

EENIGE PHYSIOLOGISCHE VRAAGSTUKKEN BIJ DEN VOGEL.

II. Het Broeden.



REEDS bij mijn inleiding toonde ik hoe men het broeden der vogels kon opvatten als een energievorm en wel als een hooger en dan hun zang. In dit hoofdstuk zal ik aan de hand van feiten deze meening nader motiveeren.

Naarmate wij later in het voorjaar komen, kan in gelijke tijdsruimten, steeds meer energie verzameld worden. We nemen dit waar en 't is ook begrijpelijk, als gevolg van de snel hooger wordende temperatuur, meerdere energie van de zon, waarop het leven op onze planeet geheel aangewezen is.

Zooals ik zei: we nemen dit reeds direct waar: men denke er maar slechts aan, hoe de heele voortgang in de natuur later in het voorjaar in een veel sneller tempo geschiedt. In gewone voorjaren zien wij zoo bijv., hoe beukenknoppen weken werk hebben los te breken, terwijl, toen in 1917 de groei door langdurige en hevige koude lang was opgehouden, het in 't blad schieten bij de plotseling invallende warmte van Mei in enkele dagen gebeurd was. In *Mei* geschiedde dus in enkele dagen, waar anders in *Maart* weken voor waren noodig geweest.

Zoo is er ook in normale jaren tusschen 't ontplooiën van berk en beuk *enkele weken* verschil; toen in 1917 in Mei was 't verschil nauwelijks merkbaar: alle boomsoorten ontplooiden — bijna tegelijk — in den loop van een enkele week hun bladeren. Later in het voorjaar zullen zoo alle verschillen gereduceerd worden. Zoowel tusschen soorten, als individuen, zal daar steeds minder van blijken. Bij den zang toonde ik dit ook reeds. Er blijkt nu dus, dat energiever verschillen later in 't voorjaar door 't veel sneller beschikbaar komen van energie, belangrijk minder tot uiting komen.

Omgekeerd zal ik nu met gegevens toonen, dat ook bij het broeden verschillen later in 't jaar sterk minder worden, hetgeen er dus voor pleit, dat ook het broeden een vorm van energie is.

Aantal dagen dat de vogels eerder begonnen met leggen tusschen 1918 en 1917		Volgorde in het begin van leggen (als voorbeeld: 1918 te Bilthoven) ¹⁾
te BILTHOVEN	te WAGENINGEN	
44	31	20 Maart
29	26	1 April
25	17	6 April
21	21	15 April
2	4	6 Mei

¹⁾ De aanvangsdata zijn resp. van kuif-, zwarte-, Glanskop-, Pimpelmees en Gekr. Roodstaart.

EENIGE PHYSIOLOGISCHE VRAAGSTUKKEN BIJ DEN VOGEL. 165

Uit deze tabel blijkt duidelijk genoeg, dat naarmate de vogels later met broeden beginnen (zie 3e kolom), de verschillen (zoowel te Bilthoven, als te Wageningen) sterk minder worden.

Ook zal ik nog met een half dozijn gegevens, als voorbeeld, toonen, hoe ook de tijd tusschen het aanvangen met zingen en met broeden later in 't jaar sterk vermindert. Dit wijst er dus eveneens op, dat zang en broeden twee vaststaande hoeveelheden energie zijn. Door 't beschikbaar komen van meer energie later in 't voorjaar kan de grootere hoeveelheid, die voor 't broeden noodig is, spoediger verzameld worden. Hier volgen de voorbeelden.

(BILTHOVEN, 1918)

	Begin van zang	Leggen van 't ei	Tijdsverschil
Zwarte mees.....	17 Januari	1 April	$\pm 2\frac{1}{2}$ maand
Zanglijster	29 Januari	10 April	$\pm 2\frac{1}{2}$ maand
Schildvink	13 Februari	midden April	± 2 maanden
Roodborstje.....	12 Februari	midden April	± 2 maanden
Fitis.....	9 April	eerste dagen van Mei	± 3 weken
Gekraagde Roodstaart	19 April	6 Mei	$\pm 2\frac{1}{2}$ week

Evenals bij den zang, willen we ook hier nagaan de volgorde, waarin de verschillende soorten met broeden aanvangen. Als voorbeeld:

WAARNEMINGEN TE BILTHOVEN IN 1918

Kuifmees.....(tk.) ¹⁾	20 Maart	Pimpel.....(tk.)	15 April
Zwarte mees.....(tk.)	1 April	Schildvink.....(tk.)	midden April
Merel.....(gr.) ²⁾	3 April	Fitis.....(bl.) ³⁾	begin Mei
Glans-zwartkopmees....(tk.)	6 April	Gekraagde Roodstaart..(l.) ⁴⁾	6 Mei
Koolmees.....(tk.)	7 April	Hierna uitsluitend <i>alle andere</i>	
Zanglijster.....(gr.)	10 April	<i>blad en luchtvoeders.....</i>	Mei
Roodborst.....(gr.)	midden April		

Onmiddellijk valt 't ons op, dat hier de groote regelmaat in de volgorde, zooals bij den zang, ontbreekt. Pleit dit nu niet *tegen* een opvatting van het broeden; als een vorm van energie?

Dit hoeft in het geheel niet. Hier bij het broeden vinden we wel de blad- en luchtvoeders allemaal achteraan, maar de grond- en takvoeders zijn door elkaar geworpen. Vragen we ons nu nog eens even af, waaróm wij de takvoeders 's winters in een bevoorrechte positie achten boven de grondvoeders. Als 't sneeuwt, vriest is het voor de laatsten moeilijk (zoo niet onmogelijk) voedsel te zoeken, den takvoeders belemmert dit 't voedselzoeken daarentegen niet.

Komen wij echter wat later in den tijd, als de vogels zijn gaan zingen en 't weer over het geheel wat zachter is, dan ontwaakt het eerste jonge leven

¹⁾ Tk. = takvoeder; ²⁾ gr. = grondvoeder; ³⁾ bl. = bladvoeder; ⁴⁾ l. = luchtvoeder.

op den grond. De eerste uitwerking van de intensere kracht der zonnestralen doet zich op den grond gevoelen: 't eerst treedt daar jong leven op; pas later hooger: in de boomen. Dan worden de grondvoeders dus bevoorreed boven de takvoeders en kunnen hun achterstand door den winter ten opzichte van de eerste groep geheel of gedeeltelijk inhalen. Op een dergelijke wijze lijkt mij de dooreenwerking van tak- en grondvoeders bij het broeden zeer verklaarbaar.

Ook op een derde wijze kunnen wij nu nog nagaan, of het broeden meer is een energiekwestie, dan wel een reageeren op een directen uitwendigen prikkel. Of m.a.w. hangen de aanvangsdata van 't broeden méér samen met een directe temperatuur (uitwendigen prikkel), dan wel met een temperatuursom vanaf 1 Januari (energiekwestie), welke aangeeft of in de voorafgaande maanden een gunstige of ongunstige periode de overhand heeft gehad.

De vraag zal rijzen, of die temperatuursom, die we willen bezigen, om te kunnen beoordeelen of de voorafgegane periode gunstiger of ongunstiger was, een goede benadering daarvoor is. De bedoeling is toch, te peilen de gesteldheid van het voedsel (voor de energiekwestie), welke we afhankelijk stellen van de gevorderdheid van den plantengroei. Deze laatste is nu bij ons in het voorjaar sterk afhankelijk van al of niet zacht weer. En om even te toonen, dat werkelijk kleine verschillen in plantengroei door die temperatuursom tot uiting komen, het volgende voorbeeld:

	Gemiddelde aanvang seringenbloei	Gemiddelde temperatuur- som van 1 Jan.—1 Mei
Maastricht.....	5 Mei	23.8° C.
Middelburg ¹⁾	11 Mei	21.2° C.
Alkmaar ²⁾	16 Mei	18.8° C.
Midwolda ³⁾	21 Mei	17.4° C.

Om nu den loop der aanvangsdata van de broedperioden in verschillende jaren te vergelijken met den gang der temperatuursommen en directe temperaturen, zal ik bezigen de gegevens hieromtrent de laatste tien jaren door den Heer Wolda verzameld (welke ik voor dergelijk onderzoek steeds mocht gebruiken) op Oranje Nassau's Oord en die van mijzelf de laatste drie jaar op N.Houdringe.

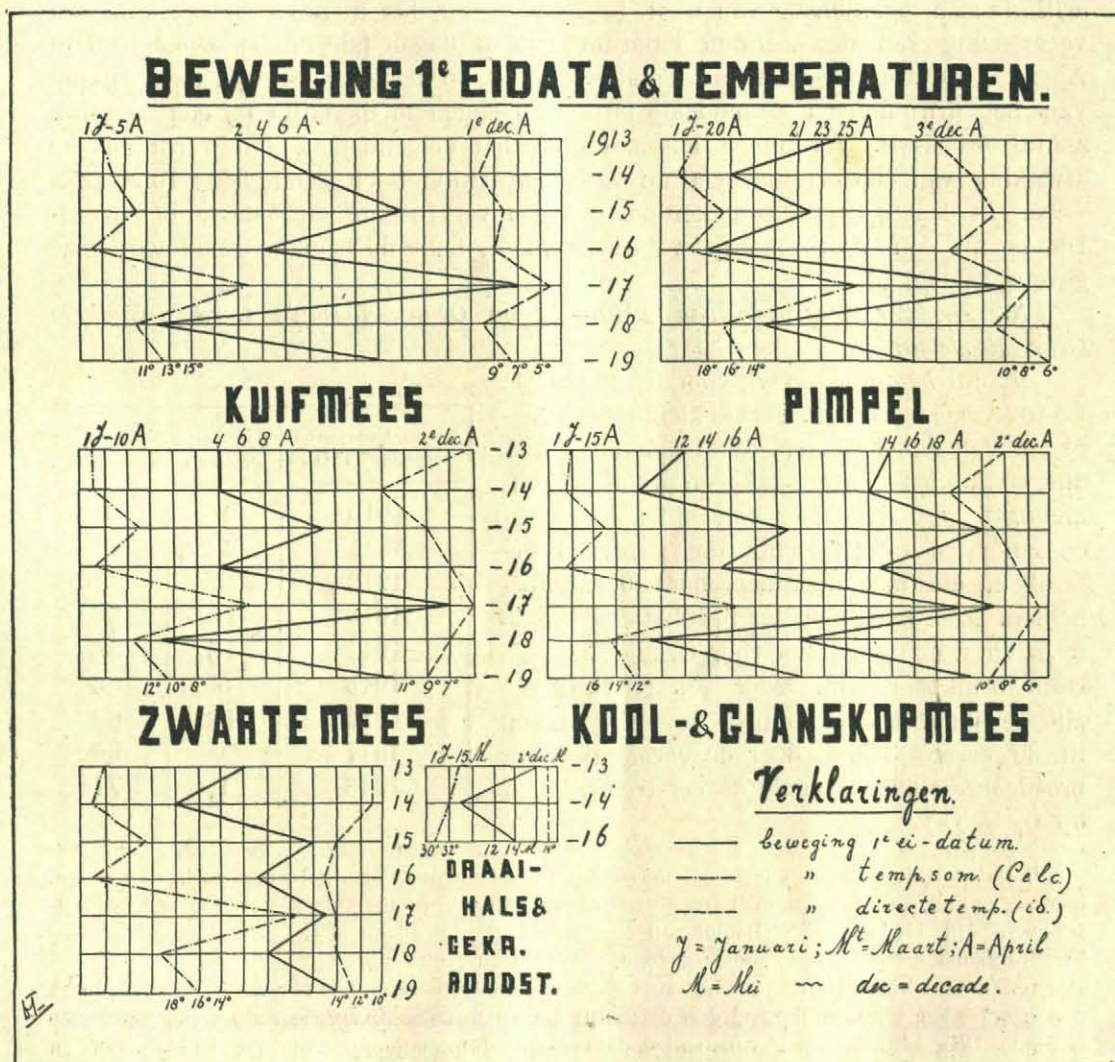
Het blijkt echter noodig met behulp der *waarschijnlijkheidsrekening* zooveel mogelijk de factoren te elimineeren, die op zichzelf reeds tot een schommeling der eerste data leiden. We moeten n.l. in aanmerking nemen, dat we vergelijken

1) Meteorologische gegevens hierover genomen van 't nabijgelegen waarnemingsstation te Vlissingen.

2) Idem te Hoorn.

3) Idem te Groningen.

in verschillende jaren de begintdata van eerste eieren en niet de *gemiddelden* van die data en dit geeft, zoodra wij te doen hebben met een wisselend aantal boedels, op zichzelf reeds een schommeling (als alle andere factoren gelijk blijven). Dit is op fig. 1 aanschouwelijk gemaakt. Deze schommelingen behooren we nu



natuurlijk in rekening te brengen. Geharde individuen beginnen 't eerst te broeden; de minst geharde 't laatst. Ik zal aannemen, dat zéér geharde en zéér weinig geharde individuen 't minst, gemiddeld geharde individuen 't talrijkst voorkomen, m. a. w. dat de frequentieverdeeling van eerste broedsels in den grond *normaal* is,

hoewel zij door allerlei oorzaken wordt verstoord. ¹⁾ Deze normale frequentie-distributie heeft nu de eigenschap, dat de uitwijking van het (arithmetisch) gemiddelde evenredig is met den vierkantswortel uit het aantal gevallen.

Of met één voorbeeld toegelicht: was het tweede jaar het aantal broedsels roodstaartjes $4 \times$ zoo groot als 't eerste, dan gaf dit een uitwijking van het arithmetisch gemiddelde van $u \times \sqrt{4} = 2u$ en dus hierdoor alleen reeds een vervroeging van den eersten eidatum van u dagen (zie fig. 1). Zoo liggen in April 40 broedsels van de koolmees over ± 20 dagen verspreid: de afwijking van het arithmetisch gemiddelde is dus 10 dagen in dien tijd bij een dergelijk aantal broedsels. Verdubbelt het aantal nu het volgend jaar, dan wordt dus de afwijking van den eersten eidatum van het arithmetisch gemiddelde $10 \times \sqrt{2} = \pm 14$ dagen, wat alleen hierdoor dus een vervroeging van 4 dagen beteekent. Dit is nu één voorbeeld. Ik wil echter in dit licht de bruikbaarheid van onze gevens bezien, nl.

A. *Die der trekvogels van 1910—'18 op Oranje-Nassau's Oord. Draaihals Gekr. Roodstaart.*

Voor al hier moeten wij voorzichtig wezen. De trekvogels geven nl. slechts kleine schommelingen van enkele dagen. We behooren er hier dus sterk op te letten, dat geen groote schommelingen optreden door verschillen in aantal en zullen daarom slechts die gegevens gebruiken, die met niet meer dan 50 pct. toenemen. Zoo kan men op nevenstaand lijstje bv. zien welke gegevens voor Oranje-Nassau's Oord bruikbaar zijn. Voor „N. Houderinge“ zijn ze alle onbruikbaar (een te sterke stijging in de eerste 3 jaar, door de verbetering der broedgelegenheid, evenals de eerste drie jaar op O. N. O.)

Nestkastproeven op Oranje Nassau's Oord	Aantallen broedsels	
	Draaihals	Gekr. Roodst.
1910	1	4
1911	4	8
1912	8	32
1913	16	50
1914	15	48
1915	5	60
1916	12	62
1917	4	64
1918	1	71

¹⁾ Dat een dergelijke gehardheid normaal varieert en dus ook de 1e ei-data in den grond, is waarschijnlijk. Hoewel men 't uit de figuur uit mijn »Vergelijkende gegevens der Nestkastproeven« (afl. 11, jaarg. XXIII) niet zou zeggen. Maar niet alleen is het aantal gegevens nog te gering, maar ook zijn er, zooals gezegd, steeds belangrijke storende oorzaken:

1e. Onnauwkeurigheden, die bij onze wijze van controleeren (eens per week) onvermijdelijk zullen optreden. Soms is niet op één dag nauwkeurig te zeggen, wanneer de vogel het eerste ei legde. Door samenvoeging van eenige data, wordt deze fout natuurlijk verkleind. Dit is in fig. 2 uitgevoerd en men zal zien, dat de verdeling nu ook al meer »normaal« wordt.

2e. De controle stoort de vogels nog al eens in hun nestbezigheden. Dit noopt hen, hetzij hun leggen te vertragen, hetzij hun broedsel te maken buiten onze kastjes. Soms ook worden de vogels in hun leggen of broeden verstoord en maken na enkele dagen *weer* een broedsel.

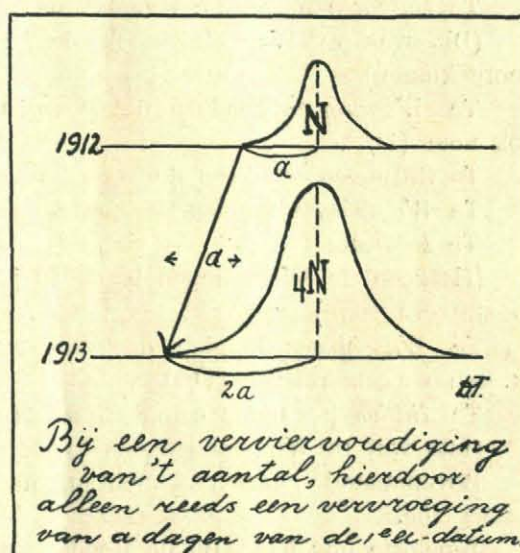
3e. Op natuurlijke wijze worden bovendien wel 30 pct. der vogels door vernieling (roofdieren), regen in den loop van 't nestelen er toe gebracht meer of minder gauw een vervolgbroedsel te beginnen. Bovenstaande oorzaken verstoren een oorspronkelijke regelmaat zeer.

EENIGE PHYSIOLOGISCHE VRAAGSTUKKEN BIJ DEN VOGEL. 169

Dat de schommelingen over 't geheel geringer zijn bij de trekvogels dan bij de winterharde soorten (zie b.v. 1916/17, 1917/18!) zullen we daarin moeten zoeken, dat de trekvogels later in 't jaar broeden (verschillen dus minder uitkomen), maar ook daarin, dat een strengere winter bij de winterharde soorten zoowel invloed heeft op hun *voedsel* als op de dieren zelf in den winter (grootte uitstraling, weinig voedsel, dus vermagering), bij de trekvogels alleen op hun voedsel, daar ze 's winters afwezig zijn. Bij de standvogels werkt dit dus *multipliceerend*, wat de verschillen versterkt.

B. Bruikbaarheid der gegevens van winterharde soorten.

We hebben hier nog een extra-gevaar, dat de schommelingen door de verschillen in aantal op zichzelf reeds eenigermate met de temperatuursom zullen op- en neergaan. Na strenge winters is 't aantal immers meest verminderd, na zachte meest vermeerderd. Bij „Oranje-Nassau's-Oord" behooren wij de gegevens tot 1913 uit te schakelen, daar in 't begin een sterke toename optrad. Overigens blijken de data steeds wel $3 \times$ zooveel te schommelen, als bovenstaande verstorende factor zou kunnen veroorzaken (ook voor N.-Houderinge; zoo vinden we van 1917/18 bv. daar wel een $3 \times$ zoo groot aantal koolmeezen-broedsels, maar dit alleen kan slechts één week vervroeging veroorzaken en we vinden werkelijk een vervroeging van vier weken). Deze gegevens kunnen dus alle voor ons doel dienen.



Conclusie. Beschouwt men nu alle graphische voorstellingen, dan blijkt, dat tot nu toe *alle bruikbare gegevens veel nauwkeuriger op en neer gaan met de temperatuursom, dan met de directe temperatuur* (één uitzondering bij den Draaihals, waarbij beide even slecht voldoen). En ook voorzoover deze gegevens reiken, moeten wij dus *het broeden meer beschouwen als een energie-vorm dan als een reageren op directe uitwendige prikkels.* ¹⁾

Voorts wil ik voor het broedvraagstuk verwijzen naar mijn „vergelijkende gegevens der Nestkastproeven in 1917 en 1918" (afl. 11, jaargang XXIII). Het zal nu duidelijk wezen, dat hoe beter een vogelsoort bij een zekere vegetatie

¹⁾ Extreme temperaturen kunnen waarschijnlijk *direct* werken op het gaan broeden. In eind April 1919 trad nl. vorst en sneeuw in waardoor verschillende vogelsoorten in hun leggen gestoord werden en daar eerst eenige dagen later mee doorgingen.

en klimaat aangepast is, hoe eerder hij zijn broedsel zal kunnen beginnen. Vandaar, dat op verschillende plaatsen en in verschillende jaren dezelfde vogelsoort lang niet een gelijk aantal broedsels hoeft te maken. *Dat m. a. w. het aantal broedsels, dat een vogelsoort maakt, geen eigenschap dier soort is*, zooals men tot voor kort dacht en in alle mogelijke boeken kan vinden.

Ter toelichting eenige voorbeelden:

1917 een zeer laat en ongunstig jaar, toen maakte:

Te Wageningen de kuifmees één broedsel: geen één vogel meer dan één (dus 1).

Te Bilthoven maakte één kuifmees toen twee broedsels (2).

1918 een veel gunstiger jaar, toen maakte:

Te Wageningen de koolmees twee broedsels; een vervolgbroedsel op het tweede kwam ook voor ($2\frac{1}{2}$) ¹⁾.

Te Bilthoven hetzelfde; één ex. maakte echter een derde broedsel. (3).

(Dit was te Wageningen in de 10 jaren van de proeven zelfs nog nooit voorgekomen).

Te Wageningen maakte de Pimpel één broedsel; een vervolgbroed kwam ook voor ($1\frac{1}{2}$).

Te Bilthoven maakten deze vogels twee broedsels (2).

Te Wageningen konden de Zwarte meezen zoo maken $2\frac{1}{2}$ broedsels.

Te Bilthoven " " " " " " " 3 "

(Hetgeen te Wageningen in de 10 jaren van de proeven ook nog nooit geconstateerd werd).

Te Wageningen konden de Glans-zwartkopmeezen één broedsel maken, één ex. een vervolgbroedsel ($1\frac{1}{2}$).

Te Bilthoven konden eenige Glans-zwartkopmeezen twee broedsels maken (2), (iets wat te Wageningen ook nog nooit gezien werd).

Bovenstaande gegevens lichten, naar ik meen, het beweerde duidelijk genoeg toe.

Tenslotte nog iets. Bij de Roodstaartjes in Mei vinden we eenzelfde aantal broedsels binnen veel minder tijd opgehoopt, dan bij de koolmees, die in April met broeden aanvangt. Ik meen, dat we hierbij niet direct aan soortverschillen hoeven te denken (d. w. z. minder variatie in gehardheid bij de Roodstaartjes). Immers de Roodstaartjes beginnen in Mei met broeden, wanneer individuele verschillen veel minder tot uiting komen dan in de nog veel koudere maand April. Daardoor alleen zullen dientengevolge de 1e eidata in April meer uitgespreid worden (koolmees), in later tijd meer samengehoopt zijn (roodstaartje).

Wageningen.

D. TOLLENAAR.

¹⁾ Onder een vervolgbroedsel wordt verstaan 't broed, dat op een verongelukt broedsel volgt. Daar er minder tijd noodig is, tot het maken van een volledig broedsel + een vervolgbroedsel, dan voor twee volledige broedsels, geef ik 't eerste aan door $1\frac{1}{2}$, het tweede door 2.