

IETS OVER JAAR- EN DAGRITMIEK VAN VOGELZANG

Jan B. Hulscher

De meeste vogelaars kunnen je precies vertellen wanneer in het voorjaar de eerste zingende individuen van bepaalde soorten te verwachten zijn. Als je vraagt wanneer de zang ophoudt moeten ze je het antwoord veelal schuldig blijven. Wonderlijk genoeg, kun je ook in de literatuur hier weinig kwantitatieve gegevens over vinden.

Vogelzang in het voorjaar staat in dienst van de voortplanting. De mannetjes nemen een gebiedje, het territorium, in beslag dat ze door zang adverteren, de territoriale zang.

We kunnen meer te weten komen over de ritmiek van de vogelzang door in een bepaald gebied de zingende vogels te noteren. Door dit een seizoen lang op verschillende, maar vaste tijdstippen te doen, wordt duidelijk hoe de zangactiviteit over het seizoen en gedurende de dag varieert. Deze patronen blijken voor de verschillende soorten niet gelijk te zijn. Hoe komt dit? Wat is hiervan de betekenis? Men weet er het fijne nog niet van. Misschien geven de hieronder gepresenteerde resultaten sommige vogelaars een impuls om aandacht te gaan besteden aan dit min of meer vergeten aspect van de vogelzang.

ONDERZOEKSGEBIEDEN EN WERKWIJZE

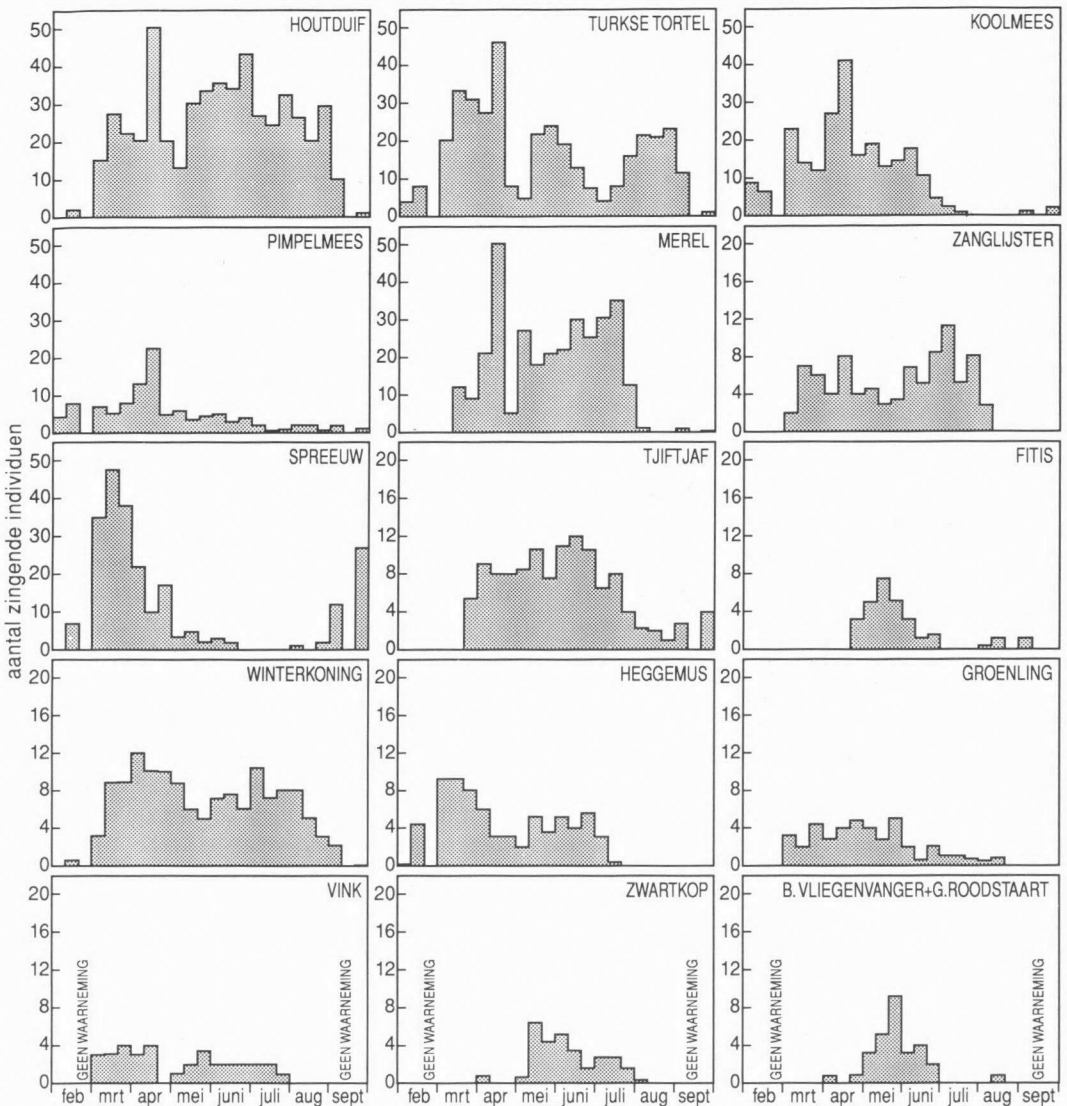
In een villawijk in de bebouwde kom van Haren werd een twee kilometer lange route regelmatig op aantallen zingende mannetjes geïnventariseerd. De huizen hebben grote tuinen met meestal hoge bomen en veel struiken. Alle zingende individuen die vanaf de verharde weg te horen en te zien waren werden genoteerd. Dit betekent wel dat soorten die zich slecht laten zien tijdens het zingen (mussen), of die weinig zingen (zwaluwen, kraaiachtigen, Witte Kwikstaart, Staartmees) niet meegenomen konden worden. De tellingen werden

verricht in drie periodes: tussen 1 uur vóór tot 1 uur ná zonsopgang, 's middags tussen 12 en 14 uur en 's avonds in de laatste twee uur voor zonsondergang. Er werden één tot drie rondes per periode per decade gedaan en wel van 29 april tot 27 september 1980 en van 1 februari tot 12 april 1981. In de tussentijd (oktober-januari) werd de route incidenteel gelopen.

Aanvullende waarnemingen over de dagritmiek van de zang werden gedaan door de auteur met een aantal studenten op het landgoed De Vosbergen, een open bosgebied bij Eelde/Paterswolde. Hierbij werd eenmalig de 24 uur van een etmaal vol gemaakt, en wel in de week van 1-6 juli 1981, verdeeld over 4 dagen van elk 6 uur. Op een drietal vaste plaatsen werd om de vijf minuten gedurende één minuut geluisterd en alle zangstrofen per soort genoteerd. Eén individu kan meer dan één strofe per minuut produceren. Het aantal gehoorde strofen van de drie locaties werd bij elkaar opgeteld en per half uur (6x 1-minuut zang) weergegeven.

JAARRITMIEK

Alvorens de resultaten te presenteren is het goed eerst op een aantal algemene aspecten van de zang te wijzen. Men neemt aan dat het aantrekken van een wijfje en het op afstand houden van andere mannetjes twee belangrijke functies van de territoriale zang zijn. Het belang van de zang voor de ene of de andere functie verschilt van soort tot soort. Dat betekent dat ook de zangintensiteit verschilt bij overeenkomstige fasen van de voortplantingscyclus. Bij de ene soort kan de zangintensiteit het sterkst zijn tijdens de vestiging van het ongepaarde mannetje, bij de andere soort bij de paarvorming of de eileg, het broeden, of het voeren van de jongen. Verder zijn de factoren



Figuur 1. Seizoensritmiek van de zang van een zestiental soorten op een route van twee km lengte in een villawijk in de bebouwde kom van Haren in 1980/81. Aangegeven is het gemiddelde aantal zingende mannetjes tijdens de vroege-ochtendronde voor tiendaagse perioden. De getallen langs de X-as geven het aantal tellingen per decade aan.

die de zang beïnvloeden legio, zoals leeftijd van de zanger, het aantal zingende mannetjes om hem heen en de weersomstandigheden, of de soort ter plaatse stand- of trekvogel is, één of meer broedsels per jaar heeft, het mannetje wel of niet meehelpt bij het voeren van de jongen, of hij tegelijkertijd één of twee territoria bezit met in elk een wijfje. Tijdens de ruiperio-

de, die in de regel begint na het zelfstandig worden van de jongen, zingen de meeste soorten niet. Na de rui begint bij sommige soorten de herfstzang. Van de Koolmees is bekend dat de herfstzang bij jonge mannetjes, die nog geen vier maanden oud voor het eerst in hun leven een territorium vestigen, hun kans verhoogt om zich in het volgende voorjaar als

broedvogel in dat gebied te vestigen (Drent 1983). In figuur 1 is de jaarritmiek van de zang van een zestiental soorten in Haren weergegeven. De Bonte Vliegenvanger en Gekraagde Roodstaart zijn samengenomen omdat het aantal van beide soorten laag was en hun patronen sterk overeenkwamen. De seizoenspatronen, zoals hier weergegeven, zijn dus opgebouwd uit de gezamenlijke zangactiviteit van een wisselend aantal individuele mannetjes. In één oogopslag zien we dat er grote verschillen zijn tussen de seizoenspatronen van de soorten. Deze kunnen deels in verband gebracht worden met verschillen in hun voortplantingspatroon. De zangperiode van zowel Houtduif als Turkse Tortel is lang. Beide soorten worden in alle acht maanden van de waarnemingsperiode gehoord. Er zijn drie piek-periodes te onderscheiden, vooral duidelijk bij de Turkse Tortel. Dit houdt mogelijk verband met vervolglegels. De Houtduif kan in een ongestoorde situatie drie broedsels per jaar grootbrengen. Dit hangt samen met de voedselsituatie die voor deze soort over een lange periode van het jaar gunstig is (Murton 1965). Ook in de maanden november-januari hoorde ik beide soorten regelmatig zingen.

Kool- en Pimpelmees hebben een zangtop in april. Dit valt samen met de eilegperiode van het eerste broedsel. Tweede broedsels komen weinig voor. Vanaf begin mei neemt de zang bij de Koolmees geleidelijk af. Bij de Pimpelmees is dat abrupter. In juli zijn geen zingende mezen te horen. In september kondigt zich het begin van de herfstzang aan die volgens Drent (1983) bij de Koolmees in oktober haar top heeft.

De zang van de Merel komt in maart langzaam op gang en neemt dan, afgezien van een mogelijke top half april, geleidelijk toe tot half juli, om daarna heel snel te verdwijnen. Bij het mannetje valt het vele zingen juist samen met de periode waarin de wijfjes al vast op de eieren zitten (Armstrong 1973). De late top in juli zou er op kunnen wijzen dat veel Merels pas laat in het seizoen succesvol zijn, mogelijk omdat dan de predatie door Ekster en Gaai

afneemt. Daardoor blijven de eieren langere tijd in het nest liggen. Ook bij de Zanglijster is het aantal zingende mannetjes laat in het seizoen relatief hoog, mogelijk om dezelfde redenen als bij de Merel.

De Spreeuw heeft een opvallende zangpiek in maart. Daarna neemt de zang snel af, waarschijnlijk doordat deze vooral een functie heeft bij de paarvorming en minder bij de verdediging van het territorium (Feare 1984). Eind augustus begint de herfstzang. Mogelijk duurt deze na september nog voort. In deze tijd hoor je Spreeuwen vaak overdag zingen in kleine groepjes. Hieronder zijn waarschijnlijk ook zingende volwassen vrouwtjes en jonge vogels (Armstrong 1973).

De verwante soorten Tjiftjaf en Fitis zijn opvallend verschillend wat hun zangseizoen betreft. Het zangseizoen van de Tjiftjaf is duidelijk langer dan dat van de Fitis. Misschien hebben Tjiftjaffen vaker een tweede broedsel. De soort keert eerder terug en begint eerder te broeden; bovendien worden eieren en jongen tot later in het seizoen gevonden dan bij Fitissen. Verder heeft men bij de Tjiftjaf geconstateerd dat zowel adulte als jonge mannetjes tijdens de rui (in augustus) en daarna veel zingen (Cramp 1992). Of Fitissen dit doen is niet bekend, wel trekt deze soort gemiddeld een maand eerder weg.

De Winterkoning vertoont een vroege voorjaars- en een midden-zomerpiek in zijn zang en zingt door tot begin september. In de maanden november-januari zijn zowel het mannetje als het wijfje regelmatig zingend in afzonderlijke territoria te horen. Dit laatste vinden we ook bij de Roodborst (Armstrong 1973).

De Heggemus begint zijn voorjaarszang al in februari en houdt in de zomer op met zingen. Binnen die periode is een tweetoppigheid in zangintensiteit, de achtergrond hiervan kennen we niet. Winterzang is zeldzaam bij deze soort. Groenling en Vink hebben beide een lang zangseizoen zonder duidelijke toppen. De zang stopt vrij plotseling eind juli. Bij een vergelijkbare studie van de Vink in Duitsland werd een overeenkomstig jaarpatroon van de zang ge-

vonden als in Haren (Bezzel 1988). Zowel Bonte Vliegenvanger als Gekraagde Roodstaart zingen opvallend kort en vertonen slechts één duidelijke top. Voor de Bonte Vliegenvanger en waarschijnlijk ook voor de Gekraagde Roodstaart geldt dat de zang voornamelijk de paarvorming dient (Lundberg & Alatalo 1992).



Bonte Vliegenvanger. Foto Koen van Dijken

DAGRITMIEK

Vogelaars zijn er mee vertrouwd dat ze, als ze zang willen horen vroeg uit de veren moeten. Omstreeks anderhalf tot twee uur voor zonsopgang zet het vogelkoor in, eerst aarzelend, maar na 10 à 15 minuten is het op volle sterkte. Reeds 10 minuten later is het volume duidelijk afgenomen. Omstreeks de middagpauze is er weinig zang, maar in de avondschemering neemt deze weer toe, zij het niet tot dezelfde sterkte als 's morgens. Veel soorten vertonen deze twee uitschieters in hun dagelijkse zang, maar er zijn opvallende verschillen.

We mogen veronderstellen dat vogels zingen op die momenten van de dag waarop dit voor hen het gunstigst is. Alleen over de mogelijke voordelen van het zingen in de vroege ochtend van vogels in het algemeen zijn ideeën geoperd (Kacelnik & Krebs 1982, Lundberg & Alatalo 1992). In de fijnere verschillen in het

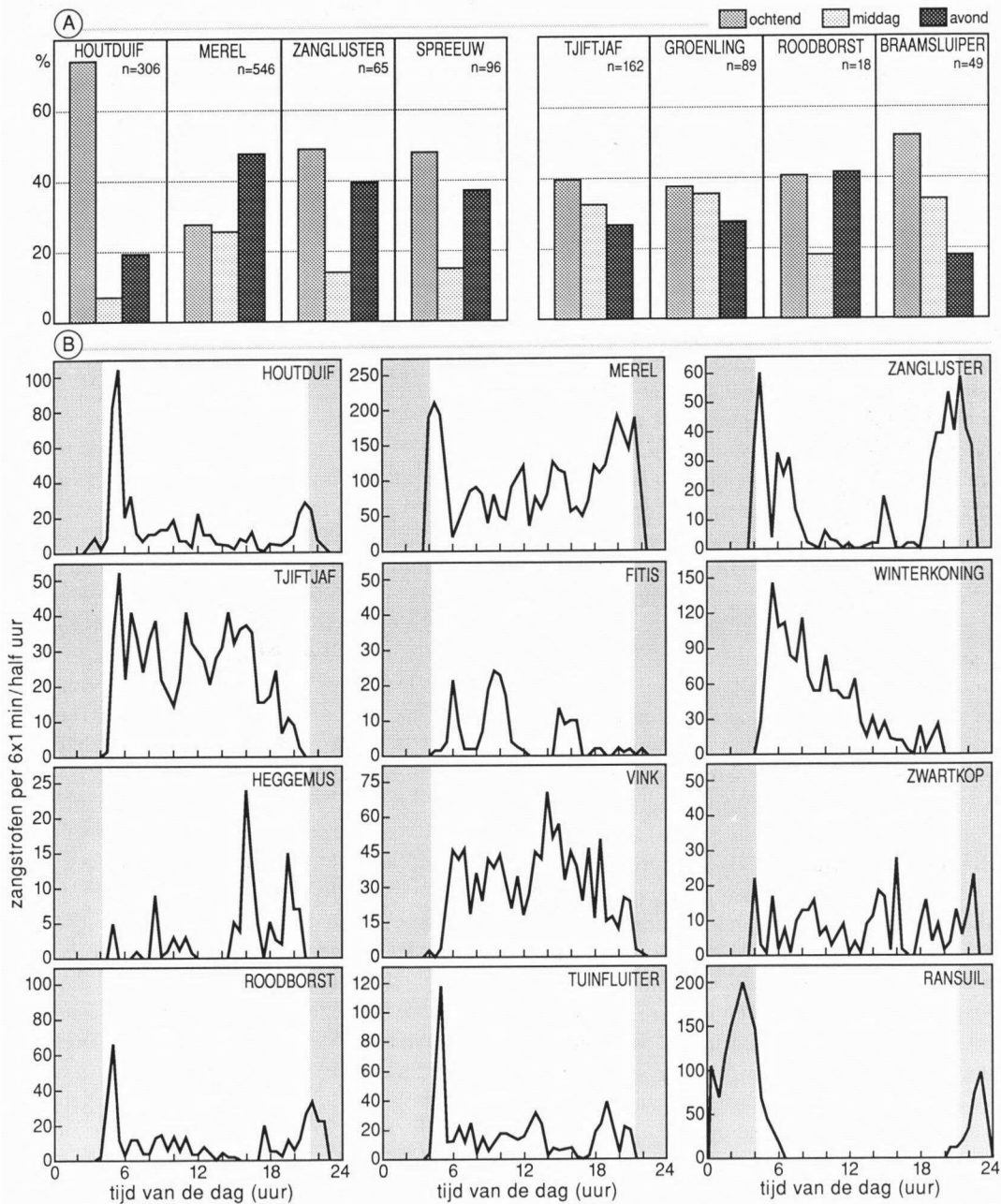
totale dagpatroon tussen de soorten hebben we nauwelijks inzicht. Op het eerste gezicht lijkt vroeg zingen vreemd, want elke menselijke zanger weet dat zijn vocale prestaties 's avonds aanzienlijk beter zijn dan 's morgens vroeg, omdat de stembanden dan nog niet zijn "opgewarmd". Hetzelfde zou te verwachten zijn bij het stemorgaan van vogels waarbij een aantal spieren vliezen (tympanale membranen) gespannen houden, zodat deze in trilling gebracht kunnen worden.

Een aantal hypothesen over de voordelen van de vroege-ochtendzang zijn:

- 1) in de vroege ochtend is de lucht nog homogeen en plant het geluid zich beter voort dan later op de dag als de lucht opwarmt;
- 2) 's morgens zijn de prooidieren weinig actief, het foerageersucces zal laag zijn, dan maar zingen!
- 3) eventuele 's nachts gearriveerde vrouwtjes moet je zo vroeg mogelijk met zang verleiden;
- 4) de nacht is een periode met verhoogde kans op sterfte door kou en predatie, mannetjes zonder territorium doen er goed aan 's morgens vroeg naar vrije territoria te zoeken. De nog levende mannetjes maken door zang kenbaar dat zij er nog wel zijn;
- 5) een heel andere hypothese gaat er van uit dat mannetjes die 's morgens eerst gaan zingen alvorens te eten, aan de wijfjes hun kwaliteit duidelijk willen maken "zie eens hoe goed ik

Figuur 2a. Dagritmiek van de zang van een achttal soorten op een route van 2 km in een villawijk in de bebouwde kom van Haren in mei 1980. Aangegeven is het procentuele aandeel van de zingende mannetjes over de ochtend-, middag- en avondronde. Per zangperiode werd de route acht maal gelopen. De getallen hebben betrekking op het totale aantal gehoorde mannetjes over alle 24 ronden samen.

2b. Dagritmiek van de zang van een twaalfal soorten in De Vosbergen, een open bosgebied bij Eelde/Paterswolde, gedurende 1-6 juli 1981. Waarnemingsschema: 1 juli 6-12 uur, 2 juli 0-6 uur, 3 juli 12-18 uur, 6 juli 18-24 uur. Op een drietal vaste plaatsen werd om de vijf minuten een minuut lang geluisterd en alle zangstrofen genoteerd. De aantallen zangstrofen van de drie gebieden werden opgeteld en per halfuur weergegeven.



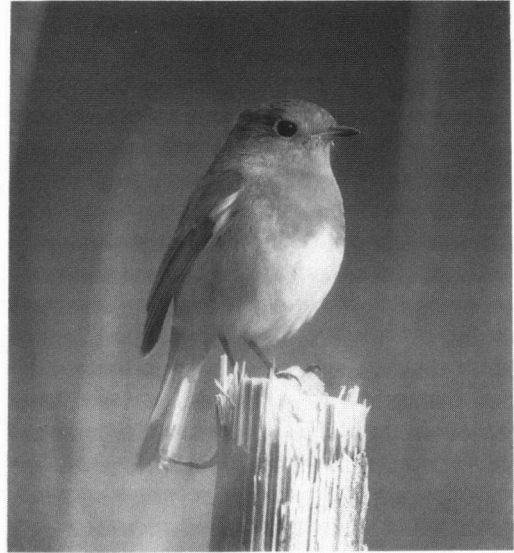
ben, ondanks de honger in mijn maag zing ik nu al voor je". Het wijfje moet dan denken "als hij, ondanks zijn honger, nu goed kan zingen zal hij ook wel goed voor mij en mijn jongen kunnen zorgen".

Bij alle hypothesen passen zowel vóór- als tegenargumenten.

OCHTEND-, AVOND- EN OVERDAGZANGERS

De relatieve zangfrequentie voor een achttal soorten op de route in Haren tijdens de ochtend-, middag- en avondcontroles in de maand mei is in figuur 2 weergegeven. De resultaten van deze vrij grove tijdsindeling kunnen wij bekijken naast die van het 24-uurs patroon, zoals die gehoord werd in De Vosbergen (figuur 2). We moeten wel bedenken dat de waarnemingen in De Vosbergen in de eerste week van juli werden gedaan, wanneer een aantal soorten niet meer zingt en dat de waarnemingen in beide gebieden niet op dezelfde wijze werden gedaan. In grote lijnen lopen de resultaten bij beide waarnemingsmethodes voor overeenkomstige soorten inderdaad parallel, maar er zijn nuanceverschillen.

Houtduif, Merel, Zanglijster, Spreeuw en Roodborst laten twee pieken in zangactiviteit zien. Bij de Houtduif, Zanglijster en Spreeuw is de ochtendpiek hoger dan de avondpiek. De uitgesproken ochtendpiek bij Merel en Roodborst werd bij de rondwandeling in Haren waarschijnlijk gemist, maar wel in De Vosbergen gehoord. De Merel heeft een korte terugval in zangactiviteit na de eerste uitbarsting, maar direct daarna neemt de zang over de hele dag geleidelijk toe tot een maximum in de avond. Deze soort verraadt zich eigenlijk als een avondzanger. Tjiftjaf, Groenling en Braamsluiper zingen het meest intensief in de ochtend, daarna neemt de zang over de dag steeds verder af. Toch kunnen ze overdagzangers genoemd worden. De waarnemingen uit De Vosbergen geven hetzelfde beeld voor de Winterkoning. Diens dagpatroon is ongeveer het spiegelbeeld van dat van de Merel. In Engeland vertoonde een gekleurde Winterkoning on-



Roodborst: 's Ochtends en 's avonds actief. Foto Hans Hut

geveer hetzelfde dagpatroon in zijn zang als gehoord werd in De Vosbergen, zij het met soms een avondpiek (Armstrong 1973).

De Fitis is ook een echte overdagzanger. De "pieken" in figuur 3 zullen het gevolg zijn van de weinige (1 of 2) individuen die nog zongen (vgl. figuur 1). Een andere overdagzanger is de Vink. De zang is over de ochtend constant, maar na een aanvankelijk maximum in de vroege middag neemt deze daarna geleidelijk af. Een geleidelijke afname overdag is ook gevonden bij Duitse zingende Vinken, al werd dit vroeger, namelijk na een ochtendmaximum ingezet (Bezzel 1988). Zwartkop en Heggemus zijn eveneens de hele dag te horen, maar in het hier beschreven onderzoek waren de aantallen zingende mannetjes gering. In De Vosbergen liet de Tuinfluiter eenzelfde beeld in zangactiviteit zien als de Houtduif: een uitgesproken ochtendpiek en een lage avondpiek. Tenslotte de nachtactieve Ransuil. Het betreft hier het roepen van twee takkelingen (uitgevlogen jongen die nog gevoerd worden). Interessant is een afname van de roepfrequentie omstreeks 23 uur, waarschijnlijk omdat de jongen toen hun eerste maaltijd hadden gekregen. De roep van de jongen sterft weg als het vogelkoor op

gang komt.

Mogelijk gelden de zangpatronen, zoals in Haren en De Vosbergen geregistreerd voor meer vogels tezamen ook voor de afzonderlijke individuen, zoals bij het Winterkoning voorbeeld gesuggereerd wordt. Verder onderzoek zal dit moeten verifiëren. De grote verschillen in zangpatroon tussen de soorten zijn verre van duidelijk. Bijvoorbeeld, waarom zijn Tjiftjaf en Vink uitgesproken overdagzangers en is de Zanglijster een ochtend- en avondzanger? Gelden voor de eerste twee soorten de vermoede voordelen van de vroege-ochtendzang niet? Het is duidelijk, er valt op dit gebied nog veel interessant gedragsonderzoek te doen.

Jan Hulscher is werkzaam op het Zoölogisch Laboratorium, Rijksuniversiteit Groningen.

LITERATUUR

- Armstrong E.A. 1973. A study of bird song. Dover Publications, Inc. New York.
- Bezzel E. 1988. Die Gesangszelten des Buchfinken *Fringilla coelebs*: Eine Regionalstudie. Journal für Ornithologie 129: 71-81.
- Cramp S. 1992. The Birds of the Western Palearctic, Vol. VI. Oxford University Press, Oxford.
- Drent P.J. 1983. The functional ethology of territoriality in the Great Tit *Parus major*. Proefschrift Rijksuniversiteit Groningen.
- Feare C. 1984. The Starling. Oxford University Press, New York.
- Kacelnik A. & J.R. Krebs 1982. The dawn chorus in the Great Tit *Parus major*: proximate and ultimate causes. Behaviour 83: 287-309.
- Lundberg A. & R.V. Alatalo 1992. The Pied Flycatcher. T & A D Poyser, London.
- Murton R.K. 1965. The Wood-pigeon. The New Naturalist. Collins, London.