



Pimpelmees 'de profil'. Deze foto werd gebruikt om het volume uit te rekenen (zonder staart). Ook van andere vogelsoorten werden foto's gemaakt ten behoeve van berekeningen. Foto: F. Stoutjesdijk.

## Vogels in de winter: hoe dik is hun jas en andere bespiegelingen

*Flip Stoutjesdijk*

### Inleiding

Als u in de winter een vogeltje met opgebolde veren ziet zitten is het niet erg origineel maar wel voor de hand liggend om van een bolletje veren te spreken. Het vervolg op deze constatering is de vraag 'Hoe groot is dat bolletje en hoeveel levend vogeltje zit daar in?' Het is lang geleden dat ik tussen duim en wijsvinger aangaf: ongeveer zo groot. Dat was 58 mm voor een Koolmees. Zo'n mees weegt ongeveer 18 g. Het leek een redelijke schatting dat binnen in de grote bol een levend bolletje zat met een diameter van 3 cm. Van dit modelletje is vrij gemakkelijk uit te rekenen hoeveel warmte het verliest in afhankelijkheid van de luchttemperatuur, zonnestraling, warmtestraling, de wind en het isolerend vermogen van de jas, als je het binnenste bolletje bij voorbeeld op 40° C houdt. Toen ik dat deed bleek de overeenkomst met metingen die langs een andere weg verkregen waren, heel goed te zijn.

In de literatuur zijn veel gegevens te vinden over het energiegebruik van rustende vogels, afgeleid van het zuurstofgebruik (Kendeigh et al. 1977). Met mijn sommetje kreeg ik een uitkomst die aardig overeenkomt met wat van de Koolmees vermeld wordt.

### Hoe dik is de jas?

Ik begreep dat ik een meer solide basis aan mijn beschouwingen moest geven. Ik maakte daartoe bij luchttemperaturen tussen -5 en -25° C, een serie foto's van

allerlei vogels 'de profil'. Soms poseerde de vogel tegelijk met een bolletje van een bepaalde diameter, anders fotografeerde ik dit achteraf, zonder iets aan de instelling van de telelens te veranderen. Het vogel-

lijf is geen bol, maar wel een omwente-  
lingslichaam dat je als het ware in plakjes  
kunt snijden om de inhoud uit te rekenen  
dank zij het hierboven vermelde vergelij-  
kingsobject.

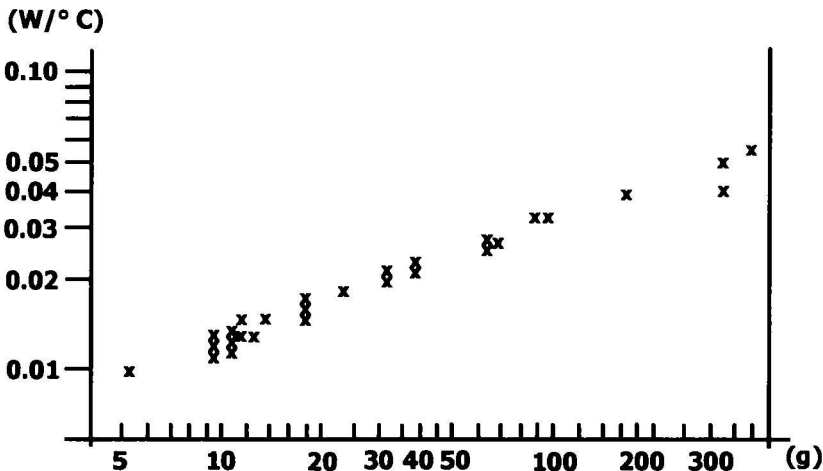
Zo vind je bijvoorbeeld voor de Pimpel-  
mees (zie foto op bladzijde 16) een  
volume van 75,5 cm<sup>3</sup>. Het gewicht heb ik  
gelijkgesteld aan het gewicht uit de  
literatuur, voor de kern, die uiteraard wat  
minder weegt dan de hele vogel, heb ik  
aangenomen dat het soortelijk gewicht  
beneden één ligt en het volume in  
kubieke centimeters gelijk is aan het  
gewicht in grammen (11 g) van de hele  
vogel. Zo komen we tot een bol met  
diameter 52,5 mm met een kern met  
diameter 27,6 mm.

Van zo'n sferisch modelletje, bestaande  
uit een kern met een vaste temperatuur  
met een isolerende mantel van een zekere  
dikte, heb ik uitgerekend hoeveel warmte  
het verliest. Dit is afhankelijk van de  
omgevingsfactoren. In de eerste plaats ben  
ik uitgegaan van een situatie met stil-  
staande lucht en ook van een situatie  
waarin de zonne- of warmtestraling geen  
rol speelt. Voor het isolerend vermogen  
van het materiaal van de mantel is  
aangenomen dat het gelijk is aan de  
hoogste waarde die gemeten is voor

vachten, gevederte of ander natuurlijk  
materiaal (Scholander et al. 1950, Taylor  
1986).

In het eenvoudigste geval, een situatie  
waar zonne- of warmtestraling geen rol  
speelt, is het warmteverlies  $H$  evenredig  
met het verschil tussen de lichaamstempe-  
ratuur (hier steeds 40° C) en de luchttem-  
peratuur  $t$ ;  $H = H_c (40-t)$ . Hierin is  $H_c$  het  
warmteverlies van de vogel per graad  
Celsius verschil met de omgeving en per  
seconde. De waarden van  $H_c$  voor de  
gefotografeerde vogels zijn in de grafiek  
(Figuur 1) uitgezet tegen het gewicht,  
waarvoor de gemiddelde waarde uit Snow  
& Perrins (1998) werd genomen. Het ging  
bij deze serie foto's steeds om vogels die  
rustig zaten, niet in de zon, bij tempera-  
turen van -5 tot -25° C en op z'n hoogst  
zwakke wind.

De waarden zijn dubbellogaritmisch  
afgezet. Zo is het verband tussen gewicht  
en  $H_c$  goed te benaderen door een rechte  
lijn. Dat betekent dat  $H_c$  uitgedrukt kan  
worden als een macht van  $W$  in dit geval  
als  $W^{0,38}$ , anders gezegd: bij een verdub-  
beling van het gewicht is het warmte-  
verlies 1,3 maal zo groot, dat wil zeggen  
dat bij toenemende grootte er relatief  
steeds meer levend weefsel is om de  
benodigde warmte te produceren.



Figuur 1 - Verband tussen geleidbaarheid (warmteverlies in Watt per graad C temperatuurverschil met de omgeving) en gewicht van een aantal vogels. De soorten zijn, volgens toenemend gewicht: Goudhaantje, Zwarte Mees (3x), Pimpelmees (3x), Glanskop (boven), Matkop (onder), Bruinkopmees, Barmiljs, Kool-meis (3x), Boomklever, Geelgors (2x), Goudvink (Scandinavisch), Pestvogel (2x), Dwerguil, Merel, Grote Bonte Specht, Vlaamse Gaai, Houtsnip (boven), Sperweruil (onder) en Patrijs.

Vooraf voor de kleinere vogels is de berekende waarde van  $H_c$  weinig verschillend van wat uit de stofwisselingsgegevens afgeleid is. Er is uit het materiaal nog meer te halen dan in Figuur 1 is weergegeven. Zo is de diameter van het model van de kleine vogeltjes met veren tot twee keer zo groot als dat van de kale vogeltjes. Hierbij is op te merken dat het nog dikker maken van je jas weinig oplevert aan extra isolerend vermogen. Het buitenoppervlak dat de warmte afgeeft aan de lucht en als warmtestraling, neemt dan relatief steeds sterker toe.

### **De invloed van de omgeving**

De overeenkomst tussen het warmteverlies van een echte vogel en dat berekend op grond van een sferisch model van dezelfde vogel, is goed genoeg om vertrouwen te hebben in zo'n model om de invloed van de omgeving van een vogel te karakteriseren. Met de omgeving bedoel ik dan de omgeving voor zover die van betekenis is voor de warmtehuishouding. Met model bedoel ik zowel iets theoretisch waar je sommetjes over kunt maken als een echt bolletje omgeven met een isolerende laag, waar je zinvolle metingen aan kunt doen, omdat het in dit opzicht voldoende overeenkomst heeft met een echte vogel. Je kunt zo'n model in de eerste plaats gebruiken om uit te rekenen of te meten hoeveel energie het kost om de temperatuur van de kern op bijvoorbeeld 40° C te houden, in afhankelijkheid van luchttemperatuur, wind, zonneshijn, etcetera. De meest voor de hand liggende manier lijkt te zijn in het centrale bolletje een thermostaatje te monteren en dan in allerlei min of meer natuurlijke omstandigheden te meten hoeveel energie dat kost. Je kunt zo met veel metingen komen tot een empirisch verband tussen de milieu-omstandigheden en het energieverlies van een vogel. Als je het zo wilt doen is het beter om nog een stap te doen: een afgietsel van een vogelkarkas maken met daarover de balg van de vogel, zoals Wiersma en Piersma (1994) deden met de Kanoet. Een bolmodel met een isolerende laag die om te beginnen ondoordringbaar is voor wind en straling, is het beste uitgangspunt voor proefjes en sommetjes om uit te rekenen wat je kunt verwachten. Dan kom je op een ongedwongen manier

op een formule zoals hierboven waarin de luchttemperatuur is vervangen door een effectieve temperatuur. Die effectieve temperatuur kan berekend worden uit luchttemperatuur, zonnestraling, warmtestraling en wind en is gelijk aan de temperatuur in de kern van het modelletje als het onverwarmd in dezelfde situatie geplaatst wordt. Nog mooier is dat die effectieve temperatuur ook gemeten kan worden als de temperatuur in het centrum van een bolletje van dun metaal. De reflectie aan het oppervlak moet wel globaal gelijk zijn aan die van het echte vogeltje. Het idee om de effectieve temperatuur van een vogel te benaderen met een eenvoudig proefobject is ook nog bruikbaar als het niet om een bijna-bol gaat en er is niets tegen om de effectieve temperatuur van een Kauw te benaderen met de temperatuur gemeten in een zwart bierblikje.

Het zwarte bolletje is zeker een goed uitgangspunt om de thermische omgeving van een vogel te karakteriseren. Er zijn verschillende zaken waarmee rekening gehouden moet worden: zo ligt het voor de hand dat een lichtgekleurd verenkleed een geringere absorptie van zonne-energie en een lagere temperatuur geeft. Om het verhaal een beetje reliëf te geven moet ik ook vermelden dat gezonde vogels en zoogdieren een basaal metabolisme hebben, dat wil zeggen een minimumstand van de stofwisseling en dus de warmteproductie. Het blijkt zinvol om de intensiteit van de stofwisseling (arbeid, warmteproductie) van allerlei dieren te vergelijken, daarbij als eenheid van energie, het basaalmetabolisme (BMR) te gebruiken (Drent en Daan 1980).

Dat basaalmetabolisme neemt minder snel toe dan het gewicht, het is ongeveer evenredig aan het oppervlak. Als het gewicht verdubbelt, neemt het basaalmetabolisme met een factor 1,6 toe. Het warmtegeleidend vermogen (Figuur 1) neemt bij gewichtsverdubbeling toe met een factor 1,3. Grote vogels zijn in het noorden dus sterk in het voordeel, omdat ze uitgedrukt in BMR veel minder energie nodig hebben om zich warm te houden bij dezelfde lage temperaturen. De regel van Bergmann die zegt dat de vertegenwoordigers van dezelfde soort groter zijn naarmate ze meer naar het noorden

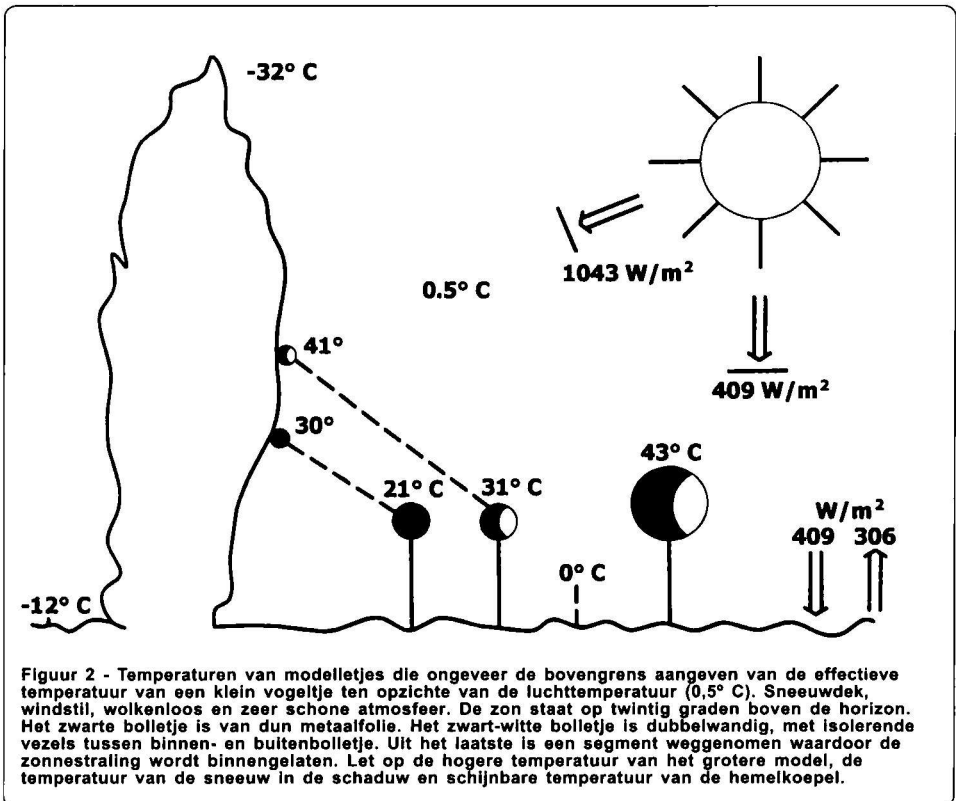
voorkomen, klinkt dan ook bijna vanzelfsprekend (Marcand 1991). Toch is het moeilijk duidelijke voorbeelden te vinden: de Scandinavische Goudvink is circa dertig procent zwaarder dan de Nederlandse, maar daar blijft het dan wel bij.

Zoals gezegd, hoe kleiner, hoe moeilijker warm te houden. Het zou zeer voor de hand liggen dat de kleinste soorten uit de noordelijke avifauna volledig naar het zuiden zouden trekken. Zo is het niet: van de vogels die broeden tot dicht bij de Poolcirkel of ver ten noorden daarvan, is, voor zover het de kleinste soorten (6-12 g) betreft, de helft standvogel, al is er soms gedeeltelijke trek (Goudhaan), of komen er als de omstandigheden heel ongunstig zijn onvoorspelbare rushes naar het zuiden voor (Barmsijs). Van de vijftig noordelijke zangvogels tussen Koolmees en Raaf zijn er tien overwinteraars. Alles wat vloeibaar water nodig heeft: steltlopers, eenden, trekt weg. Een interessante uitzondering is de Waterspreeuw, die altijd wel een

watervalletje weet te vinden.

Hoenderachtigen overwinteren allemaal. Uilen en roofvogels grotendeels. De vier soorten spechten die in het hoge noorden broeden, overwinteren daar ook.

Voor de onderzochte soorten tussen Goudhaan (6 g) en Koolmees (18 g) is de overeenkomst tussen de geleidbaarheid  $H_c$  uit de literatuur en berekend via foto's zeer goed. De afwijking is nooit meer dan 5%. Bij de grotere vogels vanaf de Gaai is de geleidbaarheid uit de literatuur steeds duidelijk hoger dan wat ik bereken uit foto's, waarschijnlijk omdat het verenkleed grover en dus beter geleidend is. Ik hang mijn verhaal verder in de eerste plaats op aan een geschematiseerde gemiddelde representant van deze kritische groep, een 'Parus modaal'. Dit standaardvogeltje heeft een gewicht van 12 g, een levende kern van 12 cm<sup>3</sup>, omgeven door een isolerende laag zodat de totale diameter 54 mm wordt. De geleidbaarheid is 0,014 W/° C (Figuur 1), de BMR is 0,278 W.



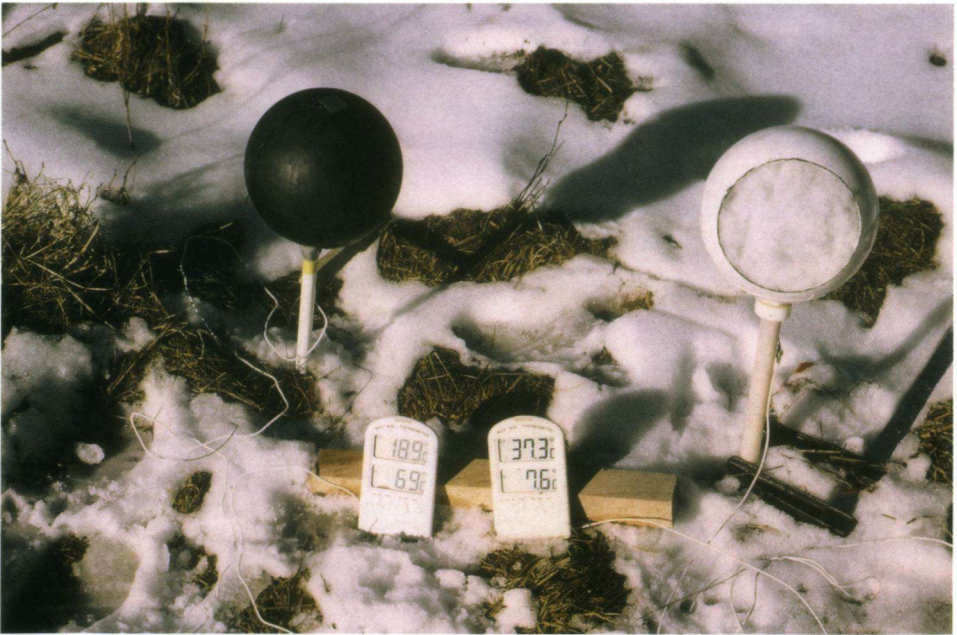
Figuur 2 - Temperaturen van modelletjes die ongeveer de bovengrens aangeven van de effectieve temperatuur van een klein vogeltje ten opzichte van de luchttemperatuur ( $0,5^{\circ}\text{C}$ ). Sneeuwdek, windstil, wolkenloos en zeer schone atmosfeer. De zon staat op twintig graden boven de horizon. Het zwarte bolletje is van dun metaalfolie. Het zwart-witte bolletje is dubbelwandig, met isolerende vezels tussen binnen- en buitenbolletje. Uit het laatste is een segment weggenomen waardoor de zonnestraling wordt binnengelaten. Let op de hogere temperatuur van het grotere model, de temperatuur van de sneeuw in de schaduw en schijnbare temperatuur van de hemelkoepel.

Als de lichaamstemperatuur van Parus modaal 40° C is, wordt al bij 20° C omgevingstemperatuur een hoeveelheid warmte afgegeven die gelijk is aan éénmaal BMR. Een energiegebruik gelijk aan tweeënehalf- tot driemaal BMR is normaal over een langere periode (Root 1988, Drent & Daan 1980).

### In de zon

Dat de zon belangrijk kan zijn om het energieverlies te beperken of anders gezegd de effectieve temperatuur te verhogen, demonstreert een concreet voorbeeld (Figuur 2). Als eerste benadering van de effectieve temperatuur van het standaardvogeltje is de temperatuur van een zwart bolletje gebruikt. Het gaat hier om metingen op een windstille heldere winterdag: de zon staat op twintig graden boven de horizon en er is een gesloten sneeuwdek. Een zwart bolletje van 58 mm diameter, iets groter dan een standaardvogeltje, bereikt een temperatuur van circa 20° C boven de luchttemperatuur. Als de isolerende laag, het verkleed dus, zonnestraling doorlaat, treedt een onverwacht effect op. In Figuur 2 zijn ook metingen weergegeven aan een model dat

bestaat uit een kern en een buitenmantel van dun zwart aluminium met daartussen een isolerende laag. De buitenmantel mist een segment waarvan de diameter 0,8 maal die van de buitenbol is. De dikte van de isolerende laag is zo goed mogelijk gelijk aan die van het standaardvogeltje. Het materiaal is witte kunstvezel zoals die als vulling in slaapzakken en kussens gebruikt wordt. Wit betekent hier dat de reflectie bijna zestig procent bedraagt. De temperatuur in dit bolletje is circa 30° C, tien graden hoger dan in het zwarte bolletje. Ook een geheel wit model (groot of klein) waarin de straling kan doordringen, wordt veel warmer dan een simpele zwarte bol van dezelfde afmeting (zie foto hieronder). De verklaring van dit op het eerste gezicht onmogelijke effect is dat de energie gemakkelijk als straling naar binnen gaat en moeilijk door geleiding naar buiten waardoor er een aanzienlijk temperatuurverschil tussen de kern en de buitenkant ontstaat. Een soort broeikas-effect dus (Walsberg et al. 1978 en Stoutjesdijk 2002). Een model van dubbele grootte vertoont het effect in nog veel sterkere mate. Ook een geheel wit model (groot of klein) waarin de straling



Een witte bol (dubbele isolatie, diameter 20 cm) en een zwarte bol die gebruikt zijn voor temperatuurmetingen. Het is oktober, de luchttemperatuur is 6° C en het is niet echt helder. Er is een zwakke wind. Het paradoxale temperatuurverschil tussen de witte en de zwarte bol wordt veroorzaakt doordat de witte bol het zonlicht binnenlaat.

Foto: F. Stoutjesdijk.



De zonnestraling kan goed in het pluizige verenkleed van de Matkop doordringen, vooral aan de borstzijde. Foto: F. Stoutjesdijk.

kan doordringen, wordt veel warmer dan een simpele zwarte bol. De mogelijkheden om te profiteren van de zon zijn hiermee nog niet uitgeput. De directe zonnestraling is een geweldige energiebron, maar op een heldere winterdag met een schone atmosfeer is de diffuse zonnestraling heel zwak en wat de warmtestraling betreft is het hemelgewelf als een koepel die wel dertig graden kouder is dan de lucht. Tegen een groep hoge jeneverbessen met een gesloten naaldenstructuur wordt de noordkant van die koepel vervangen door oppervlak dat acht graden warmer is dan de lucht en ook veel meer directe zonnestraling weerkaatst dan er diffuse straling onderschept wordt. Voor de twee modelletjes betekent dit een temperatuurwinst van nog eens tien graden. Het zwarte modelvogeltje met pluizige witte 'borstveren' bereikt op de zon gericht een temperatuur van 40° C. Voor een dergelijk model maar dan geheel wit wordt op grond van eerdere metingen een temperatuur van 37° C verwacht. Het verschil met een zwart model is maar gering, omdat de achterzijde maar weinig aan het totale effect bijdraagt. In hoeverre geeft dit gespeel nu inzicht in de situatie van een echt vogeltje? Speelt

met name het pluizigheidseffect en belangrijke rol? Ik denk het wel, op grond van het uiterlijk en van proefjes met onder andere eiderdons in plaats van kunstvezel en daarbij wat rekenwerk. Interessant is ook dat in de Zweedse literatuur bij sommige soorten 'pluizig' en 'los' genoemd wordt als kenmerk voor bijvoorbeeld de Witstuitbarmsijs (vergeleken met de gewone), voor de Matkop (vergeleken met de Glanskop), voor de Taigagaai en de Staartmees. Een voorzichtige schatting (ook op grond van andere metingen) van de effectieve temperatuur van een pluizig, echt vogeltje, bijvoorbeeld een Matkop, geeft 33-35° C in de beschreven situatie. Bij een luchttemperatuur van -20° C zou de effectieve temperatuur van een zonnend vogeltje dat zijn positie zorgvuldig kiest, dus +13° C kunnen zijn. Warm blijven zou dan geen extra energie kosten. Nu duurt het zonnen voor de verschillende mezesorten nooit lang. Doorgaans niet meer dan vijftien tot dertig minuten. Goudhaantjes schijnen helemaal niet te zonnen (Haftorn 1986). Bij foeragerende vogels uit het genoemde groepje is wel voor alle soorten een voorkeur (niet altijd duidelijk) voor zonnige plekken opgemerkt (Haftorn 1986). In dit geval is het

effect op de effectieve temperatuur zeker minder groot dan bij zonnen, maar wel van langere duur.

In het hartje van de noordelijke winter is de tijd dat van de zon geprofiteerd kan worden, op z'n best maar kort en de invloed op het totale energiegebruik maar gering. Toch lijkt het goed mogelijk dat korte perioden met een onbelaste energiehuishouding van belang kunnen zijn. Lawrence (1958) beschrijft zeer levendig hoe Amerikaanse Matkoppen *Parus atricapillus* – na een bitter koude nacht in Zuid-Canada (-29° C!) – zich eerst een tijdje in de eerste zonnestrallen koesteren alvorens zich op de rijk voorziene voedertafel te storten. 'It was as if the acquisition of some warmth from this external source of heat was essential before the chickadees could throw all their effort into feeding'. In een nacht met -30° C kan de temperatuur van een Matkop in Noorwegen dalen van 42° C tot 34° C (Reinertsen & Haftorn 1986). Een kleine berekening aan het standaardvogeltje leert dat met tien minuten in de zon een onderkoeld vogeltje zeker wel drie graden (Celsius) in temperatuur kan stijgen zonder zijn stofwisseling te verhogen. Ik ga er dan vanuit dat kort na zonsopgang de zonnestraling nog maar de helft van de maximale sterkte heeft.

Waar helder weer, langere dagen en lage temperaturen gecombineerd zijn is de betekenis van zonschijn voor energiebesparing het grootst. In het noorden

vinden we deze omstandigheden in de nawinter, op lagere breedten in de bergen nabij de boomgrens. In de Spaanse bergbossen was de vogelrijkdom in de winter duidelijk gecorreleerd met de beschikbaarheid van zonnige plekken, het sterkst voor de Boomkruiper en geleidelijk minder in de reeks Zwarte Mees, Kuifmees, Boomklever en Grote Bonte Specht (Huertas & Diaz 2001). Carrascal et al. 2001 vonden in het zelfde type bos dat Boomkruipers sommige plekken bij een luchttemperatuur boven 9° C steeds meer mijnden dat wil zeggen minder bezoeken dan volgens het toeval te verwachten was. Volgens Carrascal et al. zoeken ze bij wat hogere temperaturen de schaduw op, omdat daar de kans door een Sperwer gepakt te worden minder groot is. Ik denk dat de hoge effectieve temperatuur een rol kan spelen, ook omdat de denneschors temperaturen van 30° C boven de luchttemperatuur kan bereiken (Stoutjesdijk 1977).

#### Energiebesparing en hamsteren

De zon kan de kou dus heel wat draaglijker maken, maar in het hoge noorden waar de zon langere tijd afwezig kan zijn levert dit weinig op. Waarschijnlijk de beste en meest betrouwbare bron van energiebesparing is het verblijf onder de sneeuw. Als er ettelijke decimeters sneeuw ligt, daalt aan het aardoppervlak de temperatuur nauwelijks onder het vriespunt, er bestaat dan een subnivale



Een sneeuwhol van een Korhoen. Let op het ingezakte dak. Foto: F. Stoutjesdijk.



De Auerhaan heeft niet zo veel problemen in de winter, noch met de isolatie, noch met voedsel (dennenaalden), maar eenzame hanen worden agressief in het voorjaar en worden dan gemakkelijk het slachtoffer van een auto. Foto: F. Stoutjesdijk.

levensgemeenschap van Lemmings, Woelmuizen en insecten en allerlei andere *Arthropoden* zoals spinnen en pissebedden. Korhoenders, Sneeuwhoenders en Hazelhoenders kunnen grote delen van het etmaal onder de sneeuw doorbrengen. De Auerhaan, die veel groter is dan de hen, maakt geen gebruik van sneeuwholen en heeft er vermoedelijk geen behoefte aan omdat zelfs bij zeer lage temperaturen de warmtehuishouding niet zwaar belast wordt. Kleine vogeltjes zoals Barmsijsjes en Goudhaantjes maken ook gebruik van dergelijke holten (Korhonen 1980, 1981, Haftorn 1986). Ik heb niet kunnen nagaan of ze hier ook voedsel zoeken. Het verblijf in een nestkast of natuurlijke holte kan ook een aanzienlijke energiebesparing opleveren, tot meer dan 30% als er een isolerende laag in de holte (nestkast) aanwezig is (Pinowski et al. 2006, Pettersson 2002).

In een grootschalig golvend landschap kunnen er in heldere nachten temperatuurverschillen van meer dan twintig graden optreden tussen de dalen en de hogere terreingedeelten waar de koudere lucht wegstroomt. Het is bij de jagers bekend dat sneeuwhoenders daar gebruik van maken. Ook tussen open terrein en

bos kunnen temperatuurverschillen tot vijf graden optreden.

De nadelen van een klein formaat kunnen ook verminderd worden door samen slapen. Ik herinner me een prachtige foto in *het Vogeljaar* van een klont Boomkruipers. Haftorn (1986) beschrijft het voor de Goudhaantjes.

Alle ingenieuze manieren om warmte te sparen zijn zinloos wanneer de brandstof ontbreekt. In de echt uitgestrekte bossen in het noorden zijn natuurlijk geen voedertafels beschikbaar. Waar dat wel zo is omdat een onderzoeker een plek nodig heeft waar vogeltjes gevangen en onderzocht kunnen worden, komen ze graag ondanks regelmatige vrijheidsberoving om te wegen, bloedonderzoek en dergelijke (Carlson et al. 1993). Het voedsel dat ze zoeken, bestaat voor Goudhaantjes vrijwel uitsluitend uit insecten en spinnen, voor de mezen ook voor een belangrijk deel uit zaden, dat door sommige mezesoorten zoals Matkop, Zwarte Mees en Kuifnees, gehamsterd is in betere tijden (de Kool- en Pimpelmezen doen dat niet).

Brodin (1993) vermeldt dat de Matkop wel duizend zaden per dag opslaat. Dat is nog niet zo veel als je bedenkt hoeveel



energie ze nodig hebben; op een dag met een temperatuur van -20° C kan dat wel 160 kJoule zijn. Dat komt overeen met ruim 5 g margarine en minstens tweemaal zo veel zaadjes en insecten. Dat betekent toch wel minstens driehonderd maal iets vinden, denk ik. Dat de gehamsterde voorraden binnen de familie blijven is wel waarschijnlijk, omdat de verschillende soorten hun voorkeuren hebben op de takken en stammen van de naaldbomen. Al met al moeten *Parus* modaal cum suis in de noordelijke winter wel vaak aan de grens van hun mogelijkheden zitten. Voor de kleinste van deze groep, het Goud-

haantje, vermeldt Haftorn (loco citato) een gemiddelde sterfte van 85% in de nog zeer gematigde winter in de omstreken van Oslo. Wie zijn nu die 'survivors'; zijn het de 'fittest' die de kou het best verdragen en het handigst zijn om iets te eten te vinden, of zijn het de geluksvogels die toevallig een beter plekje vonden of wat meer te eten? Ja, als we niet weten of de fittest de survivors zijn, dan zeggen we maar dat de survivors de fittest zijn, daarbij denkende aan de slogan van de ölandse kruidenier: 'als ik het verkoop, dan bestaat het'.

■ F. Stoutjesdijk, Sparrenlaan 8, 4641 GA Ossendrecht, (0164) 67 25 16, e-mail: cdeeleman@planet.nl.

#### LITERATUUR:

- Brodin, A. (1993): Hamstrande mesar minnes konstnärer i fågelvärlden. Vår fågelvärld 52: 9-13.
- Carlson, A., J. Moreno, & R.V. Alatalo (1993): Winter metabolism of coniferous forest tits (*Paridae*) under arctic conditions: a study of doubly labeled water. *Ornis Scand.* 24: 161-164.
- Carrascal, L.M., J.A. Diaz, D.L. Huertas & I. Mozetich (2001): Behavioural thermoregulation by treecreepers; trade-off between saving energy and reducing crypsis. *Ecology* 82: 1642-1654.
- Drent, R.H. & S. Daan (1980): The prudent parent. Energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68: 225-252.
- Haftorn, S. (1986): Fuglekongen, vår minste fugl. NKS - Forlaget.
- Huertas, D.L. & J.A. Diaz (2001): Winter habitat selection by a montane forest bird assemblage: the effects of solar radiation. *Canadian Journal of Zoology* 79: 279-284.
- Kendeigh, S.C., V.R. Dolnik & V.M. Garnilov (1977): Avian energetics: 127-202 in *Granivorous birds in ecosystems* (Pinowski, J. & S.C. Kendeigh, eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Korhonen, K. (1980): Microclimate in the snow burrows of willow grouse (*Lagopus lagopus*). *Ann. Zool. Fenn.* 17:5-9.
- Korhonen, K. (1981): Temperature in the nocturnal shelters of the redpoll (*Acanthis flammea* L.) and the Siberian tit (*Parus cinctus* Budd.) in winter. *Ann. Zool. Fenn.* 18: 165-168.
- Lawrence, L. (1958): On regional movements and bodyweight of Blackcapped Chickadee in winter. *Auk* 75: 415-443.
- Marcand, P.J. (1991): Life in the cold. Univ. Press of New England, Hanover.
- Nicolai, W. (1986): The bark of trees: thermal properties, microclimate and fauna. *Oecologia (Berl.)* 69: 148-160.
- Petterson, B. (2002): Gåshuden tar fram fåglarnas dunsovsäck. Vår Fågelvärld 8: 30.
- Pinowski, Y., A. Haman, L. Jerzak, B. Pinowska, M. Barkowska, A. Grodzki, K. Haman (2006): The thermal properties of some nests of the Eurasian Tree Sparrow *Passer montanus*. *Journal of Thermal Biology* 31: 573-581.
- Root, T. (1988): Energy constraints on avian distributions and abundance. *Ecology* 69: 330-339.
- Reinertsen, R.E. & S. Haftorn (1986): Different metabolic strategies of northern birds for nocturnal survival. *J. Comp. Physiol. (B)* 156: 655-663.
- Schmidt-Nielsen, K. (1972): How animals work. Cambridge University Press.
- Scholander, P.F., V. Walters, R.E. Hock, & L. Irving (1950): Body insulation of some arctic and tropical mammals and birds. *Biol. Bull.* 99: 225-271.
- Snow, D.W. & Perrins, C.M. (1998): The birds of the Western Palearctic. Concise edition. Oxford University Press, Oxford.
- Stoutjesdijk, Ph. (1977): High surface temperatures in the winter and their biological significance. *Int. J. Biometeorol.* 21: 325-331.
- Stoutjesdijk, F. (2002): The ugly duckling. A thermal viewpoint. *J. Therm. Biol.* 27: 413-422.
- Stoutjesdijk, F. (2003): Birds in the cold: The effects of plumage structure and environment on operative temperature, shown by spherical models. *Ornis Svecica* 13: 123-136.
- Taylor, J.R.E. (1986): Thermal insulation of the down and feathers of Pygoscelid Penguin chicks and the unique properties of penguin feathers. *The Auk* 103: 160-168.
- Walsberg, G.E., G.S. Campbell & J.R. King (1978): Animal coat color and radiative heat gain: a re-evaluation. *J. Comp. Physiol.* 126: 211-222.
- Wiersma, P. & T. Piersma (1994): Effects of microhabitat, flocking, climate and migratory goal on energy, expenditure in the annual cycle of red knots. *The Condor* 96: 257-279.