijnsel echter veel minder verbreid, dan wij bij *T. troglodytes*. Op 193 nesten waren er 10 gevallen van polygamie. De gewoonte der ♂♂ om meer dan één nest te maken, is ook minder ontwikkeld. Dit kan samenhangen met het feit, dat *aedon* veel meer hollenbroeder is dan *troglodytes*, zoodat het buitennest bij *aedon* van minder beteekenis is. *T. aedon* bewoont vaak nestkastjes en volgens B a l d w i n en B o w e n (1928) bepaalt het ♂ er zich toe een weinig nestmateriaal te brengen in een of twee naburige kastjes. Het ♂ van *aedon* bekommert zich meer om zijn jongen dan het ♂ van *troglodytes*, maar toch verwaarloozen ook bij deze soort vele ♂♂ hun ouderlijke plichten min of meer. Bij *Telmatodytes palustris* is de situatie iets anders. Volgens W e l t e r (1935) is *Telm. p.* trekvogel en het ♂ arriveert eerder op de broedplaats dan het ♀. Vóór de aankomst van het ♀ bouwt het ♂ reeds verscheidene nesten, maar deze vervullen in de voortplanting niet zoo'n groote rol als de nesten die het ♂ van onzen winterkoning bouwt. Het ♂ lukt de ♀♀ naar deze „dummy nests” en het ♀ voegt daaraan aanvankelijk wat strootjes toe. Later bouwt zij echter zelf haar geheele nest. Ook schijnen de mannetjesnesten zelden als slaappleaats te worden gebruikt. De verhouding van het ♂ tot zijn gezin is overigens nauwkeurig dezelfde als bij *T. troglodytes*, d.w.z. zeer dikwijls veronachtzaamt hij de jongen totdat deze uitvliegen, daarna begeleidt hij ze echter steeds. Polygamie komt veel voor, W e l t e r meent, dat het ♂ is „essentially polygamous”. Het ♂ gaat met het bouwen van nesten nog eenigen tijd door, terwijl het ♀ broedt en

TABEL III. Aantal nesten en broedsels der verschillende ♂♂ in 1937.

No. ♂	Aantal nesten	No. nest	Begin nestbouw	Eerste ei	Uitgevlogen of verstoord	Voeding in nest	OPMERKINGEN
42	10	18 8 49 177 145 281	22 Maart 17 Maart 9 April 16 Mei 9 Mei 16 Juni	10 April 28 April 28 April 1 Juni 10 Juni 21 Juni	19 Mei 5 Juni 5 Juni 7 Juli 10 Juni † 14 Juli †	♀ ♂ ♀ ♂ ♀ ♂ (+ ♂)	Zie Biographie ♂ 42
91	8	46 178	8 April 18 Mei	23 April 18 Juni	31 Mei 15 Juli †	♀ (+ ♂) —	♂ alleen laatste dagen aanwezig bij het nest
83	7	5 19 334	14 Maart 19 Maart ?	13 April 26 April ± 15 Mei	13 April † 2 Juni 21 Juni	— ♂ ♀ ♂	
35	7	104 255 266	28 April ? ?	12 Mei 11 Juni 13 Juni	16 Juni 14 Juni † 15 Juli	♀ ♂ ♀	
17	5	78 17 58	16 April 22 Maart 9 April	± 4 Mei 14 Mei 15 Juni	± 5 Mei † 19 Juni 19 Juli	— ♀ ♂ + ♂	
85	5	108 95	29 April ?	14 Juni ± 17 Juni	21 Juli 18 Juli	♀ + ♂ ♀	in beide nesten slechts 1 jong
5	4	66 74 172	10 April 16 April 16 Mei	23 April 4 Mei 12 Juni	31 Mei 26 Mei † 13 Juni †	♀ + ♂ ♀ ♂ —	♂ voedt regelmatig ♂ blijft verder ongepaard
4	4	14	20 Maart	24 April	1 Juni	♀ (+ ♂)	♂ blijft verder ongepaard
onger.	?	9 121	18 Maart 2 Mei	10 April ± 14 Mei	12 April † 20 Juni	— ♀ + ♂	♂ voedt regelmatig
onger.	?	211	?	± 19 April	27 Mei	♀ + ♂	♂ voedt zelden; blijft verder ongepaard
86	4	—	—	—	—	—	♂ blijft geheele seizoen ongepaard
23	2	—	—	—	—	—	♂ blijft geheele seizoen ongepaard

de jongen in het nest voedt. Nadat het ♂ de uitgevlogen jongen begeleid heeft, begint hij niet weer met hetzelfde enthousiasme aan den nestbouw en vele ♂♂ maken dan geen enkel nest meer. Tweede broedsels komen echter veelvuldig voor.

Het maakt den indruk, dat de functie der mannetjesnesten bij *Telm. palustris* een rudiment is van de functie, die zij bij *T. troglodytes* vervullen. Slechts de functie voor de paarvorming is behouden gebleven en dan nog in zwakkeren vorm.

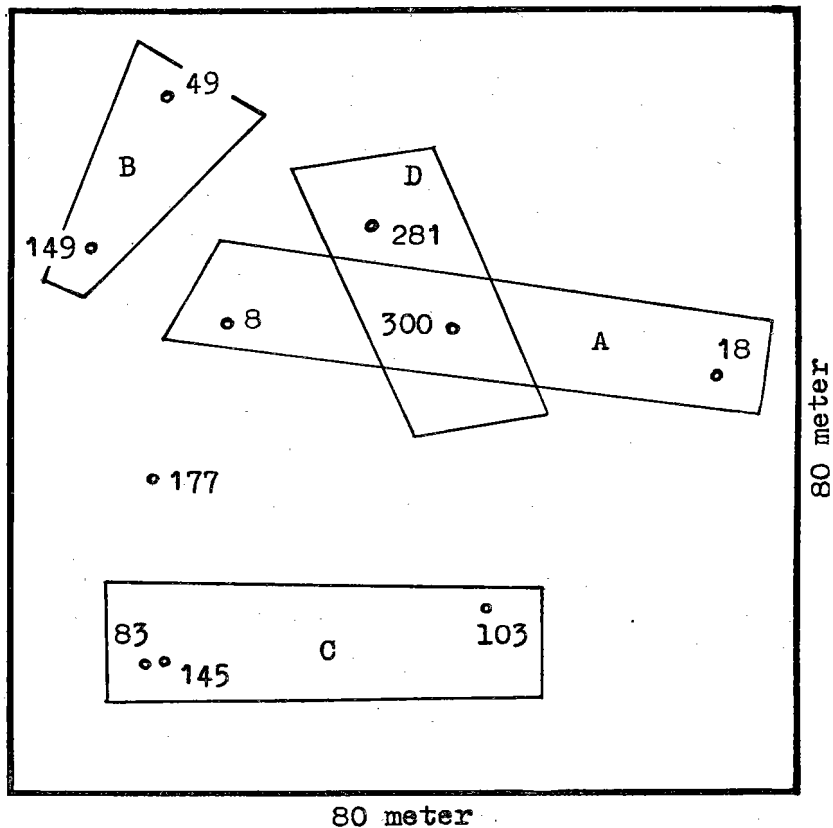
Biographie van ♂ 42.

Het zingende winterkoning ♂ maakt door zijn geheele gedrag, maar vooral door de kracht van zijn zang zelfs op den oppervlakkigen beschouwer een indruk van buitengewone vitaliteit. Ons epos van den winterkoning moge het bewijs zijn, dat die indruk volkomen juist is. Boven alle andere stak echter uit de „grootte polygaam”, ♂ 42. Wij hebben in het voorgaande reeds vele markante feiten uit zijn leven gereleveerd. Men kan ze vinden op de bladzijden 6, 9, 10, 17, 18, 20, 21, 25, 27 en 30—35.

Een globaal overzicht van zijn leven, voorzoover wij dat hebben kunnen nagaan, moge hieronder een plaats vinden.

♂ 42 werd kenbaar aan een gele celluloidring op 29 Mei 1936, nadat hij gevangen was in een van de 8 nesten, die toen reeds in zijn territorium aanwezig waren. De bouw van deze nesten was hij resp. begonnen op 18, 22, 31 Maart, 18 April, 3 Mei, $\pm$ 11 Mei, 13 Mei en $\pm$ 20 Mei. In een van deze nesten was op 21 April een legsel begonnen, dat echter spoedig vernield werd. In een ander nest (No. 218) was een legsel begonnen op $\pm$ 18 Mei. Op 29 Mei zat het ♀ daarvan te broeden op 7 eieren. Op 10 en 15 Juni begon hij weer aan een nieuw nest, het laatste werd slechts half afgewerkt. Het ♀ van nest No. 218 voerde later de nestjongen alleen; het ♂ lokte toen een ander ♀ naar een van zijn andere nesten (No. 305) waarin $\pm$ 15 Juni het eerste ei verscheen. Nadat de jongen van nest No. 218 waren uitgevlogen, begeleidde hij ze onder voortdurend tikken; hij voederde ze echter niet. Zijn sexueele belangstelling voor het voedende ♀ uitte hij herhaaldelijk in zang en stooten naar het ♀. Vanaf 29 Juni zat hij voortdurend te zingen bij zijn nest No. 296 (dat op 13 Mei gebouwd was), en op 2 Juli begon een ♀ hierin pluus te dragen. Dit was hetzelfde ♀ als van nest No. 218. Op 4 Juli kwamen in nest No. 305 de jongen uit, die niet door het ♂ werden gevoed. Hij besteedde toen nog zijn aandacht aan het ♀ van nest No. 296 en aan de uitgevlogen jongen van nest No. 218. Op 16 Juli voerde hij de jongen in nest No. 305 3 $\times$ in een uur, luid tikkend telkens de prooi een kwartier lang rondslepend (het ♀ voedde in dien tijd 15 $\times$). Op 18 Juli voerde hij de jongen regelmatig. In nest No. 296 kwamen de jongen uit op 22 Juli; tot 4 Augustus werden zij alleen door het ♀ gevoerd, het ♂ zwierf rond met de jongen van nest No. 305. Op 5 Augustus kwam hij voor het eerst de jongen van nest No. 296 meevoeren en wel regelmatig, zonder zoolang met het afdragen van het voer te wachten. Na het uitvliegen op 8 Augustus voerde hij ook geregeld.

In 1937 had hij waarschijnlijk in Maart reeds twee ♀♀ en hij zong toen in een smalle strook (A) langs het waterloopje. De waterval vormde de kern van zijn gebied. De onderlinge ligging van zijn nesten is aangegeven op Kaart III. In terrein A bouwde hij de nesten No. 8 (17 Maart) en No. 18 (22 Maart). Begin April begon hij te zingen in terrein B en begon daar op 9 April aan nest No. 49. In nest 18 verscheen het eerste ei op 10 April, in No. 8 en No. 49 beide op 28 April. Half April begon hij veel te zingen in C en op 19 April bouwde hij daar nest No. 83, op 29 April nest No. 103, op 10 Mei nest No. 145. Daarna was hij door zijn geheele territorium zingend aan te treffen en bouwde op 12 Mei nest No. 149 en op 16 Mei nest No. 177. Tot half Juni won hij er 3 ♀♀ bij resp. in de nesten No. 83, No. 145 en No. 177, waarvan No. 83 en No. 145 echter spoedig verstoord werden. De ♀♀ dezer verstoorde nesten verdwenen. Vanaf half Juni was hij uitsluitend in D aan te treffen en begon daar na eenige zware regenbuien op 16 Juni met nest No. 281 en op 18 Juni met No. 300. In No. 281 verscheen op 21 Juni het eerste ei van zijn laatste broedsel. Bij geen enkel van zijn nesten voerde hij de jongen in het nest. Het is jam-



KAART III. Ligging der nesten en zangterreinen in het territorium van ♂ 42 in 1937.

mer, dat No. 281 verstoord werd toen de jongen 6 dagen oud waren. Wij hadden gaarne waargenomen of hij bij dit laatste nest de jongen weer voor het uitvliegen was gaan voeren, zooals hij het jaar tevoren gedaan had. Van de nesten Nos. 18, 8 en 49 begeleidde hij de uitgevlogen jongen onder voortdurend tikken, maar hij voederde niet. Dit deed hij wel bij de uitgevlogen jongen van No. 177, die op 7 Juli uitvlogen. Eerst voerde hij ze zelden, later druk, eens $30 \times$ in 25 minuten.

In den winter 1937/38 zagen wij hem herhaaldelijk in zijn eigen gebied. Op 12 December vonden wij hem 's avonds slapend in nest No. 300 en op 4 Januari in nest No. 49; de laatste keer in gezelschap van 10 andere winterkoningen. Beide nesten waren door hem gebouwd. Op 5 Januari sliep hij met minstens 13 anderen in een nest, dat 140 meter buiten zijn gebied lag en op 15 Februari alléén in een boomholte temidden van zijn eigen gebied.

Tengevolge van de zeer hoge temperatuur begon hij reeds op den 8en Maart 1938 aan zijn eerste nest; andere nesten volgden op 11, 26 Maart, 29 April, 22 Mei, 9, 15, 23 Juni en 1 Juli. In 3 van zijn nesten kwamen eieren. Het eerste werd verstoord op 10 Mei, het ♀ zat toen 11 dagen te broeden. Op 22 Mei werd een nieuw legsel aangevangen, het ♀ daarvan zat nog te broeden toen hij er een nieuw ♀ bij won, dat haar eerste legsel begon op 10 Juni. Beide nesten werden verstoord toen de jongen nog klein waren.

In het najaar van 1938 zong hij voortdurend in zijn territorium en moest een deel daarvan afstaan aan de nieuwelings ♂ 14.

In 1939 vonden wij 9 nesten van hem, die begonnen werden tusschen 10 Maart en 11 Mei. Op 27 April begon zijn eerste ♀ haar legsel. Hiervan vlogen de jongen op 4 Juni uit. Intusschen had hij 2 nieuwe ♀♀ gewonnen, die op 5 Mei en 14 Mei haar legsel begonnen.

Dit is het verloop van zijn leven, voorzoover wij het konden nagaan. Zoo zijn echter niet alle polygame ♂♂. Alle anderen in ons waarnemingsgebied waren in dit opzicht van kleiner formaat.

De getalsverhouding der sexen.

Hoewel vele punten in zijn levenswijze aantonen, dat neiging tot polygamie tot het normale gedragsschema van den winterkoning behoort, moet toch rekening worden gehouden met de mogelijkheid, dat feitelijke polygamie elders minder voorkomt dan in onzen tuin. Slechts vergelijkend onderzoek op andere plaatsen kan dit uitmaken. Het feit, dat wij bij het naslaan van de ornithologische literatuur geen enkel geval van polygamie bij *Troglodytes* zijn tegengekomen, geeft te denken. In dit verband moet er op gewezen worden, dat onze tuin een zeer gunstig woongebied is voor den winterkoning, zeker het gunstigste in de ruime omgeving. De ♀♀ zullen zich in onzen tuin daardoor in bijzonder groot aantal vestigen, terwijl het aantal ♂♂, als overal elders, door de territoriumstrijd beperkt wordt. Hiermede in overeenstemming is, dat elk jaar kort voor den broedtijd veel ♂♂ verdwijnen. van de 21 ♂♂, die den tuin in het begin van Maart 1937 bewoonden, waren er begin Mei nog 12 over. In 1938 ver-

minderde het aantal in deze periode van 12 tot 8, in 1939 eveneens van 12 tot 8. Wij meenen dit voornamelijk te moeten toeschrijven aan verdrijving door sterkere soortgenooten, die naburige territoria bewonen. Het verdwijnen van vele ♂♂ valt in het vroege voorjaar, dus in den tijd van den druksten zang. Juist dit zingen brengt zijn gevaren mede tegenover vijanden en het is dus ook mogelijk, dat vooral in het voorjaar meer ♂♂ dan ♀♀ daarvan het slachtoffer worden. Dit geldt echter voor alle vogels, waarvan de ♂♂ zingen en het lijkt weinig waarschijnlijk, dat dit juist bij den winterkoning aanleiding zou geven tot een bijzonder sterke ongelijkheid in de getalsverhouding der sexen. De winterkoning valt niet bijzonder veel ten offer aan roofvogels, hetgeen blijkt uit de cijfers, die Uttendörfer (1939) daaromtrent geeft. Dit ware ook niet te verwachten, want de winterkoning stelt zich nooit erg bloot aan roofvogels, doordat hij bij het zingen in de dekking blijft, terwijl vele andere zangvogel ♂♂ bij het zingen juist daarboven uit komen. Waarschijnlijk wordt hij meer de prooi van katten en andere roofdieren, maar dit toch eerder bij het voedselzoeken op den grond, dan bij het zingen, waarvoor hij gewoonlijk wat hooger gaat zitten.

Aangaande de getalsverhouding der sexen in den broedtijd kunnen wij de volgende cijfers geven.

In 1937 waren er in Mei en Juni 12 ♂♂. Het aantal ♀♀ is minder gemakkelijk met zekerheid op te geven. De meeste ♀♀ werden gevangen als zij jongen hadden, omdat dan de kans op verstoring het kleinst is. Een aantal broedsels vindt echter vóór het uitkomen der jongen een ontijdig einde en dan bleef het ♀ onbekend. 11 verschillende ♀♀ werden geïdentificeerd, maar er zijn er stellig meer geweest, waarschijnlijk $\pm$ 18. In 1938 gingen er door allerlei oorzaken veel broedsels verloren, zoodat wij geen cijfers over het aantal ♀♀ kunnen geven. In 1939 waren er 8 ♂♂, die tenminste 10 en waarschijnlijk meer ♀♀ hadden. Hoewel de met zekerheid vastgestelde verschillen tusschen het aantal ♂♂ en ♀♀ dus niet groot zijn, zijn de werkelijke verschillen in onzen tuin waarschijnlijk zeer aanzienlijk geweest. Toch neigen wij geenszins tot de opvatting, dat in het algemeen bij *T. troglodytes* het aantal ♀♀ dat der ♂♂ overtreft. Behalve met de reeds vermelde invloed van de gunstige biotoop op het overtal der ♀♀, moeten wij rekening houden met het feit, dat ♂♂ steeds aan het eens gekozen territorium trouw blijven, terwijl de ♀♀ over een vrij groot terrein, dat zeker groter is dan onzen tuin (zie p. 30) rondzwerven. Na mislukte broedsels en bij tweede broedsels worden de ♀♀ van een beperkt terrein dus met de omgeving uitgewisseld en alleen reeds daardoor kan men er in den loop van een broedseizoen meer ♀♀ dan ♂♂ verwachten.

De teeltkeuze.

Wanneer inderdaad het aantal der ♀♀ dat der ♂♂ in het algemeen niet overtreft, moeten in streken waar een deel der ♂♂ polygaam is, andere ♂♂ ongepaard blijven. Wij hebben verscheidene waarnemingen van buiten onzen tuin, die er op wijzen, dat ongepaarde ♂♂ niet zeldzaam zijn. Daar deze gevallen echter onvoldoende onderzocht zijn, zullen wij ze niet als

bewijzen aanvoeren. Zeker weten wij echter, dat ook binnen de grenzen van onzen tuin jaarlijks naast de polygame ♂♂ eenige ♂♂ wonen, die zeer lang ongepaard blijven of zelfs in het geheel geen ♀ kunnen krijgen. In 1937 bleven 2 van de 12 ♂♂ ongepaard, in 1939 zelfs 2 van de 8. Deze ongepaarde ♂♂ hebben een eigen territorium, bouwen nesten en zingen voortdurend. Zij lokken dus ♀♀, maar deze geven blijkbaar de voorkeur aan andere ♂♂, ook al hebben die al een ♀.

Van deze ongepaarde ♂♂ hebben wij de meeste volledige gegevens over ♂ 23. Dit ♂ namen wij in 1936 op verschillende plaatsen in den tuin waar. Hij had blijkbaar geen eigen territorium en zong weinig en niet geheel normaal. Aan dezen zang was hij gemakkelijk kenbaar. In het begin van 1937 had hij een klein territorium bij de ruïne (Zie kaart II), maar werd daar verdreven door ♂ 5. Hij vestigde zich toen in het, op 250 m afstand gelegen, territorium van ♂ 31, die kort tevoren uit dit terrein verdwenen was. In dit, door zijn geringe ondergroei voor winterkoning weinig gunstige terrein, bleef ♂ 23 het geheele broedseizoen en hij bouwde 1 of 2 nesten, maar verkreeg geen ♀. In den volgenden winter en het vroege voorjaar van 1938 zwierf hij weer voortdurend door den geheelen tuin. Vermelding verdient, dat hij toen nooit zingend werd waargenomen. (Ook hier zien wij dus weer, dat zang gebonden is aan het bezit van territorium.) In April 1938 gaf hij zijn zwerftochten op en bleef in hetzelfde terrein als in 1937. Hij wist zijn territorium toen belangrijk uit te breiden en werd weer zingend aangetroffen, bouwde 7 nesten, maar verkreeg pas op het einde van het seizoen een ♀, dat haar eerste ei legde op 16 Juni. Zijn buurman ♂ 42, die zeer druk zong, veel nesten bouwde en een buitengewoon gunstig territorium had, had toen al 3 ♀♀ gehad.

Wij houden het er voor, dat ♂ 23 een „zwakke broeder” was en als gevolg daarvan zich moest tevreden stellen met een minder gunstig territorium. Zijn lang ongehuwd blijven naast het polygame ♂ 42 wijst op een uitgesproken voorkeur der ♀♀ voor bepaalde situaties, hetzij dat dit eigenschappen zijn van het territorium of de nesten, die zij daarin aantreffen of persoonlijke eigenschappen van het ♂ zelf, d.w.z. natuurlijk in de eerste plaats zijn momenteelen physiologischen toestand, die hem in den broedtijd echter, naar het schijnt, altijd tot paring in staat stelt, en daarenboven misschien zijn wijze van baltsen en zingen. Wellicht is het het complex van die vier factoren, dat het ♀ een bepaalde keuze doet maken. Op blz. 30 hebben wij gezien, dat de territorium- en de huwelijksrouw der ♀♀ gering is. Het territorium en de persoonlijke eigenschappen van het ♂ schijnen dus geen overwegenden invloed te hebben. Wij hebben een sterk vermoeden, dat de kwaliteit van het mannetjesnest grooten invloed uitoefent op de huwelijkskeuze van het ♀. De biologische beteekenis van een gunstig gelegen en goedgebouwd nest is trouwens evident. Het is echter heel moeilijk om het bestaan van dien invloed overtuigend aan te toonen. Slechts kunnen wij zeggen, dat nesten, die naar ons menscheijk en subjectief oordeel slordig zijn, zelden door de ♀♀ als broednest worden gekozen. Verder bleek van de ♂♂, die slechts een of twee overvloedige nesten bouwden, dus de ♀♀ geringe keuze gaven, er geen enkele tot polygamie te komen, terwijl

daarentegen de ijverigste nestenbouwer, ♂ 42, tevens de grootste polygaam was. De ♂♂ die in het geheel niet tot een huwelijk kwamen, bouwden allen weinig nesten. Er waren echter ook ♂♂, die veel (8 en een zelfs 10) nesten bouwden en monogaam bleven.

VII. DISCUSSIE.

De functies van de balts.

De normale functie van de balts — waaronder wij de zang mede begrijpen — is bij vogels, die een territorium verdedigen, tweeledig:

1. Imponeren van andere ♂♂, waardoor het bezit van een voor de voortplanting noodzakelijk territorium wordt verzekerd.
2. Lokken van het ♀ naar het territorium en haar sexueel stimuleren. Het ♀ beantwoordt de balts en stimuleert op haar beurt het ♂, waardoor de synchronisatie der paringsbereidheid wordt verkregen.

De balts van het ♂ lokt dus bij zijn sexegenooten negatieve, bij de ♀♀ positieve reacties uit.

Er zijn zangvogelsoorten, waarvan de ♀♀ ook zingen, zij het gewoonlijk minder intensief dan de ♂♂. Tinbergen (1939, p. 78) noemt uit de literatuur de roodborst (*Erithacus rubecula*) en een viertal Amerikaansche zangvogelsoorten en hij wijst er op, dat bij deze soorten de ♀♀ eveneens deelnemen aan de verdediging der territoria. De zwijgzaamheid van het winterkoning ♀, welke in sterke tegenstelling staat tot de luidruchtigheid van het ♂, staat waarschijnlijk in verband met haar gebrek aan belangstelling voor het territorium.

De winterkoning ♂ zingt gedurende het geheele broedseizoen. Bij vele zangvogels vermindert of stopt de zang als het ♀ broedt en soms al eerder, dikwijls zelfs zoodra een ♀ zich definitief bij het ♂ heeft gevoegd. Ook de verdediging van het territorium verflauwt dan spoedig. De winterkoning zingt echter het heele broedseizoen door en verdedigt eveneens gedurende al dien tijd zijn territorium tegen andere ♂♂¹⁾. Beide verschijnselen hangen stellig samen met de polygame neigingen van het ♂.

Wij hebben gezien, dat bij den winterkoning beide functies van de balts duidelijk aanwezig zijn, hoewel niet steeds te onderscheiden, tenminste niet zoolang geen ♀ aanwezig is. Als het ♀ het baltsende ♂ eenmaal is genaderd, begint het ♂ heftiger te baltsen, wat zich uit in zachtere voordracht en niet voleindigen van de zangstrophe. De zachte voordracht houdt verband met de functie, het gaat niet meer om het lokken van een verwijderd ♀, maar om het reeds nabije ♀ bereid te maken tot paren. Bij sommige zangvogels, zeer sterk bijv. bij de meezen, is de paringszang niet alleen veel zachter, maar heeft hij bovendien een geheel ander, veel ingewikkelder karakter dan de gewone zang. Bij de winterkoning is de paringszang slechts een vereenvoudigde, hoewel geïntensifieerde vorm van den gewonen zang.

Wij zagen, dat de paringsbalts tot haar grootste ontplooiing komt bij het

¹⁾ Slechts een uitzondering constateerden wij voor ♂♂, die uitgevlogen jongen begeleidden. Dit zal wel samenhangen met het niet agressieve gedrag dezer ♂♂.

mannetjesnest en dat het baltsende ♂ dan zijn nest(en) aan het ♀ wijst door voor de opening te zingen en er in en er uit te kruipen. Het ♀ kan daardoor een keuze doen uit de beschikbare nesten. Dit is een biologische noodzakelijkheid, want hoe zou zij anders de nesten moeten vinden?

Ook van andere vogels, waarbij het ♂ het nest of althans het begin daarvan bouwt, is een soort nestbalts bekend. Ditwijls bestaat deze in de nestbouw zelve (*Ardea* e.a., zie Verwey, 1930) of in handelingen, die den bouw symboliseeren, bijv. het bekende kuiltjes draaien en strootjes werpen van de kievit en andere *Limicolae*.

Het aanwijzen van een tot zeker stadium voltooid nest aan het ♀, zooals het ♂ van den winterkoning doet, is mij van andere vogelsoorten niet bekend. Ik vermoed het bestaan ervan bij sommige *Sylvidae*, nl. *Sylvia curruca* en *Sylvia borin*. Mijn waarnemingen zijn echter onvoldoende en de literatuur heb ik er niet op nageslagen. In ieder geval bouwt bij deze soorten het ♂ vóór de aankomst van een ♀ verscheidene nesten (Niethammer, 1937) en het ♂ van *S. borin* zit soms in een van zijn nesten te zingen (Thijssen, 1913, p. 199). Wellicht heeft deze zang dezelfde betekenis als de nestbalts van den winterkoning. Een analoge ceremonie vinden wij tenslotte bij *Phalaropus lobatus*, bij welke soort de eieren door het ♂ worden uitgebroed. Het ♀ wijst hem de plaats, waar zij de eieren legt, met bepaalde gebaren (Tinbergen, 1935).

Bij den winterkoning is ook het lokken van de uitgevlogen jongen naar de slaappleats een vorm van balts. Bij het begeleiden der uitgevlogen jongen gebruiken meer vogels signalen, die gelijkenis hebben met de baltsbewegingen en geluiden, terwijl omgekeerd bij het baltsen infantiele bewegingen (bij alle zangvogels het vleugeltrillen) en roepen dikwijls zijn waar te nemen. Bij den winterkoning is echter het lokken van de jongen naar het slaapnest tot in onderdeelen gelijk aan de balts, waarmede het ♂ een ♀ naar zijn nesten lokt.

Tenslotte schijnen de individuen (♂♂ en ♀♀), die zich op koude winteravonden vereenigen voor het gemeenschappelijk slapen, elkaar te vinden door geluiden, als zang en tikken, die ook bij de balts worden gebruikt. Hier hebben wij te doen met een verzwakte vorm van balts, die merkwaardigerwijze onder deze omstandigheden op de ♂♂ geen negatieve, maar een positieve (aanlokkende) werking heeft. Dit hangt stellig samen met den invloed der uitwendige omstandigheden op hun physiologischen toestand, waardoor de met het sexuele leven samenhangende reacties worden gedoofd en de infantiele reacties weder te voorschijn komen.

De mannetjesnesten en de overkapping van het nest. Bij zangvogels is monogamie ongetwijfeld de normale voortplantingsvorm. Een kennelijk voordeel hiervan is, dat twee verzorgers beschikbaar zijn voor de kale, poikilotherme jongen, die aanvankelijk voortdurend gevoed en verwarmd moeten worden. De intensieve beoefening van de veldornithologie der laatste jaren heeft aan het licht gebracht, dat polygamie (in den vorm van polygynie) als uitzondering bij zangvogels niets zoo zeldzaam is als men vroeger dacht (Zie Groebels, 1937, p. 107). Bij *Em-*

beriza calandra schijnt polygamie zelfs veel voor te komen en een instinctief element van het gedrag van de soort te vormen (R y v e s, 1934).

Laat ons eerst nagaan wat wij onder „instinctief polygaam” hebben te verstaan. Wat doet het ♂ als het ♀ begint te broeden en al haar tijd en energie door dezen plicht in beslag worden genomen? Bij monogame soorten helpt het ♂ bij het broeden of hij bewaakt het nest en voedert zijn ♀ en later zijn jongen. Het ♂ van *Sturnus vulgaris* bijv. houdt onmiddellijk met de balts op, zoodra het legsel compleet is en hij deelt in alle plichten, die aan de voortplanting zijn verbonden (K l u i j v e r, 1933). Dergelijke soorten kan men instinctief monogaam noemen en slechts omstandigheden, die bijzonder gunstig zijn voor de tot standkoming van polygamie, bijv. een overmaat in het aantal ♀♀, kunnen feitelijke polygamie tot gevolg hebben, doordat bijv. twee ♀♀ tegelijk door één ♂ gelokt worden. Wellicht moeten zoo vele gevallen verklaard worden van het leggen van twee ♀♀ in één nest, wat bij verscheidene overigens monogame soorten niet zoo heel zeldzaam voorkomt. Regelmatig kan polygamie alleen dan voorkomen, wanneer het ♂ niet aan de broedverzorging deelneemt, maar langer sexueel actief blijft dan het ♀ en dus doorgaat met baltsen of daarmede na een onderbreking spoedig weer begint. Instinctief polygaam kan men dus die soorten noemen, waarvan de ♂♂¹⁾ doorgaan met werven van ♀♀, nadat het eerste ♀ is gaan broeden.

Wij meenen, dat de neiging tot polygamie tot het instinctieve gedrags-schema van den winterkoning behoort, want:

1. In den tuin te Stein was in drie achtereenvolgende jaren ongeveer de helft der ♂♂ polygaam.
2. Het ♂ blijft baltsen (territorium handhaven, nesten bouwen, zingen, ♀♀ lokken), nadat het eerste ♀ is gaan broeden.
3. Het ♂ bekommert zich zeer weinig om zijn gezin.

De onder punt 3 genoemde verwaarloozing van een deel der instinctieve uitrusting zien wij dus gepaard gaan met excessieve ontwikkeling van een ander deel daarvan. De winterkoning ♂ is nl. nestbouwspecialist geworden. Niet alleen bouwt hij meer dan één nest, maar bovendien zijn deze nesten van ingewikkelder structuur dan de nesten der meeste andere zangvogels.

Steinfatt (1934) heeft gewezen op de merkwaardige overeenkomst, die er bestaat tusschen de voortplantingsbiologie van *Remiz pendulinus* (Fam. *Paridae*) en die van eenige systematisch niet verwante Passeres, nl. *Ploceus philippinus* (*Ploceidae*) en *Zarhynchos wagleri* (*Icteridae*). De overeenkomst bestaat in hoofdzaak hierin:

1. Bij *Remiz* en *Ploceus* bouwt het ♂ het buitennest, bij *Zarhynchos* bepaalt hij althans de plaats van het nest.
 2. Het nest is overkapt.
 3. Het ♀ verzorgt het broedsel alleen.
 4. Het ♂ vertoont neiging tot polygamie.
- Verder wijst Steinfatt er op, dat de punten 1—3 ook opgaan voor *T. troglodytes* en *T. aedon* en hij vermoedt blijkbaar, dat polygamie bij deze soorten

¹⁾ Wellicht beter: „vele ♂♂”. Er zijn nl. individuele afwijkingen. Freitag (1936) constateerde dit bijv. voor *Sturnus vulgaris*.

ook voorkomt. Dit vermoeden spreekt hij echter niet uit. Tenslotte memoreert hij de vele korte onderbrekingen van het broeden, die bijzonder opvallend zijn bij *Remiz* en bij *T. aedon*. Naar aanleiding van deze feiten vermoedt hij, dat er verband bestaat tusschen de overkapping van het nest en de eenzijdige broedverzorging, welke voorwaarde is voor het tot stand komen van polygamie.

Ons onderzoek bevestigt *Steinfatt's* onuitgesproken vermoeden. Onder de Weervogels (*Ploceidae*) komt polygamie niet alleen voor bij *P. philippinus*. Alle Wevers bouwen overkapte nesten, waarvan het buitennest door het ♂ wordt gemaakt. Volgens *Delacour* en *Blanc* (1933/34) neemt het ♂ van vele Wevers geen deel aan de bebroeding, noch voedt hij het ♀ of de jongen in het nest. Na het uitvliegen begeleidt hij ze echter eenigen tijd. *Lack* (1935) bestudeerde de voortplantingsbiologie van de Ploceide *Euplectes hordeacea*. Deze vertoont zeer veel overeenkomsten met die van *T. troglodytes*. Bij beiden is het ♂ streng territoriaal, hij bouwt een groot deel van het overkapte nest, het ♀ brengt de voering aan en verzorgt alléén de eieren en jongen. Het ♂ bouwt in dien tijd nieuwe nesten, lokt andere ♀♀ en is dikwijls polygaam. In tegenstelling tot het ♂ van den winterkoning, die steeds de uitgevlogen jongen begeleidt, schijnt het ♂ van *Euplectes* zich van de broedverzorging in het geheel niets aan te trekken. Toch is er wel sprake van een echt huwelijk, want het ♂ roept zijn eigen ♀♀ met een speciale roep aan en verjaagt vreemde ♀♀ uit zijn territorium, voorzoover zij zijn balts althans niet beantwoorden. Evenals bij *Remiz*, *T. troglodytes* en *T. aedon* wordt bij *Euplectes* het broeden dikwijls door het ♀ onderbroken. Al deze feiten vormen dus een steun voor de hypothese van *Steinfatt*, dat er een — indirect — verband bestaat tusschen overkapping van het nest en polygaam gedrag van het ♂. De bescherming, die de overkapping geeft, kan van tweeërlei aard zijn:

1. De vogel kan de eieren verlaten zonder dat deze zichtbaar worden. Het geeft dus bescherming tegen eiroovers. *Stressmann* (1927—1934, p. 350) wijst er op, dat verdekte nesten het meest voorkomen in de tropen en vermoedt, dat dit samenhangt met de grootere gevaren, waaraan de broedsels daar blootstaan, door het grootere aantal nestroovers, vooral hagedissen en slangen. Bij soorten, die open nesten hebben, plegen de eieren gecamoufleerd te zijn door kleuren, die bij de omgeving min of meer zijn aangepast. De eieren van *Remiz* en *Troglodytes* zijn wit met spaarzame roode vlekjes. Het is echter duidelijk, dat een volledige onzichtbaarmaking door overkapping van het nest, meer afdoende bescherming geeft. Uit de talrijke en lange broedpauzes, die *Remiz*, *Euplectes* en *Troglodytes* zich veroorloven, blijkt, dat het gedrag dezer soorten zich aan die goede bescherming heeft aangepast.

2. De overkapping van het nest kan ook ten goede komen aan het op peil houden van de temperatuur der eieren, die daardoor minder warmte verliezen. Het wil ons voorkomen, dat de temperatuurregeling echter van minder belang is dan de bescherming tegen vijanden. Het is tenminste moeilijk aan te nemen, dat bij de *Ploceidae*, die in de tropen broeden, de temperatuur van eieren of jongen bij eenzijdige broedverzorging spoedig te laag zou

worden. Bij *Troglodytes* is het bovendien merkwaardig, dat het ♀ in de warme maanden Juni en Juli trouwer haar broedplichten vervult dan in April en Mei.

Er zijn meer zangvogels, die een gesloten nest bouwen. Om ons te bepalen tot de inheemsche fauna, noemen wij *Pica pica*, de soorten van het genus *Phylloscopus*, *Aegithalos caudatus*, *Passer domesticus*, *Cinclus aquaticus* en *Delichon urbica*. Is ook bij deze soorten de nestbouwspecialisatie een eigenschap van één der ouders en gaat zij eveneens gepaard met het uitvallen van andere deelen van de instinctieve uitrusting? Is er bij deze soorten daardoor wellicht eenzelfde neiging tot polygamie?

Over de arbeidsverdeeling bij *Pica pica* is weinig bekend. Behalve het broednest worden er onvolledige „slaapnesten” gebouwd. Indien deze nesten door het ♂ worden gebouwd (wat niet vast staat), kan dit wijzen op een neiging tot polygamie. De broedverzorging komt in ieder geval voor het grootste deel voor rekening van het ♀.

Bij *Passer domesticus* schijnen ♂ en ♀ elkaar bij het broeden regelmatig af te lossen en beide voederen de jongen (Groebels, 1932). De voorwaarden voor de ontwikkeling van polygamie schijnen dus niet aanwezig te zijn.

De staartmees, *Aegithalos caudatus*, heeft zich wellicht nog meer dan de winterkoning ontwikkeld tot nestbouwspecialist. Fijne mosdeeltjes, bastreepjes en spinseltjes worden tot een viltachtig, kogelvormig nest verwerkt, met een vlieggat terzijde, dicht bij den bovenkant. Aan dit zeer kunstige nest wordt door ♂ en ♀ gelijktijdig gewerkt en de bouw vergt zeer veel tijd, dikwijls vele weken. Er wordt dan ook slechts één nest gemaakt. 's Nachts slapen beide ouders in het onvoltooide nest. Over het aandeel van het ♂ en het ♀ bij het broeden zijn de berichten niet overeenstemmend; waarschijnlijk broedt in hoofdzaak het ♀. Bij de nauw verwante Amerikaanse staartmees, *Psaltirparus minimus*, wiens voortplantingsbiologie treffende gelijkenis vertoont met die van onze staartmees, broeden beide partners (Addicott, 1938). Bij beide soorten voeden beide ouders de jongen. Een neiging tot polygamie is uit deze feiten niet te halen. Toch schijnt het bij onze staartmees dikwijls voor te komen, dat één ♂ twee ♀♀ heeft, die dan echter aan hetzelfde nest bouwen en er beide eieren in leggen. Addicott nam overeenkomstige verschijnselen bij *Ps. minimus* waar. Zij constateerde tevens, dat paren, waarvan de nesten vernield worden, gewoonlijk uiteenvallen, terwijl daarop nieuwe paring met een anderen partner plaats vindt.

Een vorm van polygamie, waarbij twee ♀♀ in één nest leggen, is alleen bestaanbaar als de ♀♀ ongeveer gelijktijdig met leggen beginnen. Gezien de gemeenschappelijke nestbouw en broedverzorging is successieve polygamie, zooals bij den winterkoning, bij de staartmees niet te verwachten. Gelijktijdige polygamie met meervoudige nestbouw is éénmaal waargenomen door Wolda (1918).

Bij de *Phylloscopus*-soorten *trochilus*, *sibilator*, *collybita* en *bonelli* bouwt het ♀ alleen het nest, broedt alleen de eieren uit en verzorgt zichzelf met voer. Ook de voeding der jongen komt, vooral bij *collybita*, voor het

grootste deel voor rekening van het ♀. (Deze en andere gegevens over de broedverzorging zijn ontleend aan N i e t h a m m e r, 1937). Het ♂ houdt zich in dien tijd op met zingen en bewaken van zijn territorium en het nest en zoo nu en dan met baltsen tegen andere ♀♀. De voorwaarden voor totstandkoming van polygamie schijnen hier dus wel aanwezig en inderdaad is polygamie waargenomen bij *Ph. trochilus* (H o w a r d, 1907) en *collybita* (H u r r e l l, 1934) en waarschijnlijk bij *sibilator* (M a c h e l C o x, 1926). H a n n (1937), die de biologie van de verwante Amerikaanse soort *Seiurus aurocapillus* bestudeerde, welke een zelfde nestwijze heeft als onze *Phylloscopus*-soorten, stelde voor deze soort eveneens incidenteele polygamie vast.

Bij *Cinclus* bouwen beide partners, de voering wordt door het ♀ aangebracht. Het aandeel der ouders aan de bebroeding is een omstreken vraag, soms schijnen de ouders elkaar af te lossen, soms broedt alleen het ♀. Beide ouders voederen de jongen.

Bij *Delichon* bouwen beide ouders het nest. Als het ♀ broedt, begint het ♂ soms een nieuw nest te maken. Dit kan dus wijzen op een neiging tot polygamie. Het ♂ wisselt het ♀ echter bij het broeden af en beide ouders voeren de jongen.

Alleen bij *Phylloscopus* zien wij dus een duidelijke eenzijdige broedverzorging (door het ♀), gepaard aan een verlenging van de periode van sexuele activiteit van het ♂, dus duidelijke neiging tot polygamie. De biologie en de ethologie der andere hier genoemde soorten zijn echter nog beslist onvoldoende bestudeerd. Er zijn verscheidene feiten die er op wijzen, dat ook daar een dergelijke neiging, zij het in minder duidelijken vorm, wel aanwezig is.

Bij vogelsoorten, die in polygamie leven (*Pavo*, *Ploceidae*) en vooral bij soorten waarbij in het geheel geen huwelijk tot stand komt (verscheidene *Galli*, *Philomachus* e.a.), pleegt groote sexuele dimorphie op te treden, waarbij de ♂♂ uitmunten door bijzondere grootte of opvallende kleuren. De mooiste of grootste ♂♂ hebben door de teeltkeuze der ♀♀ kans vader van zeer groote nakomelingschap te worden, waardoor deze eigenschappen, voor zoover zij erfelijk zijn, zich sterk ontwikkelen. Bij het winterkoninkje gaat deze regel schijnbaar niet op, want de sexen zijn morphologisch niet te onderscheiden. Eenige andere middelen waarmede het ♂ de ♀♀ lokt, nl. zijn zang en zijn nest vormen echter wel degelijk een uiterste van ontwikkeling. Welke vogel zingt zoo luid en aanhoudend en bouwt zoo vele en kunstige nesten als het ♂ van den winterkoning? Voor de Noorderlijke fauna mogen wij ook wat betreft de ontwikkeling van zijn baltsmiddelen in hem een waardig tegenhanger zien van de tropische wevervogels.

VIII. SUMMARY.

The life history of the wren *Troglodytes tr. troglodytes* (L.) was studied from 1936—1939 at Stein in a garden of 7 hectares, being a very suitable wren habitat. Every breeding season 8—12 males hold territory in this

garden. The birds were trapped in their nests and marked with coloured bands.

Of the well known song of the male wren we discerned 5 variants:

a. Complete song consisting of an introduction of clear whistling sounds, followed by a strong roller and closed by some whistling sounds. This is the normal advertising song.

b. Interrupted strophe. The roller is interrupted half a way, and often the bird immediately starts for a new strophe. One can often hear the interrupted strophe when two males are quarreling at the borders of their territories.

c. If the male in spring discovers a female in his territory he also immediately commutes his complete strophe into an interrupted one and utters his excitement by a lower elocution.

d. If the female gets nearer to the male and returns his display, his song is getting lower and lower and often even the first part is not completed. Again and again he starts for a new strophe.

e. In composed song the roller is repeated two, three or even more times. The song of a male attracts females and repels other males.

Ticcing of the wren seems to be an expression of nervousness. Females and males react upon it in the same way as upon song, but much feebler.

The female never sings and seldom tics.

When displaying the male sings and spreads his wings and tail and sometimes pounces upon the female. The female returns his display with the same spreading of wings and tail and a short call, that indicates willingness for copulation.

In March the male starts building some cocknests and calls the females to them by means of song and display. He shows the female his nest by creeping in and out and by singing before the entrance (Plate 2). The female chooses one of the cocknests and lines it with feathers and wool. It seldom occurs, that the male helps in lining the broodnest.

When the female starts incubating the male continues displaying and nest-building. Rainfall stimulates the building activity of the male. He visits his cocknests for the whole breedingseason and defends them against intruders. He often succeeds in attracting a second and sometimes even a third female as his first female incubates the eggs or feeds the young. The male is little troubled for the brood: he never broods, does not defend the broodnest and has no contact with his female by means of special call notes. Many males do not feed the young in the nest.

In April and May as a rule incubation starts on the day the last egg is laid or a day later; in June and July often a few days earlier. The incubation period lasts 14—20 days, being shorter in July than in April. In this month the female leaves the eggs more often, probably because she needs more time for collecting her food.

The fledging-period of the young lasts 15—20 days.

Male and female both accompany the fledged young for 7—18 days. Some males do not feed them, but they incessantly express their care by ticcing. The fledged young roost together in cocknests or at other sheltered places. At eventide the male attracts his young by means of song or ticcing to one

of his nests. It very seldom occurs, that also the female takes an active part in this performance.

Nearly for the whole year, but most intensively in spring, the male, by means of song and posturing, defends a territory against other males. It is only not aggressive against those males, that guide their fledged young. Young males take a territory in their first autumn or in the next spring. As contrasted with the behaviour of many other Passeres, the male defends his territory for the whole breeding season. This may have connection with the polygamous behaviour of the male. In severe winter and possibly in August the males do not defend their territories against rivals.

In cold nights many males and females roost together in old cocknests.

The males hold the same territories from one year to another.

The surface of a male's territory was 0,3—1,2 hectares.

The female has no connection with the male's territory and often changes her breeding place (and consequently her partner) even from first to second brood in the same breeding season.

Polygamy is an instinctive feature in the behaviour of the wren. In the garden at Stein almost 50 % of the males came to polygamy and it occurred three times that a male had three females at the same time. Every year some unpaired males were living in the close neighbourhood of the polygamous males. Probably it was especially the quality of the cocknests, built by the different males, that influenced the choice of the females.

Polygamy has also been stated in two American *Troglodytidae*, viz. *Telmatorhynchus palustris* and *Troglodytes aedon*.

The male wren is a nestbuilding specialist: he constructs a domed nest and makes many of them. This specialisation is combined with a poor development of brooding instincts. This may have given rise to the polygamous habit. The female is able to take the care of the brood without the help of her mate by means of the good shelter furnished by the domed nest.

Literatuur:

- Addicott, A. B. (1938): Behaviour of the bush-tit in the breeding season. — The Condor, 40, p. 49—63.
- Baldwin, S. P. (1921): The marriage relations of the House Wren. — The Auk, 38, p. 237—244.
- and S. C. Kendeigh (1927): Attentiveness and Inattentiveness in the nesting behaviour of the House Wren. — The Auk, 44, p. 206—216.
- and W. Wedgwood Bowen (1928): Nesting and local distribution of the House Wren (*Troglodytes aedon aedon*). — The Auk, 45, p. 186—199.
- Burkitt, J. P. (1919; 1920): The Wren. — The Irish Naturalist, 28, p. 85—89; 29, p. 107.
- Butterfield, E. P. (1919): The Common Wren. — The Irish Naturalist, 29, p. 123—124.

- Cox, A. H. Machel (1926): Two pairs of wood-warblers nesting close together. — British Birds, 20, p. 74.
- Darwin, Charles (1883): Het ontstaan der soorten door middel van de natuurselektie. Uit het Engelsch vertaald door Dr. T. C. Winkler, tweede druk. — Utrecht.
- Delacour, J. et F. Edmond-Blanc (1933—1934): Monographie des Veuves. — L'oiseau, Nouv. Ser. Vol. 3, p. 519—562, 587—726; Vol. 4, p. 52—110.
- Dersch, F. (1913): Abriss aus dem Vogelleben des Vogtlandes, speziell Plauen und Umgebung. — Orn. Monatsschr., 38, p. 342.
- Dijk, O. van (1904): Winterkoning - winterbroeder. — De Levende Natuur, 9, p. 252.
- Forrest, H. E. (1924): Winter breeding of Wren. — British Birds, 18, p. 275.
- Freitag, F. (1936): Aus dem Leben beringter Stare zur Fortpflanzungszeit. — Vogelring, 8, p. 8—15.
- Groebbels, F. (1932): Das Brüten des männlichen Haussperlings (*Passer d. domesticus*). — Beitr. Fortpfl. biol. Vögel, 8, p. 26.
- (1937): Der Vogel, Zweiter Band. — Berlin.
- Hann, H. W. (1937): The life history of the Oven bird. — Wilson Bull, 49, p. 145—237.
- Harrison, T. H. and John N. S. Buchan (1934): A field study of the St. Kilda Wren (*Troglodytes troglodytes hirtensis*), with special reference to its numbers, territory and food habits. — Journ. Anim. Ec., 3, p. 133—145.
- (1936): Further notes on a field study of the St. Kilda Wren (*Troglodytes troglodytes hirtensis* Seeb.) with special reference to its nest habits and song. — Scott. Naturalist Nr 217, p. 9—21.
- Hartley, P. H. Trahair (1934): Apparent polygamy in the Willow-warbler. — British Birds, 28, p. 78.
- Heinroth, O. und M. (1924—1928): Die Vögel Mitteleuropas. — Berlin.
- Howard, H. E. (1907—1914): The British Warblers. — London.
- (1920): Territory in Bird Life. — London.
- Hurrell, H. G. (1934): A Chiffchaff triangle. — British Birds, 28, p. 79.
- Kendeigh, S. C. (1934): The role of environment in the life of birds. — Ecol. Monogr., 4, p. 299—417.
- and S. P. Baldwin (1937): Factors affecting yearly abundance of Passerine birds. — Ecol. Monogr. 7, p. 91—123.
- Kluijver, H. N. (1933): Bijdrage tot de biologie en de ecologie van den spreeuw, (*Sturnus vulgaris vulgaris* L.) gedurende zijn voortplantingstijd. — Versl. en Meded. Plantenziektenk. Dienst te Wageningen, No. 69.
- Lack, D. and L. (1933): Territory reviewed. — British Birds, 27, p. 179—199.
- Lack, D. (1935): Territory and polygamy in a Bishop Bird, *Euplectes hordeacea hordeacea* (Linn.). — The Ibis, 13th Series, Vol. 5, p. 817—836.
- Meise, W. (1936): Neue Ergebnisse der Revierforschung. — Mitt. Ver. Sächs. Orn., 5, p. 1—23.

- No. 1—3, Aug. '40] KLUIJVER c.s., De levenswijze van den winterkoning
- Nice, M. M. (1933—1934): Zur Naturgeschichte des Singammers. — Journ. f. Ornith., 81, p. 552—595; 82, p. 1—96.
- Niethammer, G. (1937): Handbuch der deutschen Vogelkunde, Band I. — Leipzig.
- Rivière, B. B. (1927): Ornithological Report from Norfolk. — British Birds, 20, p. 258—260.
- Ryves, B. H. (1934): The breeding-habits of the corn-bunting as observed in North Cornwall; with special reference to its polygamous habit. — British Birds, 28, p. 2—26.
- Schlegel, H. (1854—1858): De Vogels van Nederland. — Leiden.
- Sehlbach, F. (1901): Orn. Monatsschr., 26, p. 425.
- Steinfatt, O. (1934): Zur Paarungs- und Brutbiologie der Beutelmeise (*Remiz p. pendulinus*). — Beitr. Fortpfl. biol. Vögel, 10, p. 7—17.
- Stresemann, E. (1927—1934): Aves. — Handbuch der Zoologie, 7. Band, 2. Hälfte. — Berlin.
- Thijssen, Jac. P. (1913): Het Vogeljaar. — 2e druk, Amsterdam.
- Tinbergen, N. (1935): The behaviour of the Rednecked Phalarope (*Phalaropus lobatus* L.) in spring. — Ardea, 24, p. 1—42.
- (1936): The function of sexual fighting in birds, and the problem of the origin of the „territory”. — Bird Banding, 7, p. 1—8.
- (1939): The behaviour of the Snow-Bunting in spring. — Trans. Linn. Soc. New-York, Vol. 5.
- Uttendörfer, O. (1939): Die Ernährung der deutschen Raubvögel und Eulen und ihre Bedeutung in der heimischen Natur. — Neudamm.
- Verwey, J. (1930): Die Paarungsbiologie des Fischreiher. — Zool. Jahrb., 48, Abt. allg. Zool. u. Physiol., p. 1—120.
- Welter, W. A. (1935): The natural history of the Longbilled Marsh Wren. — Wilson Bull., 47, p. 1—34.
- Wolda, G. (1918): De staartmees. — Ardea, 7, p. 63—77.
- Zimmermann, R. (1922): Das Liebesleben der Vögel. — Dresden.

Afgesloten te Muiderberg,
Huize „Woudheuvel”,
April 1940.