

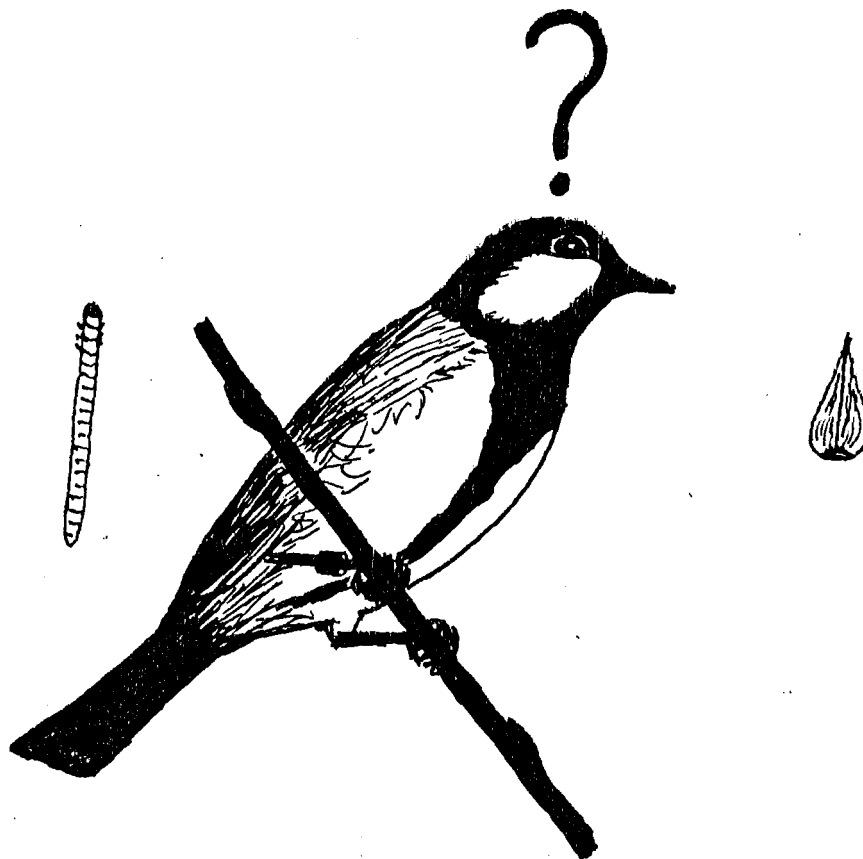
DE BEUKENOOT ALS WINTERVOEDSEL VOOR
DE KOOLMEES (PARUS MAJOR), EEN VRIJE KEUS ?

J. P. M. VESTJENS



INSTITUUT VOOR OECOLOGISCH ONDERZOEK

DE BEUKENOOT ALS WINTERVOEDSEL VOOR DE
KOOLMEES (PARUS MAJOR), EEN VRIJE KEUS ?



J.P.M. Vestjens,

Wageningen, april 1983.

Verslag I.O.O. Heteren / L.H. Dieroecologie.

Begeleiding: J.A.L. Mertens (I.O.O.)

H. Klomp en J.C. van Veen (L.H. Dieroecologie).

INHOUD.

	blz.
Voorwoord	1
1. Inleiding	2
2. Materiaal en Methodes	4
3. Resultaten en Discussie	9
3.1. Vergelijking meelwormen met ander dierlijk voedsel	9
3.2. Toetsen	10
3.3. Vergelijking meelwormen met beukenoten	20
4. Samenvatting en Conclusies	22
5. Literatuur	23

VOORWOORD.

Het onderzoek waarvan in dit rapport verslag wordt gedaan is uitgevoerd in de maanden januari, februari en maart 1983. Er werd gewerkt op het I.O.O. te Heteren in het kader van een driemaandsvak Dieroecologie voor mijn doktoraalstudie Biologie aan de L.H. te Wageningen. Voor de goede begeleiding en prettige samenwerking dank ik in het bijzonder Dr.J.Mertens (I.O.O.) en Prof.H.Klomp en Drs. J.C. van Veen (Vakgroep Dieroecologie L.H.).

Dank aan het R.I.N. te Arnhem voor het ter beschikking stellen van de Tullgren-apparaten en aan de vakgroep Natuur- en weer- kunde van de L.H. voor de weergegevens.

Ik dank verder alle medewerkers van het I.O.O. die mij met raad en daad terzijde hebben gestaan en deze drie maanden tot een prettige tijd voor mij hebben gemaakt.

Wageningen, april 1983.

Jos Vestjens.

1. INLEIDING.

De koolmees gedraagt zich in Nederland overwegend als standvogel. In de winter wordt in groepen gefourageerd en zowel plantaardige als dierlijke kost genuttigd.

In koude periodes in de winter wordt waargenomen dat koolmezen veel onder beuken fourageren (fig.1).

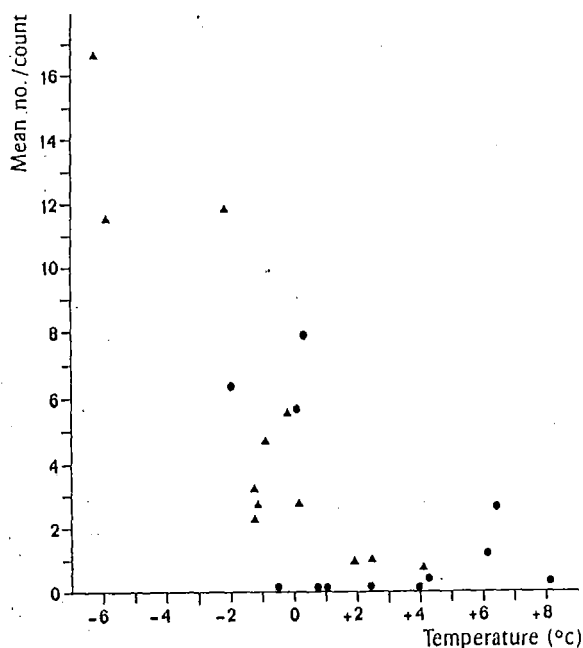


Fig. 1 Mean number of foraging Great Tits present at beech J in relation to the average temperature recorded at Deelen. Values are averages of counts made at 5-minute intervals during observation periods lasting for 3 hours (dots) or throughout the day (triangles).

Uit: v. Balen, 1980.

Met name kou gepaard gaand met een sneeuwdek heeft als gevolg dat er veel beukenoten worden gegeten. In de sneeuw worden dan holletjes uitgegraven om bij de nootjes te komen of er wordt gebruik gemaakt van door andere dieren in de sneeuw gegraven gaten (Drent, mond.med.).

Bij mild winterweer wordt overwegend dierlijk voedsel (insekten, spinnen, duizendpoten e.d.) gegeten terwijl er dan ook in ruime mate beukenoten beschikbaar zijn, althans in jaren met een goede beukenotenoogst. Dit was aanleiding voor Van Balen om de beukenoten als noodvoedsel te betitelen (Van Balen, 1980).

Ook braakmonsters, genomen in de winter '78-'79 laten zien dat tijdens koude periodes het aandeel van het dierlijke voedsel in de maaginhoud lager is dan in periodes met mild winterweer: ca. 0-20 %, respectievelijk 60-95 % (Boon & v.Ooyen, 1980).

Uit onderzoek van Mertens is gebleken dat beukenoten door koolmezen weliswaar minder goed verteerd worden dan zonnebloempitten, maar dat de verteerbaarheid toch niet dusdanig slecht is dat beukenoten zonder meer als noodvoedsel gezien moeten worden (Mertens, in voorbereiding). Beukenoten vormen bovendien een zeer calorierijk voedsel, wat ze juist geschikt maakt voor koude tijden, als de behoefte aan calorieën groot is. Ook het eiwitgehalte en de aminozuursamenstelling zijn niet slecht (Mertens, in voorbereiding).

De vraag die zich hierdoor aan ons opdringt is de volgende: verandert de koolmees bij een koudeïnvval van voedsel

a. omdat door vorst en sneeuw het dierlijke voedsel eenvoudig niet meer (in voldoende mate) te vinden is of

b. omdat beukenoten aantrekkelijker zijn bij

kou, bijvoorbeeld doordat door het hoge vetgehalte de toegenomen behoefte aan calorieën beter gedekt kan worden?

Mogelijkheid a. impliceert dat de koolmees gedwongen wordt om van voedsel te veranderen, mogelijkheid b. dat het een vrije keuze is, m.a.w. de voedselkeuze wordt door de temperatuur bepaald en niet door de beschikbaarheid.

Om een antwoord op bovenstaande vraag te vinden werden in dit onderzoek aan een aantal koolmezen zowel bij -10°C als bij $+10^{\circ}\text{C}$, beukenoten zowel als meelwormen (dierlijk voedsel) aangeboden en onderzocht of de voedselvoorkeur met de temperatuur veranderde. Beukenoten en meelwormen werden in overmaat gegeven zodat de beschikbaarheid, in tegenstelling tot in de natuurlijke situatie, geen rol speelde.

2. MATERIAAL EN METHODEN.

De mezen werden gevangen op de Hoge Veluwe ("Kemperberg") en bij 'sKoningsjacht. Op één dier na, ♀_{alu}, werden alleen ongeringde exemplaren voor dit onderzoek meegenomen. Voor het onderzoek werden alle dieren individueel gemerkt met kleurringen.

De beukenoten werden gekocht bij de Heidemij, de meelwormen in een dierenzaak en beiden werden bewaard in een koelkast bij 10°C.

Aanvankelijk werd als dierlijk voedsel insektenvoer van de merken CÉDé en Claus genomen. Omdat de mezen hier niet van aten moest echter op meelwormen worden overgestapt.

De temperatuurkast waarin de mezen werden geplaatst is van het merk Heraeus-Vötsch (model VLM 08/450). Hierin is ruimte voor drie mezen tegelijk. De mezen zaten elk in een aparte kooi van geplastificeerd gaas waarin zitstokken, een drinkbakje en twee voerbakjes, één voor meelwormen en één voor beukenoten, waren aangebracht. De kooi (27 x 27 x 44 cm, zie fig. 2) werd in een iets grotere glazen bak geplaatst, waarin op de bodem een vel papier met opstaande randen lag om voedselresten en uitwerpselen op te vangen. Het papier neemt vocht uit de uitwerpselen direkt op waardoor hier minder voedselresten aan vastkleven. Het uitzoeken van de voedselresten werd ook vergemakkelijkt doordat vermenging met de uitwerpselen werd tegengegaan door de kooi ongeveer $\frac{1}{2}$ - 1 cm boven het papier te plaatsen, zodat de dieren niet door uitwerpselen en voedselresten kunnen lopen maar nog wel bij door het gaas gevallen voedsel kunnen.

De temperatuurkast werd ingesteld op een bepaalde temperatuur (-10 of +10°C) en de werkelijke temperatuur fluctueerde slechts zeer weinig rond de instelwaarde (± 0.2 °C).

Enkele malen werden luchtvochtigheid en windsnelheid in de kast gemeten. De relatieve luchtvochtigheid bedroeg bij -10°C ca. 60%, bij +10°C ca. 65%. De windsnelheid was sterk afhankelijk van de plaats in de kast en varieerde van 0 tot 1.5 m/s.

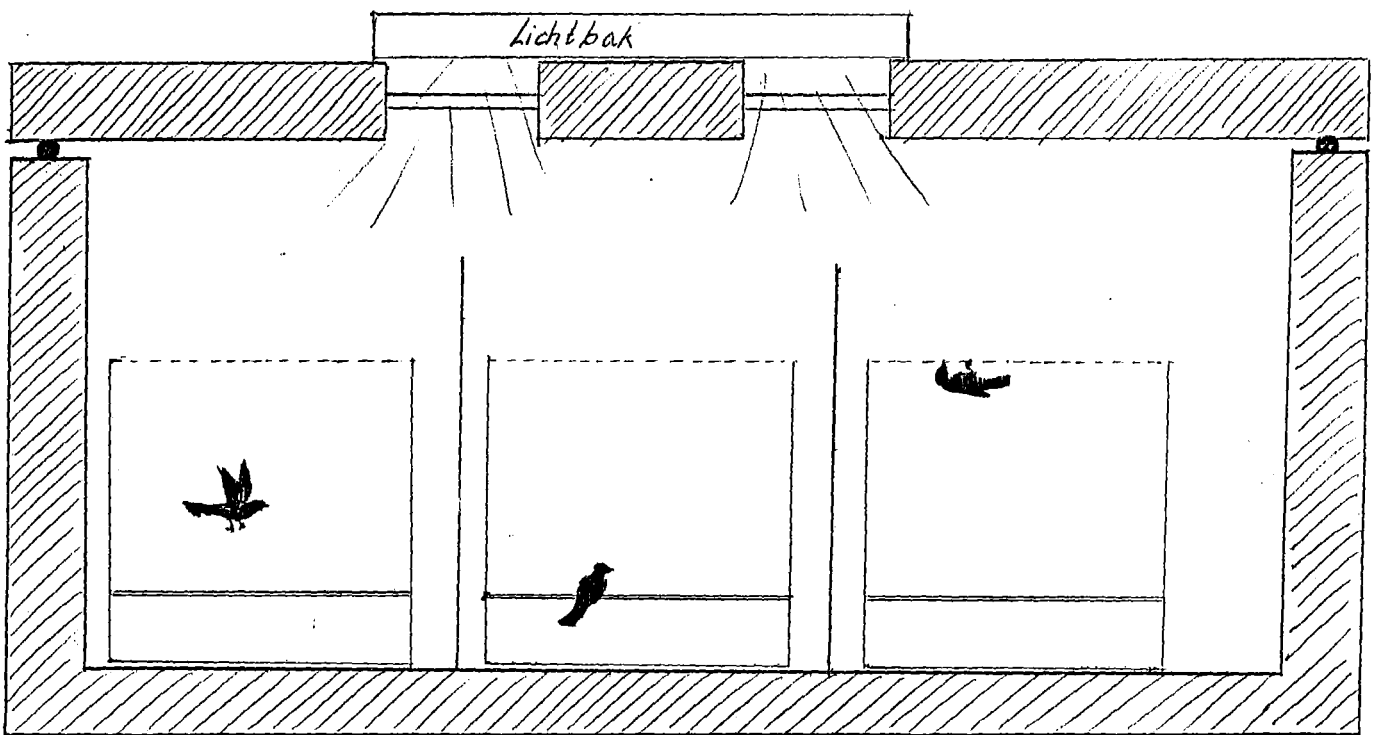


Fig.2. Schematische lengtedoorsnede door de temperatuurkast met drie mezen. Voor toelichting: zie onder MATERIAAL EN METHODEN.

Tussen de kooien van de mezen werden schotten van karton geplaatst zodat de dieren elkaar niet konden zien, dit om onderlinge beïnvloeding in de voedselkeuze door imiteren te voorkomen.

De kast werd kunstmatig verlicht, zodat de daglengte gedurende de proefperiode constant kon worden gehouden: 7.00 tot 18.00 uur.

De mezen werden tussen het vangen en de proeven en tussen verschillende proefperiodes gehouden in vliegkooien in de buitenlucht. Hier werden zonnebloempitten, vetbollen, universeelvoer en wat meelwormen gevoerd.

Voor het onderzoek verbleven de mezen telkens met drie tegelijk in de temperatuurkast gedurende vier dagen (4 x 24 uur), van maandag tot vrijdag. De vier dagen proeftijd werden bij één temperatuur (-10°C of $+10^{\circ}\text{C}$) doorgebracht of de eerste twee dagen bij $+10^{\circ}\text{C}$, de laatste twee bij -10°C of andersom. Eén reeks werd bij -15°C gedaan. Toen na enige tijd duidelijk werd dat er grote individuele verschillen bestaan, werd ernaar gestreefd van elk dier voldoende waarnemingen bij -10°C zowel als bij $+10^{\circ}\text{C}$ te verzamelen.

Elke dag werden afgewogen hoeveelheden beukenoten en meelwormen verstrekt en tevens de voedselresten van de voorafgaande dag uitgezocht en gewogen. Zo kon van elke dag van elke mees de consumptie van meelwormen en beukenoten worden bepaald.

Om gewichtsveranderingen van het voedsel te corrigeren werden ook elke dag referentiebakjes met meelwormen en beukenoten in de temperatuurkast geplaatst en gewichtsveranderingen door weging voor en na elke proef bepaald.

Bij het uitzoeken van de voedselresten werd telkens apart genoteerd of er al dan niet van de beukenoten was gegeten. Dit omdat gewichtsveranderingen door vochtopname of -afgifte soms niet door het referentiebakje wegvielen, met name doordat er beukenoten, gevuld met zand, met een afwijkend gedrag tussen bleken te zitten. Zodoende is nooit ten onrechte consumptie van beukenoten geconstateerd.

Om enig natuurlijk vergelijkingsmateriaal te hebben voor de meelwormen werden monsters verzameld van dierlijk voedsel dat door koolmezen in het veld wordt gegeten.

Allereerst werden uit bosstrooisel, van een plaats waar veel mezen op de bodem fouragerend werden waargenomen (onder eiken en oude laanbeuken bij 's Koningsjaght), insecten e.d. verzameld. Van deze dieren werden zo veel mogelijk soorten een mees (σ^1 groen/wit) voorgezet om er achter te komen welke organismen worden gegeten. Met name spinnen en duizendpoten werden zeer snel verorberd. Dit was reden om ook van deze dieren apart monsters te verzamelen.

De dieren uit het bosstrooisel werden uit het strooisel gehaald met behulp van zogenaamde Tullgren-apparaten op het R.I.N. te Arnhem. Hierbij wordt strooisel op een zeef gelegd dat zich boven een trechter bevindt. Warmtelampen boven het strooisel verdrijven de dieren uit het strooisel waarbij ze door de zeef vallen en via de trechter in een potje kunnen worden opgevangen (fig.3).

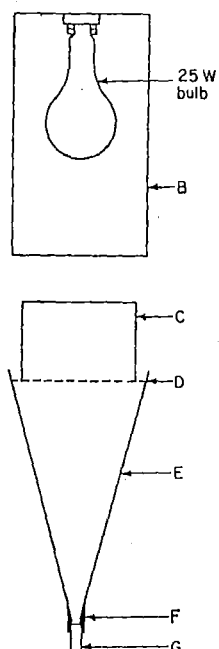


FIG. 3. Tullgren funnel. The 25-watt bulb is mounted in the metal cylinder (B). A litter or soil sample is placed in the smaller cylinder (C) on the sieve (D) which has ten meshes per inch. As the sample dries, the animals fall down the funnel (E) into a collecting tube containing 70% alcohol. The tube is held on to the funnel by a rubber collar (F). Overall length 67 cm.

Uit: Lewis & Taylor, 1967.

De spinnen werden verzameld in het Bennekomsche Bosch op boomstammen met ruwe schors (groveden, eik, acacia's) en achter de loszittende bast van dode bomen. Het betreft overwinterende dieren en waarschijnlijk dezelfde soorten als door koolmezen worden gegeten.

De duizendpoten werden, evenals de spinnen, eind februari verzameld rond het I.O.O.-gebouw te Heteren, onder stenen, tegels en andere loszittende voorwerpen op de grond. Het is niet bekend of het dezelfde soort(en) betreft als die op het menu van de koolmees staan.

Om de calorische waarde te bepalen werden de monsters eerst gevriesdroogd en vermalen waarna in een IKA-kalorimeter (type C400 adiabatisch) de calorische waarde werd vastgesteld. Van de spinnen en duizendpoten was voldoende materiaal verzameld om daarnaast nog het vetpercentage te bepalen d.m.v. etherextractie.

Verder werden in de literatuur enige cijfers van calorische waarden van mogelijke prooidiersoorten gevonden.

3. RESULTATEN EN DISCUSSIE.

De eerste weken van het onderzoek, toen als dierlijk voedsel insektenvoer van de merken Cédé en Claus werd gegeven aten de mezen alleen maar beukenoten. Blijkbaar is dit insektenvoer niet geschikt voor mezen of herkennen ze het niet als voedsel. In tabel 1 staan de resultaten van deze periode samengevat. Verderop in dit hoofdstuk worden deze resultaten vergeleken met die van de tweede onderzoeksperiode, toen in hoofdzaak meelwormen werden gegeten. Dit maakt het mogelijk de kwaliteit van beide soorten voedsel voor de koolmees te beoordelen met als criterium het lichaamsgewicht van de mezen.

3.1. Vergelijking meelwormen met ander dierlijk voedsel.

Tabel 2 geeft een overzicht van diverse potentiële prooi-soorten. Vergeleken met de zelf verzamelde monsters is zowel het vetgehalte als de calorische waarde van meelwormen aan de hoge kant. Hierbij moet echter wel in het oog worden gehouden dat de monsters verzameld zijn op het einde van de winter zodat de dieren, die in winterrust zijn geweest, een aanzienlijk deel van hun vetvoorraad voor onderhoud verbruikt zullen hebben. Eguchi geeft bijvoorbeeld voor spinnen een waarde van 5.83 kcal/gram droge stof terwijl dit voor het eigen monster, afgaande op het vetpercentage ongeveer 5.4 zal zijn.

Ten opzichte van andere in tabel 2 opgenomen gegevens die voornamelijk betrekking hebben op dieren in de zomer, vallen de meelwormen bepaald niet uit de toon en zitten vaak zelfs lager in calorische waarde.

Geconcludeerd kan worden dat meelwormen, wat betreft vetgehalte en calorische waarde, een goede vervanging vormen voor het natuurlijke dierlijke voedsel van de koolmees in de winter.

<u>Datum</u>	noten dierl. gew.	noten dierl. gew.	noten dierl. gew.	<u>Temp.</u>
13/1	♀ rood 3.980 0.010 15.27	♂ zwart/oranje 4.020 0.080 16.30	♂ wit 3.630 0.010 16.58	+10 °C
14/1	3.383 -0.024	5.230 -0.025	4.341 -0.029	+10 °C
18/1	♂ paars/blauw 3.985 0.085	♂ groen/wit 4.226 0.022	♀ rood/wit 3.697 0.140	+10 °C
19/1	3.898 -0.036 17.88	4.317 -0.039 15.70	4.695 -0.039 14.67	-10 °C
20/1	5.557 -0.044 16.95	5.170 -0.041 15.98	5.458 0.103 14.94	-10 °C
24/1	♀ rood/wit/blauw 4.517 -0.061 15.95	♂ blauw/wit 4.919 -0.068 17.42	♀ oranje 3.272 -0.062 15.12	+10 °C
25/1	4.674 0.025	4.976 0.056	4.097 0.028	+10 °C
26/1	5.647 0.006 15.73	5.728 0.022 16.80	4.475 0.013 14.52	-10 °C
27/1	5.071 -0.009 16.21	5.264 0.041 16.50	4.213 -0.005 14.69	-10 °C

Tabel 1. Geconsumeerde hoeveelheden voedsel toen als dierlijk voedsel insectenvoer werd aangeboden. Per mees achtereenvolgens geconsumeerde hoeveelheden beukennoten, dierlijk voedsel (insectenvoer) en het gewicht van de mees (\pm 9.00 - 9.30 uur), alles in grammen. Vanaf 25/1 werd gecorrigeerd voor gewichtsveranderingen door vochtopname of -afgifte via de lucht d.m.v. een referentiebakje voor zowel beukennoten als insectenvoer.

Voedsel	% van droge stof		cal. waarde (kcal/gram d.s.)	Bron
	vet	eiwit		
Tenebrio molitor, larve (meelwormen)	26	49	5.45	Den Boer, 1979.
Bosstrooiselmonster	-	-	5.04	} dit onderzoek
Spinnen	17	-	-	
Duizendpoten	16	-	5.32	
Galleria mellonella, rups (wasmotten)	51	43	7.01	} Den Boer, 1979.
Adoxophyes orana, rups (appelbladroller)	34	53	6.17	
Adoxophyes orana, pop	31	50	5.70	
Tortrix viridiana, rups (eikenbladroller)	20	42	5.50	Mertens, 1977.
Lepidoptera larva	-	-	5.55	} Eguchi, 1980
Lepidoptera pupa	-	-	6.25	
Lepidoptera imago	-	-	5.75	
Spider (spin)	-	-	5.83	
Sawfly larva	-	-	5.29	
Mantid (bidsprinkhaan)	-	-	5.48	
Gryllacridae (veenmollen)	-	-	5.78	
Horsefly	-	-	5.98	
Insecta (Schistocera)	-	-	5.36	
Pycnopsyche lepido (Caddisfly)	5.687/g.ash free		(5.12)	} Slobodkin & Rickman, 1961
Philaenus leucophthalmus (Spitbug)	6.962/g.ash free		(6.27)	
Tenebrio molitor (Beetle)	6.314/g.ash free		(5.68)	
Philaenus spumarius (Meadow spittlebug)	variatie		5.50-6.00	Wiegert, 1965
Beukenoten	40	33	6.25	Mertens, in voorbereiding.

Tabel 2. Vet- en eiwitpercentages en verbrandingswaardes van (mogelijk) voedsel van de koolmees. De waardes tussen haakjes voor Slobodkin & Rickman gelden als van 10% as wordt uitgegaan (zelf berekend).

In tabel 3 staan de geconsumeerde hoeveelheden voedsel, meelwormen en beukenoten, in de tweede onderzoeksperiode weergegeven. Tabel 4 drukt de gegeten hoeveelheden beukenoten uit als gewichtspercentage van het dagtotaal.

In figuur 4 laten histogrammen zien hoe vaak een bepaald percentage beukenoten werd gegeten, respectievelijk bij $+10^{\circ}\text{C}$ en -10°C .

3.2. Toetsen.

De histogrammen beschouwend lijkt er wel een significant verschil te bestaan tussen de resultaten bij $+10$ resp. -10°C .

De mediaan van de kansverdelingsfunctie bij -10°C ligt (ongeveer) bij 2%. Men zou nu de kans kunnen berekenen, onder de nulhypothese dat de kansverdeling voor $+10^{\circ}\text{C}$ dezelfde is als voor -10°C , dat bij $+10^{\circ}\text{C}$ 29 van de 30 dagen links van 2% liggen. Deze kans is zeer gering ($P < 0.000001$) en zou dan als onbetrouwbaarheid gelden van de beslissing de nulhypothese te verwerpen ten gunste van de alternatieve hypothese dat bij $+10^{\circ}\text{C}$ minder beukenoten worden gegeten dan bij -10°C .

Bij deze toetsingsprocedure geldt echter als randvoorwaarde dat alle waarnemingen onafhankelijk van elkaar zijn en dat is in deze (helaas) niet het geval; van elke mees zijn een aantal dagen opgenomen die dus onderling samenhangen.

De significantie van het waargenomen verschil in beukenotenconsumptie kan op een juiste wijze worden getoetst door per dier te kijken wat het gemiddelde percentage beukenoten in het voedsel was bij -10 resp. $+10^{\circ}\text{C}$ en vervolgens het verschil te bepalen. Dan kan de zogenaamde tekentoets worden toegepast:

nulhypothese en alternatieve hypothese zijn

H_0 : geen verschil tussen -10°C en $+10^{\circ}\text{C} \longrightarrow$ kans $P = \frac{1}{2}$ dat bij -10°C meer beukenoten worden gegeten dan bij $+10^{\circ}\text{C}$.

H_a : $P > \frac{1}{2}$

Datum	noten	wormen	gew.	noten	wormen	gew.	noten	wormen	gew.	Temp.
1/2	♀ geel <u>0.282</u>	5.613	15.89	♂ paars/blauw <u>1.451</u>	5.261	17.82	♀ rood/wit <u>0.553</u>	5.390	15.34	+10 °C
2/2	0.012	9.055		-0.004	7.613		0.025	9.084		+10 °C
3/2	-0.020	9.080	15.85	<u>0.162</u>	9.328	18.35	0.016	7.807	16.09	-10 °C
4/2	-0.047	8.894	16.34	<u>0.172</u>	7.734	18.18	<u>0.122</u>	7.073	15.38	-10 °C
7/2	♀ alu. <u>0.532</u>	7.098	16.84	♀ oranje <u>0.177</u>	7.079	15.03	♂ blauw/wit <u>0.455</u>	8.474	17.27	-10 °C
8/2	<u>0.929</u>	9.046		<u>0.355</u>	8.035		<u>0.697</u>	8.688		-10 °C
9/2	<u>0.087</u>	9.282	16.62	<u>0.111</u>	8.724	15.15	<u>0.778</u>	6.792	17.39	-10 °C
10/2	<u>0.431</u>	9.752	16.62	0.009	8.612	15.32	<u>1.323</u>	7.969	17.22	-10 °C
14/2	♂ groen/wit 0.034	8.790	15.63	♂ rood <u>0.218</u>	9.818	16.24	♀ rood/wit/blauw 0.044	9.204	15.33	-10 °C
15/2	0.002	7.696		0.004	10.448		0.016	11.277		-10 °C
16/2	0.028	7.792	16.29	<u>0.312</u>	10.091	16.68	0.078	7.104	15.90	+10 °C
17/2	0.044	6.561	16.26	<u>0.163</u>	9.021	16.94	0.039	7.186	15.57	+10 °C
21/2	♀ alu. <u>1.007</u>	7.317	16.16	♀ geel 0.025	9.739	16.25	♂ paars/blauw <u>0.916</u>	8.312	17.48	-15 °C
22/2	<u>0.144</u>	8.362	16.59	0.010	10.899	16.48	<u>0.911</u>	7.256	18.51	-15 °C
23/2	<u>0.237</u>	9.613	16.27 16.45	0.019	10.420	16.49 16.51	<u>0.890</u>	8.054	18.20 18.18	-15 °C
28/2	♀ oranje 0.001	5.838	14.96	♂ blauw/wit -0.002	8.652	17.10	♂ groen/wit -0.007	7.421	15.44	+10 °C
1/3	-0.001	6.558	15.18	<u>0.037</u>	9.042	17.37	-0.017	6.687	16.06	+10 °C
2/3	0.003	7.359	15.23	0.005	9.983	17.33	0.009	6.892	15.86	+10 °C
3/3	0.000	6.422	15.28 15.30	0.000	9.740	17.22 17.14	<u>0.280</u>	6.888	15.63 15.60	+10 °C
7/3	♂ rood -0.008	10.410	16.20	♀ rood/wit/blauw <u>0.226</u>	10.388	14.55	♂ groen/wit <u>0.579</u>	8.928	15.22	-10 °C
8/3	0.066	11.853		<u>0.131</u>	11.700		0.073	9.772		-10 °C
9/3	0.042	11.897	17.34	<u>0.244</u>	9.616	16.03	<u>0.290</u>	8.804	16.10	-10 °C
10/3	-0.012	11.830	17.58	<u>0.278</u>	9.484	15.91	<u>0.463</u>	8.032	15.91	-10 °C
22/3	♀ rood/wit/blauw 0.011	8.698	14.94	♂ rood 0.008	10.889	16.50	♀ alu. 0.011	0.285	17.87	+10 °C
23/3	0.011	7.107		0.018	10.693		0.019	4.976		+10 °C
24/3	0.018	7.231	15.59 15.48	0.025	11.058	17.37 17.99	0.032	7.516	15.74 15.96	+10 °C

Tabel 3. Geconsumeerde hoeveelheden voedsel toen als dierlijk voedsel meelwormen werden aangeboden. Per mees achtereenvolgens geconsumeerde hoeveelheden beukennoten, meelwormen en het gewicht van de mees (\pm 9.00 - 9.30 uur), alles in grammen. Een streep onder de waarde voor beukennoten betekent dat aan de voedselresten te zien was dat er van de noten ook daadwerkelijk was gegeten; was dit niet het geval dan wordt voor de verdere verwerking géén vraat aangehouden. Op 1 februari werden te weinig meelwormen aangeboden, de resultaten van deze dag worden bij de verwerking buiten beschouwing gelaten.

<u>Mees</u>	<u>-10 °C</u>	<u>+10 °C</u>	<u>Mees</u>	<u>-10 °C</u>	<u>+10 °C</u>
♂ blauw/ wit	5.1	0.0	♀ rood/ wit	0.0	0.0
	7.4	0.4		1.7	
	10.3	0.0	♂ rood	2.2	3.0
	14.2	0.0		0.0	1.8
♂ paars/ blauw	1.7	0.0		0.0	0.0
	2.2			0.0	0.0
	9.9'			0.0	0.0
	11.2'			0.0	0.0
	10.0'			0.0	
♀ alu.	7.0	0.0	♀ geel	0.0	0.0
	9.3	0.0		0.0	
	0.9	0.0		0.0'	
	4.2			0.0'	
	12.1'		0.0'		
	1.7'				
	2.4'				
♂ groen/ wit	0.0	0.0			
	0.0	0.0			
	6.1	0.0			
	0.0	0.0			
	3.2	0.0			
	5.5	3.9			
♀ oranje	2.4	0.0			
	4.2	0.0			
	1.3	0.0			
	0.0	0.0			
♀ rood/ wit/blauw	0.0	0.0			
	0.0	0.0			
	2.1	0.0			
	1.1	0.0			
	2.5	0.0			
	2.8				

Tabel 4.

Percentage beukenoten in het voedsel. De met een ' gemerkte cijfers hebben betrekking op dagen bij -15 °C.

De verschillen in aantallen dagen per mees, en in aantal dagen bij -10 en +10 °C van één mees worden veroorzaakt door het feit dat aanvankelijk niet werd gestreefd naar een gelijke verdeling. Toen echter bleek dat er grote individuele verschillen bestaan werd dit wel gedaan en geprobeerd van elk dier voldoende waarnemingen bij zowel -10 als + 10 °C te verzamelen.

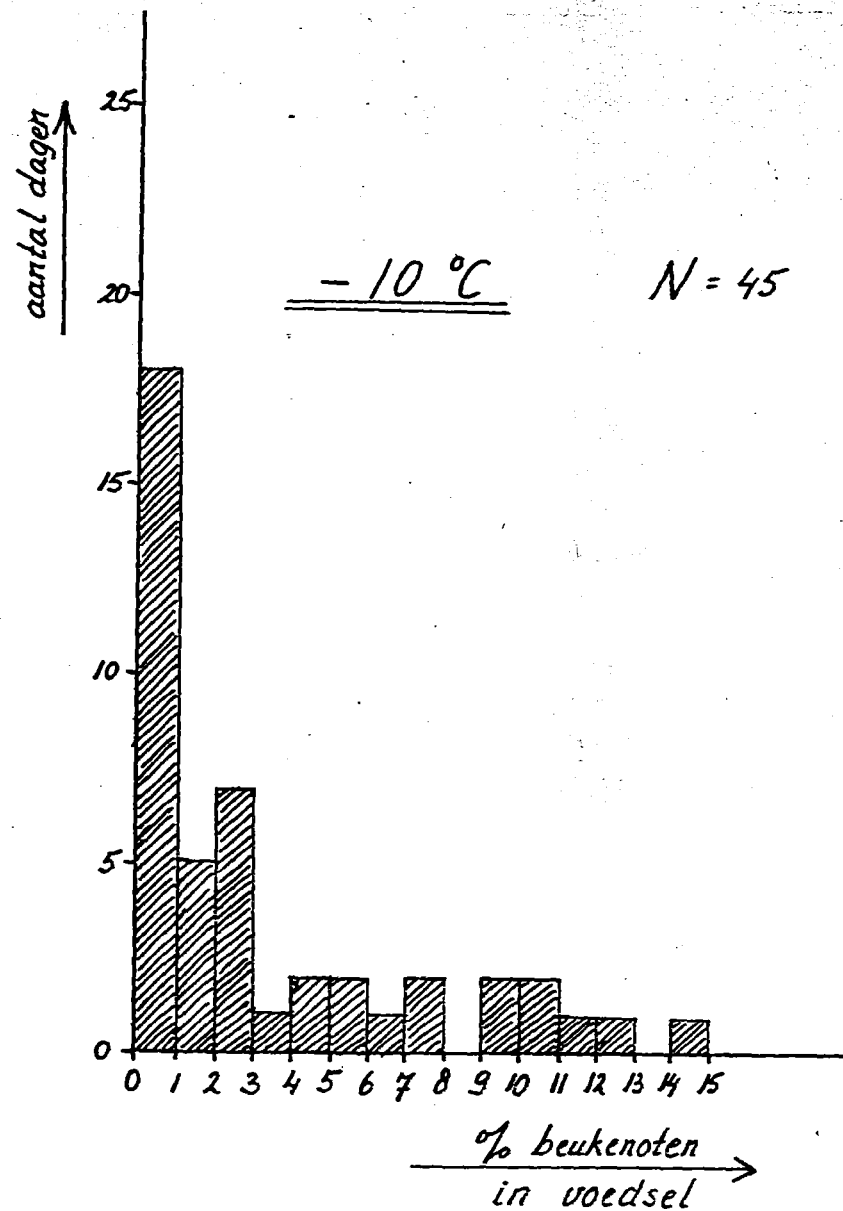
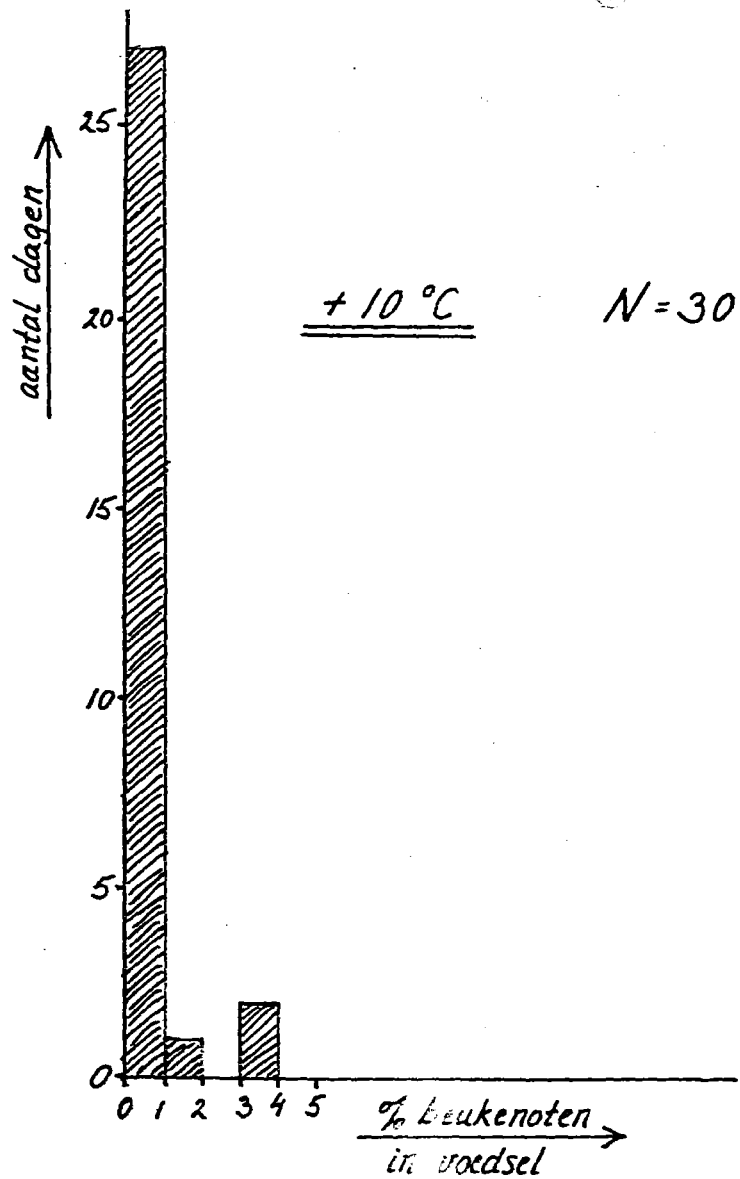


Fig.4. Het aantal dagen dat een bepaald percentage beukenoten werd gegeten bij +10 °C (links) en bij -10 °C (rechts).

Mees	Gemiddeld percentage beukenoten		Verschil
	-10°C	+10°C	
♂ blauw/wit	9.3	0.1	+
♂ paars/blauw	7.0	0.0	+
♀ aluminium	5.4	0.0	+
♂ groen/wit	2.5	0.7	+
♀ oranje	2.0	0.0	+
♀ rood/wit/blauw	1.4	0.0	+
♀ rood/wit	0.9	0.0	+
♂ rood	0.4	1.0	-
♀ geel	0.0	0.0	0

Tabel 5. Het gemiddelde percentage beukenoten in het voedsel van elke mees respectievelijk bij -10°C en +10°C; in de derde kolom het teken van het verschil tussen beide waardes.

In tabel 5 staat per dier het teken van het verschil in beukenotenconsumptie bij de beide temperaturen vermeld.

Bij de tekentoets worden elementen die geen verschil vertonen (in dit geval ♀ geel) buiten beschouwing gelaten. Van de 8 mezen die overblijven is er slechts één (♂ rood) die bij -10°C minder beukenoten eet dan bij +10°C. De kans op deze of een nog extremere uitkomst (allemaal meer beukenoten bij -10°C) onder H₀ is:

$$P = \frac{\binom{8}{8}}{2^8} + \frac{\binom{8}{7}}{2^8} = \frac{9}{256} = 0.035$$

Ook hier, bij deze wél correcte toetsingsprocedure, kan de nulhypothese worden verworpen en wel met een onbetrouwbaarheid van 0.035.

Bij -10°C worden dus significant meer beukenoten gegeten dan bij +10°C, óók als er gekozen kan worden tussen beukenoten en meelwormen. Uit de geringe hoeveelheden beukenoten die gegeten worden blijkt echter dat er ook bij -10°C een sterke voorkeur blijft bestaan voor dierlijk voedsel, tenminste als dit voedsel in voldoende mate aanwezig is.

Dit is een aanwijzing dat in het veld, tijdens een koude periode in de winter het dierlijke voedsel in onvoldoende mate aanwezig, of althans slecht bereikbaar moet zijn. Daar wordt dan immers slechts in geringe mate dierlijk voedsel geconsumeerd (Boon & v.Ooyen, 1980).

Hoe nu deze schijnbaar tegenstrijdige aspecten van het gedrag van de koolmees te verklaren?

Blijkens dit onderzoek moet er, naast de schaarste van dierlijk voedsel, bij de koolmees ook iets als een inwendige prikkel zijn om bij kou meer beukenoten te eten dan bij temperaturen boven het vriespunt. Deze inwendige prikkel, gepaard gaand met een slechte bereikbaarheid van dierlijk voedsel (uitwendige prikkel), zal in de natuur voor het waargenomen sterke switchen zorgen. De inwendige prikkel om meer beukenoten te eten kan hierbij gezien worden als een wegwijzer, die de koolmees de weg wijst naar geschikt voedsel in tijden van kou. Deze geschiktheid van beukenoten betreft zeker de bereikbaarheid (althans in goede beukenotenjaren) en mogelijk ook de samenstelling.

De theorie uit figuur 5 sluit hierop aan.

Met betrekking tot de natuurlijke situatie van de koolmees zou de theorie in figuur 5 als volgt vertaald kunnen worden: W staat voor beukenoten, C voor dierlijk voedsel. De geschetste toestand in figuur 5 zou dan bij gunstig weer gelden: de "time budget line" snijdt de hoogste "isocline of equal benefit" bij puur C, dierlijk voedsel dus.

Bij lage temperaturen zou het er uit kunnen zien zoals in figuur 6 is geschetst. De volgende veranderingen ten opzichte van figuur 5 hebben zich voorgedaan:

- a. de isoclines zijn vlakker komen te liggen doordat energie belangrijker wordt, relatief tegenover andere nutriënten;
- b. de "budget line" ligt steiler, omdat het dierlijke voedsel minder makkelijk te bemachtigen is.

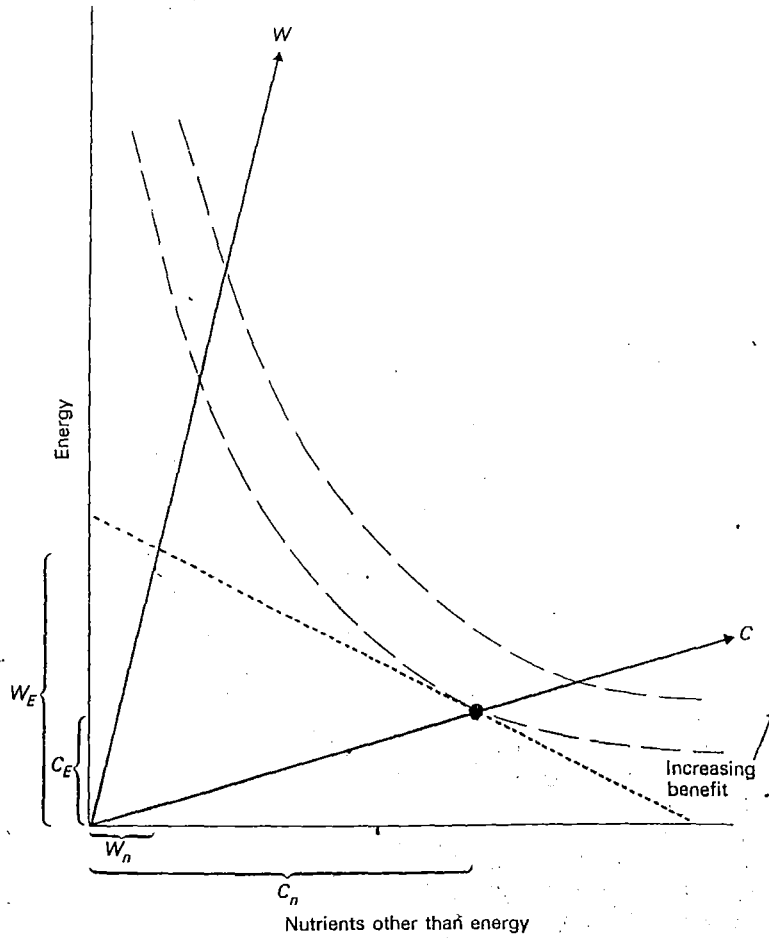


Fig. 5 A graphical model of optimal choice of prey of differing quality. The two prey W and C contain differing proportions of 'energy' and 'other nutrients'. If the predator eats W , its intake of energy and nutrients follows the line W , while if it eats any prey type C , its intake follows the line C . Any mixture of W and C will give an intake line between the two extremes. The broken lines are isoclines of equal benefit derived from various combinations of 'energy' and 'other nutrients'. The predator should choose its diet so as to cross the highest possible isocline of benefit, but it is constrained by the budget line (dotted) representing the available energy or time budget for foraging. The ratio W_E/C_E shows that W gives about two and a half times as much energy per unit foraging time, while W_n/C_n shows that prey C contains more than six times as much 'nutrients'. The budget line crosses the highest isocline of benefit at a diet of pure C , so in this example the predator should eat the prey which is energetically less profitable but contains more nutrients (after McFarland in press).

Uit: Krebs & Davies, 1978.

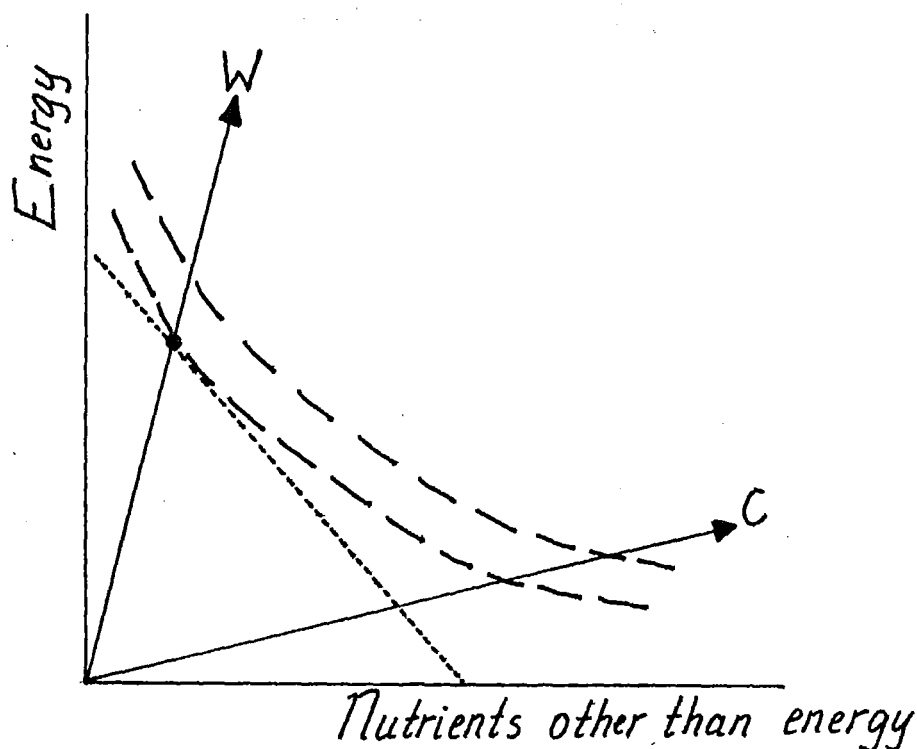


Fig.6. Voor toelichting zie tekst.

De beide genoemde factoren werken in de richting van consumptie van meer beukenoten, in de geschetste situatie zelfs uitsluitend beukenoten.

In de proefsituatie van dit onderzoek is eigenlijk geen sprake van een "time budget line" omdat beide soorten voedsel in overvloed aanwezig zijn en de beschikbaarheid van het voedsel, de tijd die aan zoeken moet worden besteed, geen rol speelt. Dat er dan toch bij -10°C meer beukenoten gegeten worden wijst erop dat de koolmees iets als een, op de temperatuur reagerend, inwendig stuurmechanisme heeft voor het overschakelingsproces.

Het aanwezig zijn van de inwendige prikkel bij het grootste deel van de onderzochte vogels duidt erop dat er evolutionair voordeel in schuilt, althans als aangenomen wordt dat voor het waargenomen gedrag een genetische basis bestaat. Snel overschakelen op beukenoten bij een koude-inval zal beter zijn dan nog een tijd lang proberen de behoeften te dekken met dierlijk voedsel dat moeilijk te vinden is.

Het fourageren in groepen maakt het bezit van deze eigenschap voor elk individu afzonderlijk overigens minder noodzakelijk.

3.3. Vergelijking meelwormen met beukenoten.

Voor deze vergelijking wordt gekeken naar de resultaten van de dagen 19, 20, 26 en 27 januari (zie tabel 1, p. 10), toen uitsluitend beukenoten werden gegeten en de dagen 3 en 4 februari en 9 en 10 maart (zie tabel 3, p. 13), toen vrijwel uitsluitend meelwormen werden gegeten. Deze dagen zijn bij de tabellen met een streep in de kantlijn aangegeven. Het betreft telkens 2 dagen bij -10°C van 6 vogels, 3 ♀♀ en 3 ♂♂, waarvan 4 dezelfde voor beide onderzoeksperiodes.

Als de gewichtsveranderingen in die 2 dagen worden gemiddeld, blijkt er bij consumptie van beukenoten een gemiddelde gewichtstoename van 0.085 gram per dier te hebben plaatsgehad ($n=6$; $s.d.=0.466$); bij consumptie van meelwormen een gewichtsafname van 0.077 gram ($n=6$; $s.d.=0.375$).

Deze gewichtsveranderingen verschillen niet significant van elkaar en ook niet significant van nul. Er kan dan ook gesteld worden dat in beide gevallen het lichaamsgewicht constant bleef en het geconsumeerde voedsel dus slechts voor onderhoud diende.

Beukenoten bevatten per gram (natgewicht) $0.75 \times 6.25 = 4.69$ kcal (75% d.s.; 6.25 kcal/gram d.s.); meelwormen $0.39 \times 5.45 = 2.13$ kcal (39% d.s.; 5.45 kcal/gram d.s.).

In de hierboven genomen dagen met beukenotenconsumptie werden gemiddeld per dag 4.958 gram beukenoten gegeten; in de andere dagen gemiddeld per dag 0.168 gram beukenoten en 9.132 gram meelwormen. Dit betekent voor de beukenoten $4.958 \times 4.69 = 23.25$ kcal/dag, voor de (voornamelijk) meelwormen $0.168 \times 4.69 + 9.132 \times 2.13 = 20.24$ kcal/dag.

Dit betekent dat beukenoten ongeveer 15 % minder efficiënt verteerd worden dan meelwormen.

Echter óók met beukenoten blijkt de koolmees, onder de proefomstandigheden, het lichaamsgewicht constant te houden.

Of koolmezen van alleen beukenoten ook langere tijd kunnen leven zou met langlopende proeven onderzocht moeten worden.

Van spreeuwen is bekend dat ze in de winter eenzelfde voedselstrategie als de koolmees vertonen; het percentage plantaardig voedsel varieert tussen 10 en 100 % en is het grootst in tijden met sneeuw en kou. In voedselproeven is gebleken dat de verteerbaarheid van plantaardig voedsel (pluimveebrokken) weliswaar slechter is dan van meelwormen (43 resp. 74 %), maar dat het lichaamsgewicht toch gehandhaafd wordt (Taitt, 1973). Uit een uitgebreid onderzoek van Berthold (1976) bleek dat omnivore zangvogelsoorten (merel, roodborst, tuinfluiter en zwartkop o.a.) in lichaamsgewicht sterk achteruitgaan als ze op een puur plantaardig vruchtendiët worden gehouden. De ringmus kon wel langere tijd op een diët van uitsluitend zaden (graan) leven, maar de algemene tendens was toch dat de onderzochte soorten een voorkeur voor dierlijk voedsel hadden.

4. SAMENVATTING EN CONCLUSIES.

Koolmezen schakelen in de winter bij een koudeinval, gepaard met sneeuw, over van voornamelijk dierlijk voedsel op beukenoten. Doel van het onderzoek was een antwoord te vinden op de vraag of dit overschakelen uit noodzaak gebeurt, bijvoorbeeld omdat het dierlijke voedsel in onvoldoende mate beschikbaar zou zijn in tijden van kou, of dat er vrijwillig op beukenoten wordt overgegaan, mogelijk omdat dit geschikter voedsel is.

Hiertoe werden aan mezen in een temperatuurkast zowel beukenoten als meelwormen aangeboden en de consumptie van elk bepaald bij +10 en -10°C.

Ook werd onderzocht in hoeverre meelwormen een goede vervanging voor het natuurlijke dierlijke voedsel van de koolmees vormen en de kwaliteit van beukenoten als voedsel vergeleken met die van meelwormen aan de hand van de resultaten.

In de proefsituatie, met een overvloed van de beide soorten voedsel, werden bij -10°C significant meer beukenoten gegeten dan bij +10°C ($P = 0.035$). Echter bij beide temperaturen bestond een sterke voorkeur voor meelwormen boven beukenoten. De stelling dat beukenoten voor de koolmees als noodvoedsel fungeren kan daarom niet uitgesloten worden. Beukenoten zijn echter geen slecht voedsel: de verteerbaarheid is redelijk en het is een goede bron van calorieën.

De in dit onderzoek aan het daglicht getreden inwendige prikkel om bij kou meer beukenoten te eten kan gezien worden als een stuurmechanisme om tijdig op geschikt, bereikbaar voedsel over te schakelen.

Meelwormen komen, qua vetgehalte en calorische waarde, goed overeen met het natuurlijke dierlijke voedsel van de koolmees. De vertering van beukenoten is ongeveer 15 % minder efficiënt dan van meelwormen, maar ook als alleen beukenoten worden gegeten wordt het lichaamsgewicht door de mezen gehandhaafd.

5. LITERATUUR.

Balen, J.H. van, 1980. Population fluctuations of the Great Tit and feeding conditions in winter. *Ardea* 68: 143-164.

Berthold, P., 1976. Animalische und vegetabilische Ernährung omnivorer Singvogelarten: Nahrungsbevorzugung, Jahresperiodik der Nahrungswahl, physiologische und ökologische Bedeutung. *Journal für Ornithologie* 117: 145-209.

Boer, J. den, 1979. De produktie van tweede broedsels door koolmezen. I.O.O. jaarverslag 1979 afdeling populatie-oecologie.

Boon, R. & A.J. v. Ooyen, 1980. Fouragegedrag en voedsel van koolmezen (Parus major) in de herfst en winter van 1978-1979. I.O.O. rapport.

Eguchi, K., 1980. The feeding ecology of the nestling Great Tit, P.major minor, in the temperate ever-green broadleaved forest. I. Food consumption and maintenance cost. *J. Yamash. Inst. Orn.* 12: 68-78.

Golley, F.B., 1961. Energy values of ecological materials. *Ecology* 42: 581-584.

Krebs, J.R. & N.B. Davies, 1978. *Behavioural Ecology, an evolutionary approach.* Blackwell Scientific Publications.

Lewis, T. & L.R. Taylor, 1967. *Introduction to Experimental Ecology.* Academic Press Inc., New York. 7e druk, 1979.

Mertens, J.A.L., 1977. Thermal Conditions for Successful Breeding in Great Tits (Parus major L.). *Oecologia (Berl.)* 28: 1-29.

Mertens, J.A.L., in voorbereiding. Digestibility of beechmast and sunflower seeds in Great Tits (Parus major), Chaffinches (Fringilla coelebs) and Greenfinches (Carduelis chloris).

Slobodkin, L.B. & S. Rickman, 1961. Calories/gm. in species of animals. Nature 191: 299.

Taitt, M.J., 1973. Winter food and feeding requirements of the Starling. Bird Study 20: 226-236.

Wiegert, R.G., 1965. Intraspecific variation in calories/g of meadow spittlebugs (Philaenus spumarius L.). Bio Science, Vol 15, No 8, p. 543-545.