

Het merkwaardige paarsysteem van de Pimpelmees

Bart Kempenaers

Inleiding

Een van de meest opvallende ontdekkingen van de laatste jaren in verband met het paargedrag van vogels is het voorkomen van overspel of extra-paar-copulaties. Het wordt langzamerhand duidelijk dat deze copulaties buiten de sociale paarband een heel belangrijke rol spelen in het voortplantingsgedrag van vogels. In hun recent boek geven Birkhead & Möller (1992) een overzicht van onze huidige kennis van het copulatiegedrag bij vogels en men stelt vast dat bij alle soorten die in detail werden bestudeerd, extra-paar-copulaties voorkomen.

Nu is dit 'overspelgedrag' al langer bekend en beschreven, maar een recente ontwikkeling in de biochemie heeft in dit onderzoek een kleine revolutie teweeggebracht. Het gaat hier over de techniek van de DNA-fingerprinting (of genetische vingerafdruk), waarmee onderzoekers in staat zijn ouderschapsbepalingen uit te voeren. Met behulp van deze techniek kan men dus nagaan in hoeverre de sociale vader (het mannetje dat helpt voeren) inderdaad ook de biologische vader van de jongen in het nest is. Als het overspelgedrag ook aanleiding geeft tot de bevruchting van een of meer eieren, dan zullen in een nest jongen voorkomen van verschillende vaders.

Wat kunnen wij hieruit leren over het gedrag van vogels? Om dat beter te begrijpen, wil ik eerst een belangrijke theorie voorstellen die geldt voor alle diergedrag. Wij gaan er vanuit dat elk individu van een bepaalde soort zal trachten zijn eigen voortplantingssucces gedurende zijn leven te maximaliseren, dikwijls ten koste van het succes van andere individuen. Dat leidt tot een voortdurende concurrentie tussen individuen, bijvoorbeeld om schaarse hulpbronnen zoals voedsel of een geschikte nestplaats of een partner.

Deze theorie voorspelt ook dat er een conflict tussen mannetjes en wijfjes zal optreden. In het algemeen geldt voor mannetjes dat ze willen paren met zo veel mogelijk wijfjes, zodat ze zoveel mogelijk eieren kunnen bevruchten en dus veel jongen hebben. Om dat doel te bereiken kunnen mannetjes twee strategieën volgen. Enerzijds kunnen ze trachten te paren met meer dan één wijfje (= polygamie), anderzijds kunnen ze copu-

leren met wijfjes die zijn gepaard met andere mannetjes. Een mannetje dat aldus extra-paar-copulaties uitvoert die aanleiding geven tot de bevruchting van een ei, geniet een dubbel voordeel: hij is vader van een extra jong én een ander paartje staat in voor het grootbrengen van dat jong, zodat hij zelf geen ouderzorg hoeft te investeren. Aan de andere kant zal elk mannetje ook trachten te vermijden dat hij wordt bedrogen, dit is dat hij een jong verliest. Bij veel vogelsoorten werd vastgesteld dat mannetjes voortdurend in de buurt blijven van hun vruchtbaar wijfje en trachten te verhinderen dat andere mannetjes met haar copuleren. Zo'n gedrag noemt men dan ook 'partnerbewaking'. Möller (1990) argumenteert zelfs dat het verdedigen van een territorium tegen andere mannetjes kan worden gezien als een vorm van partnerbewaking.

Wij kunnen dus besluiten dat een mannetje zijn voortplantingssucces kan maximaliseren door (1) polygaam te worden, (2) extra-paar-copulaties

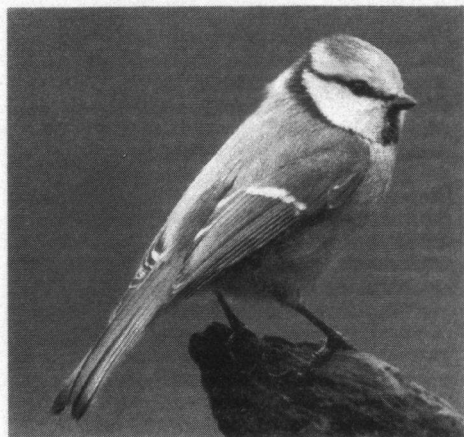


In de jaren 1990 en 1991 werd een populatie Pimpelmezen bestudeerd in een kasteelpark ten noorden van Antwerpen.
Foto: Henk Harmsen.

uit te voeren en (3) te vermijden dat hij zelf wordt bedrogen via partnerbewaking.

Maar hoe kan een wijfie haar voortplantingssucces maximaliseren? Voor een wijfie dat slechts een beperkt aantal relatief kostbare eieren kan leggen, komt het erop aan er voor te zorgen dat elk ei resulteert in een gezond jong. Daarom zullen wijfjes kieskeurig zijn over het territorium en over de nestplaats waar ze gaan broeden, maar ook over het mannetje dat voor haar en haar jongen zal zorgen.

Tot voor kort dacht men dat het wijfie weinig of geen belang had bij extra-paar-copulaties. Men ging uit van de veronderstelling dat het de mannetjes waren die actief op zoek gingen naar andere wijfjes om ermee te paren en dat het wijfie een eerder passieve rol speelde. Voor een aantal vogelsoorten is dat wellicht ook het geval. Het meest extreme voorbeeld komt van watervogels zoals de Wilde Eend (*Anas platyrhynchos*) waar jaarlijks een aantal wijfjes verdrinken of gewond geraken als gevolg van geforceerde extra-paar-copulaties. Men spreekt dan ook niet helemaal



De meeste mannetjes in de bestudeerde populatie zijn monogaam, maar één op de vijf is in staat een tweede of zelden een derde wijfie te lokken.
Foto: Henk Harmsen.

ten onrechte van 'verkrachting' bij eenden. Tegelijkertijd moet men echter vaststellen dat bij sommige soorten het de wijfjes zijn die actief op zoek gaan naar andere (buur)mannetjes om ermee te copuleren. Dat doet veronderstellen dat wijfjes ook een of ander voordeel uit dit gedrag kunnen halen.

In 1990 en 1991 bestudeerden wij een populatie Pimpelmezen (*Parus caeruleus*). Deze op het eerste zich welbekende soort - 's winters op de voeder tafel en in het voorjaar in de nestkast - blijkt immers een zeer boeiend paargedrag te vertonen. Het doel van het onderzoek was na te gaan in hoeverre gedragingen zoals partnerbewaking en extra-paar-copulaties bij deze soort voorkomen. Tijdens de studie ontdekten wij dat pimpelmeeswijfjes dikwijls actief extra-paar-copulaties solliciteerden bij naburige mannetjes.

In dit verhaal wil ik een mogelijke verklaring geven voor dit toch wel merkwaardige gedrag.

De gevolgte onderzoeksmethode

1. De pimpelmeespopulatie

Wij bestudeerden een populatie Pimpelmezen in een kasteelpark ten noorden van Antwerpen (België) in 1990 en 1991¹. Het zeventien hectare bosgebied bestaat vooral uit oude Eiken (*Quercus spec.*) en Beuken (*Fagus spec.*) met een zeer sterk in omvang variërende ondergroei van vooral Vogelkers (*Prunus spec.*) en Rhododendron (*Rhododendron hirsutum*). Hier en daar wordt het bos doorsneden door grasperken en paden. In dit gebied zijn honderd nestkastjes voor Pimpelmezen aanwezig (de vliegopening heeft een doorsnede van 26 mm, waardoor Koolmezen (*Parus major*) buiten worden gehouden. De meeste mannetjes in deze populatie zijn monogaam, maar ongeveer een op de vijf is in staat een tweede of (zelden) zelfs een derde wijfie aan te lokken. In 1990 broedden 39 wijfjes met 32 mannetjes en in 1991 43 wijfjes met 38 mannetjes.

2. Het veldwerk

Gedurende de wintermaanden worden Pimpelmezen gevangen met mistnetten en door maandelijkse controle van slapende vogels in de nestkasten. Elk individu krijgt een metalen ring van het Belgisch Ringwerk om de poot samen met een unieke combinatie van drie gekleurde plastic ringen. Op deze wijze zijn wij in staat elke individuele Pimpelmees in het veld te herkennen met behulp van een verrekijker. Van alle gevangen vogels meten wij de tarsus- en de vleugellengte en bepalen wij het gewicht. Tevens verzamelen wij van alle individuen bloedstalen voor de vaderschapsanalyse. Dat gebeurt door met een dunnen naald een prikje te geven in de vleugelader, zodat een bloeddruppeltje met een dun buisje kan worden opgezogen. In het vroege voorjaar wordt nagegaan welke individuen een paartje vormen en vanaf maart worden de nestkasten gecontroleerd om na te gaan of de nestbouw is begonnen. Vanaf het ogenblik dat een nest bijna volledig is, houden wij dagelijkse controles om de eileg, het broeden en het uitkomen en later uitvliegen van de jongen op de voet te volgen. Als de jongen acht dagen oud zijn, worden de ouders op het nest gevangen en opnieuw gemeten en gewogen. Zijn de jongen vijftien dagen oud, dan worden zij op hun beurt gemeten en gewogen. Tevens verzamelen wij van elk jong een bloedstaal.

3. Observaties

Vanaf het ogenblik dat de nestbouw begon tot na de eileg, werden een aantal paartjes zeer nauwkeurig bestudeerd. Ten minste om de drie dagen volgden wij elk paartje gedurende een half uur tot twee uur. Wij observeerden onder meer de afstand tussen het mannetje en het wijfie en het copulatiedgedrag (wanneer en hoe frequent co-

¹ - Deze studie is opgenomen in een ruimer onderzoek van koolmees- en pimpelmeespopulaties in verschillende bosgebieden rond Antwerpen. Het in 1979 gestarte onderzoek staat onder leiding van prof. dr. A.A. Dhondt.

puleren ze en met wie?). Tevens noteerden wij wanneer een andere Pimpelmees in het territorium binnendrong en hoe het mannetje en het wijfje op deze indringer reageerden. Wij trachten ook de identiteit van de indringer te bepalen.

Vaderschapsanalyse

1. Techniek

Vaderschapsanalyse werd uitgevoerd met behulp van de DNA-fingerprint-techniek. Deze techniek wordt ook toegepast bij mensen, bij voorbeeld om na te gaan of een kind wel degelijk van de vader is (de 'papa'-test) of bij gerechtelijk onderzoek. Het is niet de bedoeling hier de technische zijde van deze techniek te belichten. Voor meer informatie kan men onder meer terecht bij Logtenberg & Bakker (1987).

Recent wordt deze techniek ook bij vogels gebruikt om na te gaan in hoeverre de jongen in het nest afkomstig zijn van het mannetje dat de jongen voert. Men kan dus opsporen of 'buitenechtelijke' jongen (zogenoemde extra-paar-jongen) voorkomen, op voorwaarde dat men beschikt over een bloeddruppeltje van alle jongen en van de oudervogels. Als er inderdaad extra-paar-jongen aanwezig zijn, dan kan men in een tweede fase de echte, 'biologische' vader trachten te vinden.

paar-jongen verklaren? Om deze vraag te beantwoorden, zullen wij een vergelijking maken tussen het bewakingsgedrag van monogame mannetjes (gepaard met één wijfje) en polygame mannetjes (gepaard met twee wijfjes).

Partnerbewaking kan in het veld op verschillende wijzen worden gemeten. Gewoonlijk worden de volgende gegevens verzameld, telkens gedurende de observatieperiode van een half uur tot twee uur.

(1) Men gaat na hoe lang het mannetje zich binnen een bepaalde afstand van het wijfje bevindt (in ons geval binnen de 25 meter). Hoe meer het mannetje in de buurt van zijn wijfje blijft, hoe moeilijker het zal zijn voor een ander mannetje om het wijfje te benaderen.

(2) Hoe dikwijls vliegt het mannetje van het wijfje weg? Het spreekt vanzelf dat hij dit beter zo weinig mogelijk doet. Soms zal hij echter worden gedwongen het wijfje eventjes in de steek te laten, bijvoorbeeld als er een ander mannetje zijn territorium binnendringt.

(3) Wanneer het wijfje wegvliegt, gaan wij na of het mannetje haar al dan niet onmiddellijk volgt. Om te bewijzen dat mannetjes inderdaad hun wijfje bewaken, vergelijkt men meestal de gegevens van voor de periode dat het wijfje vruchtbaar is met de gegevens bekomen gedurende de vruchtbare periode van het wijfje.

paarsysteem	monogamie	polygynie (1 ♂ 2 ♀♀)	
	(1 ♂ 1 ♀)	primaire ♀	secundaire ♀
	(n = 28)	(n = 8)	(n = 9)
(1) % tijd ♂ < 25 m	91 ± 1	79 ± 3	55 ± 5
(2) % ♂ wegvliegend	37 ± 3	82 ± 2	87 ± 3
(3) % ♂ volgt ♀	59 ± 4	53 ± 6	19 ± 3
proportie nesten met extra-paar-jongen	(n = 25) 0.40	(n = 6) 0.17	(n = 5) 0.0

Tabel 1. Partnerbewaking en het voorkomen van extra-paar-jongen voor monogame en polygame broedsels. Gegeven zijn gemiddelde en standaardfout (n = het aantal geobserveerde paren).

2. Het voorkomen van extra-paar-jongen

De resultaten van het DNA-onderzoek kunnen wij als volgt samenvatten. Van de 36 nesten die wij analyseerden, waren er elf (31%) met ten minste één extra-paar jong. Het aantal vreemde jongen per nest kan verschillen van één tot wel acht. Globaal bleken 33 van de in totaal 314 jongen niet afkomstig te zijn van het mannetje bij het nest.

Het voorkomen van extra-paar-jongen in sommige nesten, maar niet in andere, kan men op verschillende wijzen verklaren. Zo is het bijvoorbeeld mogelijk dat mannetjes onderling verschillen in hun capaciteiten om het wijfje te bewaken. Een andere verklaring zou kunnen zijn, dat er verschillen bestaan in het gedrag van de wijfjes.

Gedragswaarnemingen

1. Partnerbewaking

Zijn er verschillen in de intensiteit waarmee mannetjes hun wijfjes bewaken en zo ja, kunnen deze verschillen het al of niet voorkomen van extra-

Als partnerbewaking optreedt, zien wij tijdens de vruchtbare periode een toename van de tijd dat het mannetje dicht bij zijn wijfje vertoeft, een afname in het aantal keren dat hij van haar wegvliegt en een toename in het aantal keren dat hij haar volgt wanneer ze wegvliegt. Een probleem dat hierbij optreedt, is dat men voor de meeste vogelsoorten de exacte vruchtbare periode van het wijfje niet kent. Meestal gaat men ervan uit dat wijfjes vruchtbaar zijn vanaf vijf dagen voor de leg van het eerste ei tot de dag dat ze het voorlaatste ei hebben gelegd. Het is enkel gedurende deze periode dat een copulatie aanleiding kan geven tot de bevruchting van een ei.

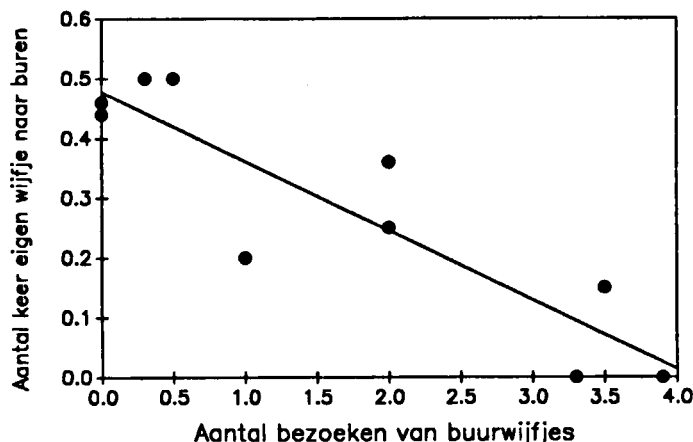
Laten wij nu de intensiteit van partnerbewaking door monogame en polygame mannetjes vergelijken. Bij polygame mannetjes maken wij nog het onderscheid tussen het primaire en het secundaire wijfje. Het primaire wijfje is het wijfje dat eerst met het mannetje was gepaard. Van de twee wijfjes is het primaire wijfje dus meestal het wijfje dat eerst met de nestbouw begint, dat het eerste eieren legt en het vroegst jongen heeft en

dat het meeste hulp krijgt van het mannetje bij het grootbrengen van de jongen. Uit tabel 1 blijkt nu dat monogame mannetjes hun wijfje beter bewaken dan polygame mannetjes. Bovendien zien wij dat primaire wijfjes beter worden bewaakt dan secundaire wijfjes. Wij zouden dus kunnen voorspellen dat polygame mannetjes meer hebben te lijden van het verlies van vaderschap, dan monogame mannetjes. Extra-paar-jongen zouden vooral voorkomen in de nesten van de secundaire wijfjes, aangezien deze het minst intens worden bewaakt. Tot onze verwondering bleek echter dat het precies omgekeerd was. Zoals uit tabel 1 mag blijken, werden er geen extra-paar-jongen gevonden in de nesten van de secundaire wijfjes en slechts een polygaam mannetje bleek vaderschap te verliezen in het nest van zijn primaire wijfje. Dit in tegenstelling tot de monogame mannetjes, waarvan 40% werd bedrogen.

Wij kunnen hieruit besluiten dat partnerbewaking bij de Pimpelmees blijkbaar niet erg effec-

mannetjes. Zulke vrouwelijke indringers observeren, is niet eenvoudig, maar het levert wel interessante resultaten op. Zoals verder zal blijken, laat het ons toe te begrijpen waarom extra-paar-jongen voorkomen in bepaalde nesten en niet in andere.

In totaal observeerden wij 206 keer een wijfje op een buurterritorium en in 85% van de gevallen konden wij haar aan de hand van de kleuringen identificeren. Meestal werd zo'n wijfje weggejaagd door het residente wijfje, maar soms werd ze benaderd door het buurmannetje. In 6% van de gevallen zagen wij haar naar een copulatie solliciteren, maar slechts vijf keer konden wij de copulatie ook waarnemen. Het viel op dat wijfjes gedurende deze uitstapjes naar de buurterritoria nooit voedselzoekend werden waargenomen, want men zou kunnen veronderstellen dat ze een bezoek brachten aan een beter territorium om er te foerageren. Hun gedrag deed dus vermoeden dat ze alleen op zoek waren naar extra-paar-copulaties.



Figuur 1. Per territorium wordt weergegeven: (1) het aantal buurwijfjes dat het territorium bezoekt (op de X-as); (2) het aantal bezoeken dat het eigen wijfje brengt aan naburige territoria (op de Y-as); telkens per uur observatietijd. De gegevens werden verzameld in 1991.

tief is en dat verschillen in dit gedrag geen verklaring kunnen geven voor het al dan niet voorkomen van extra-paar-jongen in een nest.

2. Copulatiegedrag

Over een periode van twee jaar, observeerden wij 71 copulaties, waarvan er zeven extra-paar-copulaties waren met een buurmannetje. Echter, slechts in twee gevallen gebeurde de copulatie in het territorium van het eigen mannetje, nadat het buurmannetje dit territorium was binnengedrongen. In de overige vijf gevallen werd het wijfje geobserveerd in het naburige territorium, waar ze met het mannetje copuleerde. Telkens werd waargenomen dat het wijfje het mannetje 'uitnodigde' tot copulatie door het typische 'sollicitatiegedrag' te vertonen (mannetje benaderen en met de vleugels trillen). Blijkbaar neemt het wijfje dikwijls het initiatief tot een extra-paar-copulatie, door een bezoek te brengen aan een naburig territorium.

3. Het gedrag van wijfjes

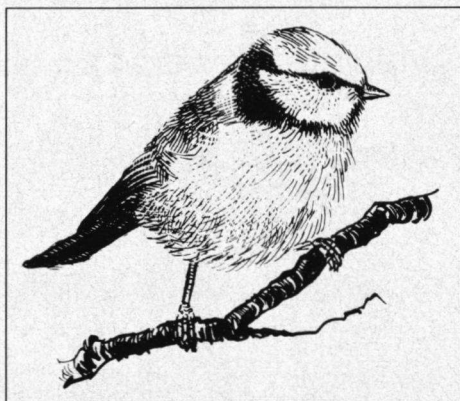
Gedurende de vruchtbare periode werden wijfjes geregeld geobserveerd in territoria van naburige

Wij stelden vast dat er een groot verschil bestaat tussen territoria wat betreft het aantal bezoeken van buurwijfjes. Sommige mannetjes kregen zelden of nooit het bezoek van een buurwijfje, terwijl andere mannetjes zeer dikwijls werden bezocht. Wij maken daarom een onderscheid tussen onaantrekkelijke en aantrekkelijke mannetjes. Op figuur 1 staan ze respectievelijk links en rechts weergegeven. Figuur 1 toont dat er een negatief verband bestaat tussen het aantal bezoeken van buurwijfjes en het aantal keren dat zijn eigen wijfje hem in de steek laat om een buurman te bezoeken. Dus hoe aantrekkelijker het mannetje, hoe minder zijn eigen wijfje hem in de steek laat en omgekeerd.

Indien de bezoeken van een buurwijfje inderdaad leiden tot een extra-paar-copulatie en indien deze laatste op zijn beurt aanleiding geeft tot de bevruchting van een ei, dan verwachten wij dat aantrekkelijke mannetjes minder vaak extra-paar-jongen hebben dan onaantrekkelijke mannetjes. Om dat te testen gebruiken wij die nesten, waarvan wij zowel gedragsobservaties hebben als gegevens van de DNA-fingerprinting. Mannetjes die werden bedrogen, ontvingen

	extra-paar jongen in het nest ja nee	
aantal bezoekende buurwijfjes (per uur observatie)	0,5 ± 0,2 (4)	2,0 ± 0,3 (6)
proportie overlevende mannetjes	0,0 (11)	0,62 (21)
wijfjes	0,36 (11)	0,38 (24)
tarsuslengte (in mm) mannetjes	15,1 ± 0,2 (11)	15,7 ± 0,2 (20)
wijfjes	14,7 ± 0,2 (11)	14,8 ± 0,2 (20)

Tabel 2. Vergelijking tussen nesten met en zonder extra-paar-jongen in aantal bezoekende wijfjes en overleving en morfologische maten van mannetjes en wijfjes. Gegeven zijn gemiddelde ± standaardfout (aantal gegevens).



Aantrekkelijke mannetjes blijken een groter aantal jongen te kunnen voortbrengen.

Tekening: R. Veenstra.

gemiddeld minder bezoeken van wijfjes dan niet bedrogen mannetjes (tabel 2).

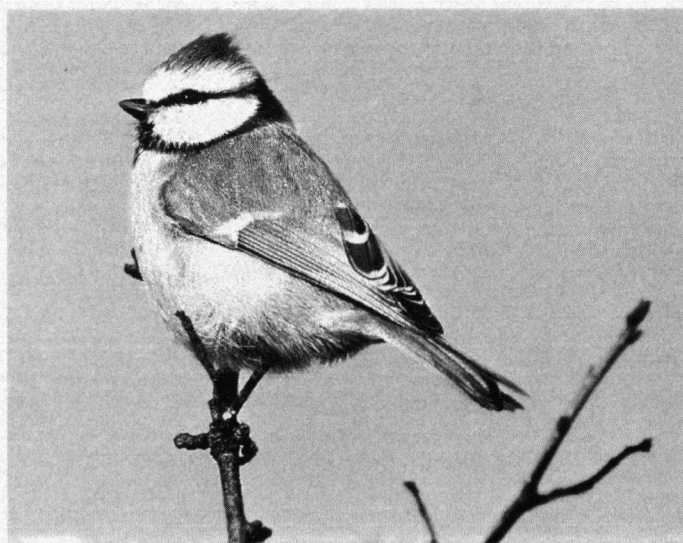
Wij stelden tevens vast dat aantrekkelijke mannetjes significant meer jongen rekruteren in de populatie (dat wil zeggen jongen die overleven en zelf tot broeden komen in het volgende jaar). Mogelijke oorzaken zijn dat aantrekkelijke mannetjes beter zijn in het voorzien van ouderzorg of dat ze genetisch van een betere kwaliteit zijn of dat ze een beter territorium bezitten. Bedrogen mannetjes hadden echter opvallend minder kans om te overleven dan mannetjes die niet werden

bedrogen, terwijl er geen verschil was in overleving van hun wijfjes (tabel 2). Dat suggereert dat territoriumkwaliteit niet belangrijk is, want dan zouden ook de wijfjes minder goed moeten overleven. Wij kunnen dus besluiten dat aantrekkelijke mannetjes van betere (genetische) kwaliteit zijn.

Wat maakt mannetjes aantrekkelijk?

Aantrekkelijke mannetjes zijn dus mannetjes die veel bezoek krijgen van buurwijfjes en die zelf zelden of nooit vaderschap verliezen. Maar hoe zijn wijfjes in staat deze mannetjes te herkennen? Welke eigenschappen moeten mannetjes bezitten om aantrekkelijk te zijn?

Op deze vragen hebben wij voortlopig nog geen antwoord. Wij konden wel vaststellen dat mannetjes met extra-paar-jongen een kleinere tarsus bezitten dan mannetjes die geen vaderschap verliezen (tabel 2). Verder zijn er aanwijzingen dat de conditie van een mannetje een rol speelt. Zo bleek dat een mannetje dat een gewonde vleugel had en daardoor duidelijk minder goed kon vliegen, door zijn wijfje werd bedrogen. Niet alleen observeerden wij het wijfje dikwijls bij twee buurmannetjes, bovendien bleken vijf van de zes jongen afkomstig te zijn van deze buurmannen (twee van de ene, drie van de andere). Het is dus mogelijk dat wijfjes de conditie van het mannetje, die onder meer zou kunnen worden uitgedrukt via het verenkleed of via de zang, gebruiken als 'maat' voor zijn genetische kwaliteit.



Wijfjes houden vaak uitstapjes naar de buurterritoria.
Foto: Mies Koks.



Hoe herkennen de wijfjes de aantrekkelijke mannetjes en welke eigenschappen moeten deze mannetjes bezitten? Op de foto een Pimpelmees in dreighouding. Foto: Harry Koks.

Effect op voortplantingssucces van mannetjes

Wij hebben nu aangetoond dat bij de op het eerste zich 'monogame' Pimpelmees, extra-paar-jongen veelvuldig voorkomen. Dat blijkt het gevolg te zijn van het gedrag van de wijfjes. Wijfjes zijn in staat de relatieve kwaliteit van hun eigen mannetje en dat van de burens in te schatten en hun gedrag hieraan aan te passen. Mannetjes van lage kwaliteit verliezen daarom vaderschap ten voordele van mannetjes van hogere kwaliteit. Het wijfje kan er voordeel bij hebben dat haar jongen afkomstig zijn van de mannetjes van hoge (genetische) kwaliteit, indien deze jongen inderdaad beter overleven of op hun beurt meer nakomelingen voortbrengen.

Welk effect heeft de voorkeur van wijfjes voor bepaalde mannetjes op het voortplantingssucces van mannetjes? Om deze vraag te kunnen

beantwoorden, moeten wij nagaan wie de echte (biologische) vader is van de extra-paar-jongen. Voor 24 extra-paar-jongen van 1990 hebben wij de vader kunnen identificeren. Uit deze resultaten blijkt, dat de spreiding in het voortplantingssucces van de mannetjes nog groter is dan wij dachten. Dat betekent dat sommige mannetjes het extreem slecht doen, terwijl andere mannetjes binnen een seizoen zeer veel jongen grootbrengen. Zo vonden wij bijvoorbeeld twee vaders van extra-paar-jongen, die zelf zeer aantrekkelijke polygame mannetjes waren met respectievelijk zeventien en twintig jongen (en geen verlies van vaderschap). Een ander mannetje bracht zelf zeven jongen groot, maar was daarenboven nog eens vader van negen extra jongen in drie verschillende nesten uit de buurt. Kortom, wie aantrekkelijk is, krijgt alles, wie onaantrekkelijk is, krijgt niets.

■ Bart Kempnaers, Departement Biologie, Universitaire Instelling Antwerpen (UIA), B-2610 Wilrijk, België, telefoon 32 3 8 202 261, fax 32 3 8 202 271.

LITTERATUUR:

Birkhead, T.R. & Möller, A.P. (1992): *Sperm Competition in Birds: Evolutionary Causes and Consequences*. Academic Press, London.

Kempnaers, B., G.R. Verheyen, M. Van den Broeck, T. Burke, C. Van Broeckhoven & A.A. Dhondt (1992): Extra-pair paternity results from female preference for high-quality males in the blue tit. *Nature* (London) 357: 494-496.

Logtenberg, H. & E. Bakker (1987): DNA in de getuigenbank. *Natuur & Techniek* 55: 843-853.

Möller, A.P. (1990): Changes in the size of avian breeding territories in relation to the nesting cycle and risks of cuckoldry. *Animal Behaviour* 40: 1070-1079.