

# Geslachtsbepaling bij de gierzwaluw

door Erich Kaiser 1997

De meeste gierzwaluwsoorten vertonen geen uiterlijke geslachtskenmerken (monomorfisme). Het menselijk oog kan ook bij de gierzwaluw (*Apus apus*) geen onderscheid tussen de geslachten vaststellen. Tot heden was er (behalve via lijkschouw) geen zekere methode voor geslachtsbepaling. Aangezien het gezichtsvermogen van de gierzwaluw zich niet wezenlijk van dat van de mens onderscheidt, is het onwaarschijnlijk dat gierzwaluwen in staat zouden zijn om zulke verschillen te herkennen, die voor ons, ook na eeuwen van intensieve balgstudie in musea, verborgen zouden zijn gebleven. Dit is des te onwaarschijnlijker als men bedenkt dat gierzwaluwen zich slechts óf gedurende hun adembenemende vluchten, óf in hun vrijwel donkere nestholten zien. Met absolute zekerheid kan een optische herkenning bij tropische soorten worden uitgesloten, die in grote donkere grotten broeden, waar zij zich net als vleermuizen akoestisch oriënteren. Het feit dat zij in deze donkere holten van een visuele naar een akoestische oriëntering zijn overgestapt, zou een aanwijzing kunnen zijn dat zij bij de wederzijdse geslachtsherkenning ook voor deze weg hebben gekozen, iets dat immers juist op de nestplek van groot belang is. Met behulp van eenvoudige markeringsmethoden kon de akoestische geslachtsherkenning van *Apus apus* worden onthuld, waardoor veel tot nu toe open vragen in het leven van onze gierzwaluw werden beantwoord.

## 1. Inleiding

De meeste ornithologen met interesse voor de gierzwaluw zijn bekend met het typische **duetteren**. Reeds Lack (1956) gaf een goede beschrijving van deze vorm van geluidsuiting, waarbij hij ook vergelijkbare voorbeelden van andere (tropische) vogels aanhaalde met een karakteristieke roep, gevormd uit een samenklank van beide partnervogels.

Citaat Lack:

*"They usually sit side by side in the entrance and scream in duet, one giving a higher note than the other. This, we think, must be the "swee-ree" call of the swift, mentioned in the Handbook of the British Birds and other standard works; it is really two notes, one given by each member of the pair".*

Met deze omschrijving had Lack **theoretisch** het probleem van de geslachtsbepaling van gierzwaluwen opgelost. Hij had opgemerkt, dat het duetteergeluid opgebouwd was uit verschillend hoge klanken en dat één partner bijdroeg aan de hogere en de andere partner aan de lagere toonsoort van het duet.

Ik heb nooit begrepen waarom hij de volgende stap, die uit deze waarneming toch zo logisch resulteerde niet zette, om daarmee het probleem van de geslachtsherkenning ook **praktisch** te doorgronden. Want vanwege deze theoretische vaststelling was de praktische oplossing slechts een formaliteit. Wat resteerde was het waarnemen van een paring, of het moment van ei-leggen, om vervolgens beide vogels tot aan het volgende duetteren niet meer uit het oog te verliezen. Inmiddels is het duetteren bij vogels intensiever onderzocht en bij veel vogels is de mannelijke en de vrouwelijke bijdrage aan het respectievelijke duet helder gedefinieerd. Verrassend genoeg is duetteergedrag niet enkel tot monomorfe soorten beperkt, maar wordt in geringere mate ook bij dimorfe soorten waargenomen. Bij veel van deze soorten is het duetteren onderdeel van een ritueel, bestaande uit min of meer gecompliceerde optische gedragsuitingen, die vaak het akoestische onderdeel verre overtreffen, zodat dit laatste enkel onder slechte visuele omstandigheden aan betekenis wint (Farabaugh 1982).

## 2. Materiaal en methode

Vanaf 1970-1972 heb ik kort na aankomst in mei alle gierzwaluwen van de gevelkolonie tijdens het duetteren gemarkeerd. De categorie "swii" werd met een verfpuntje aan de linkerkant van de staart gemarkeerd, de categorie "rii" kreeg een dotje op de rechter staartpunt. Deze onderneming kon middels een fijn penseeltje in de nestkasten worden doorgevoerd zonder dat de vogels hiervan iets bemerkten. Gedurende het verdere seizoen kon ik me er steeds weer van overtuigen, dat vrouwtjes het iets hogere "swii" en mannetjes het lagere "rii" aan het duet toevoegen. Aangezien ook bijna alle gierzwaluwen in de kolonie geringd zijn, kunnen er ook controles over meerdere jaren worden doorgevoerd. Op die wijze kon ik overtuigend vaststellen dat de akoestische geslachtsbepaling zeker is. Vastgesteld kon worden, dat gierzwaluwen beschikken over drie verschillende "herkenningsroepen": een voor vrouwelijk, een voor mannelijk en een voor "neutraal" (bedelgeluid). Via een waterdichte geslachtsbepaling kregen veel vragen uit het leven van gierzwaluwen een verrassend eenvoudig antwoord.

### 3. Resultaten en discussie

#### 3.1. strijd

Het was Lack opgevallen dat binnen een koppel de wederhelft zich gedurende een strijd doorgaans neutraal gedraagt. Er scheen voor het verdere verloop van de strijd nauwelijks interesse te bestaan, nestbouw ging vaak onverminderd verder, en zelfs werd de nestholte gedurende de strijd gewoon verlaten! Aangezien Lack, ondanks zijn theoretische pionierswerk, geen onderscheid tussen de geslachten kon aanbrengen, ontdekte hij nimmer de hoogst eenvoudige strijdregels. Dit bevestigt hij in de volgende zin:

“as our birds were not marked, we do not know for certain whether the active bird was the male”.

Na vele jaren van intensief waarnemen ben ik volledig vertrouwd met dit gedrag, hoe deze gevechten tot stand komen, hoe ze verlopen, en hoe zoekende vogels weggevallen partnerplaatsen binnen een bewoonde nestplek vinden en bezetten.

Als bij mooi weer gedurende de morgen- en avonduren de stormloop der zoekvogels op de kolonie begint, spoeden zich alle broedparen naar hun nestholte en posteren er zich achter het invlieggat. Als een zoekvogel bij een ingang aanhaakt en roept, wordt er door het wachtende paar in duet geantwoord, hetgeen betekent dat deze plek geheel compleet is. Indien de zoekvogel via zijn “rii” verraadt dat het een mannelijk exemplaar zonder respect voor het duetterende paar betreft en de nestplek betreedt, dan wordt hij ogenblikkelijk door het mannetje van het broedkoppel aangevallen. Betreft het een binnendringend vrouwtje, dan stort de eigenaresse van de nestplek zich op deze rivale.

Hieruit volgt de logische conclusie, dat deze in elkaar hakende kemphanen altijd vogels van hetzelfde geslacht zijn, dus twee mannetjes of twee vrouwtjes. Dit vermoeden zag ik in de loop der jaren met zekerheid bevestigd, aangezien ik 34 van zulke vechtkoppels kon ringen, of, indien reeds geringd, hun ringnummers kon documenteren.

Het is genoegzaam bekend dat gierzwaluwen zeer gevoelig reageren op ringactiviteiten op het nest, deze verstoring niet verdragen en de nestplek vervolgens vaak in de steek laten. Lack beëindigde het ringen van de oudervogels binnen zijn kolonie nadat hij dit gevaar uit eigen ervaring onderkende: “once we realised it might happen, we stopped ringing the birds, though this unfortunately meant that we could not recognise each bird individually, wich would have helped some aspects of our work.”

In 1981 begreep ik, dat men vechtende gierzwaluwen zonder problemen kan ringen. Beide rivalen sluiten steevast de ogen, dit vanwege het risico van ernstige beschadiging. Daarbij vechten zij zo verbeterd en geconcentreerd, dat ze verder lichamelijk contact geheel niet waarnemen, ofschoon ze wel gevoelig reageren op vreemde geluiden en sterke lichtwisselingen. De nestkasten aan de binnenzijde van de gevelkolonie hebben glaswanden die geluidloos verwijderd kunnen worden. Op deze manier kan een dergelijk vechtkoppel voorzichtig uit de kast verwijderd worden, geheel **zonder dat de betrokken vogels dit waarnemen**. Daarna worden ze in een gesloten doos naar de woning getransporteerd, alwaar ze geringd, gewogen en gemeten worden. Meestal zijn de kemphanen reeds geringd en in dat geval wordt hun ringnummer opnieuw gedocumenteerd. Soms laten de strijdende vogels elkaar al los tijdens het transport, soms ook tijdens het openen van de doos in de lichtrijkere woonkamer. Maar de meeste kemphanen laten zich ook hierdoor niet storen en moeten vaak moeizaam gescheiden worden. Aangezien bekend is dat nestkast-associatie in dit verband negatief werkt komen ze hier na ringen en/of controle niet terug, maar krijgen via een raam hun vrijheid weer. Uit het feit dat van 34 gecontroleerde vechtparen geen enkele desertie volgde kan men de veiligheid van de methode afleiden. Vaak vindt men de betreffende opponenten na enkele minuten weer terug in de nestkast om daar de níet besliste, door het ringen onderbroken strijd te hervatten. Klaarblijkelijk zijn deze vogels dermate verbeterd bezig, dat ze pas weer in de woning tot bezinning geraken en het onaangename ringen geheel niet met de nestkast in verbinding brengen. In het verleden, toen ik de vogels nog op de conventionele wijze ringde, was er óf vaak sprake van desertie , óf de zo geringde vogels bleven het gehele seizoen extreem schuw. Echter, de tijdens gevechten geringde vogels vertonen generlei vorm van schuwheid of vreemd gedrag.

### 3.2. Netvangsten

Een andere, meer eenvoudige gelegenheid om grote hoeveelheden broedvogels te ringen en geringde vogels te controleren heb ik via netvangsten bij een venster, direct onder de gevelkolonie. Vanaf 1981 tot 1994 lukte het mij om via een net 368 adulte vogels uit de categorie "zoekvogels" te ringen, waarvan een groot gedeelte gedurende de volgende jaren bij gevechten of hernieuwde netvangst weer gecontroleerd konden worden, of het was hun gelukt een vrijgevallen nestplek te bezetten of te veroveren.

Al sinds jaren worden alle adulten tijdens het ringen voorzien van een systeem van drie kleurpixels, die tot op 8 verschillende maar exact gedefinieerde plaatsen van het verenkleed worden aangebracht, zodat het me tijdens het seizoen lukt om tot wel 92 gierzwaluwen zonder hernieuwde ringcontrole te herkennen.

Al spoedig bleek, dat deze kleurmarkering in uitzonderingsgevallen langer dan een jaar zichtbaar bleven: uit het werk van De Roo (1966) is nu bekend, dat ongeveer 30% van de adulten met dezelfde ongeruide buitenste handpennen uit Afrika terugkeren. Met mijn markeringsmethode worden 47% van de adulten aan één zijde, en 9% aan beide vleugelpunten gemarkeerd. Het was dus te verwachten dat 'n deel van deze vogels met oude markeringen uit hun winterverblijf zouden weerkeren. Toen dit dus inderdaad meermaals werd aangetroffen, was ik positief verrast omdat de markeringen nog bijna even duidelijk zichtbaar waren als het voorafgaande jaar.

### 3.3. Paarvorming

Het is begrijpelijk dat een nestholte nagenoeg geheel verdonkerd op het moment dat het invlieggat door een indringer wordt opgevuld. Deze volledige verduistering – in een situatie waarbij een herkenning van groot belang is – sluit alle optische factoren uit.

Soms houdt een individuele vogel een nestplek bezet, bijvoorbeeld een mannelijk exemplaar. Indien zich een eveneens mannelijk exemplaar bij de ingang meldt, en, om dit eens in een herkenbare menselijke situatie te vertalen, "rii, rii" (dus: man, man) schreeuwt, dan gaat het antwoord op dezelfde wijze retour, en zal de vreemdeling worden geattaqueerd bij het niet respecteren van de waarschuwing. Echter, indien het vrouwelijk bezoek betreft, dan luidt de aankondiging "swii, swii" (dus: vrouw, vrouw) en zal de bewoner met "rii, rii" (man, man) antwoorden, en kan deze roep het begin van een nieuwe paarvorming inluiden.

Zeer waarschijnlijk herkennen vaste partners zich aan hun stemgeluid. Op die wijze is een mannelijke vogel beslist wel in staat om een bezoek van een nestvreemd vrouwtje te herkennen. Toch volgt er dan nooit een serieuze aanval, omdat een vrouwtje geen bedreiging voor hem inhoudt, noch hem van dit nest wil verdrijven. In het uiterste geval kunnen er tijdens stressperiodes "schijngevechten" of zelfs korte schermutselingen plaatsvinden, maar nooit komt het tot de urenlange verbitterde gevechten zoals wel tussen gelijkgeslachtelijke rivaliserende vogels, waarbij de identieke roepgeluiden de vogels telkens opnieuw tot agressief handelen aandrijven. Raken soms, gedurende stressperiodes, de verschillende geslachten slaags, dan duren zulke "gevechten" slechts enkele minuten, omdat van de verschillende roepgeluiden een kalmerende werking uitgaat op de respectievelijke strijders. Hieruit volgt, dat mannelijke vogels enkel gefocust zijn om gelijkgeslachtelijke soortgenoten, dus nestplekconcurrenten te weren. Bij verzuim dreigt niet alleen het verlies van nestplaats, maar de algehele mogelijkheid tot voortplanting! Hetzelfde en vanuit identieke beweegredenen geldt uiteraard voor vrouwelijke vogels. Het komt mij voor dat gierzwaluwen zich vooral gedurende de periode van paarvorming geheel neutraal gedragen. Klaarblijkelijk is het hoofddoel gelegen in het bezit van een nestplek. Elke gierzwaluw die dit doel heeft bereikt vindt vanzelf een partner, tenminste in gebieden met een hoge populatiedichtheid zoals in Kronberg of in Oxford, waar zoekvogels vaak pas vanaf een leeftijd van 3 of 4 jaar een vrije nestplek binnen de kolonie vinden (Perrins 1971, Kaiser 1992). Als twee exemplaren van één en hetzelfde geslacht zich gelijktijdig interesseren voor de bezette nestplek van een bepaalde solitaire gierzwaluw van het andere geslacht, dan laat deze nesteigenaar verdere ontwikkelingen over aan de beide rivalen en zal deze eigenaar, geheel zonder verdere inmengingen de winnaar, hetzij mannelijk, hetzij vrouwelijk, als partner voor het komende seizoen accepteren.

Dit gedrag lijkt niet verenigbaar met de door Weitnauer vastgestelde, en ook in mijn kolonie vaak als zodanig bevestigde jarenlange trouw aan een bepaalde nestplek. Echter, voor de geroemde trouw aan een nestplek blijkt een andere factor van doorslaggevend belang, namelijk de mogelijk gelijktijdige terugkeer van beide partners van een oud nestkoppel op het nest. Indien er meer dan 10 dagen verstrijken tussen de aankomst van de eerste oude partnervogel en de tweede, dan zal de eerste in veel gevallen reeds aan een nieuwe partner zijn gekoppeld. Hiermede is een gevecht bij de thuiskomst van de tweede vogel, welke uiteraard eveneens aanspraak maakt op de oude nestplek, een voorgeprogrammeerde zaak, en dit biedt goede mogelijkheden voor mij om beide vogels zoals hierboven beschreven te controleren. Hoe zulke gevechten eindigen is ten ene male ongewis. Maar ik kon wel vaststellen dat broedvogels die regelmatig pas laat in het seizoen thuiskomen, vaak van nestplek wisselen, om, vroeg of laat, geheel uit de kolonie te worden verdrongen.

### 3.4. Betekenis van herkenningroep op de nestplaats

Aan de hand van 4 voorbeelden wordt de rol van het akoestische signaal als herkenningroep voor gierzwaluwen nader verklaard:

1)

Een gierzwaluw broedt op het nest, als er plots een tweede vogel verschijnt. Hierop roept de broedvogel, waarbij dit geluid zowel als een vraag als gelijktijdig als afweer kan worden gezien, afhankelijk van het feit of deze indringer de vertrouwde partner of een mogelijke concurrent is. Meestal is het de partner die de roep (vraag) ter ontspanning beantwoordt. Later in het seizoen, als de broedvogel de nog kale jongen behoedt, en de partner met een propvolle keelzak verschijnt kan het vaak gebeuren dat deze, vanwege de hinderlijke keelvulling, van een antwoord afziet. Het kan gebeuren dat de aanwezige vogel dit geluidloze verschijnen accepteert. Regelmatig echter, en vooral op die momenten dat de aanwezige nestvogel in een alarmtoestand verkeert vanwege de druk van zoekvogels, zal deze niet dralen en de stomme indringer meteen aanvallen. Deze vindt zich dan met zichzelf in conflict: Meestal zal getracht worden om, aan de aanvallen van de partner voorbij, het kroost te bereiken om hier de voedselbal te verdelen om zich vervolgens akoestisch te identificeren. Maar als de afweer van de partner al te hevig verloopt is het soms noodzakelijk om zich, ondanks de volle keelzak, akoestisch te manifesteren, waarbij dit signaal door de keelvulling vaak in gedempte vorm hoorbaar is. Het feit dat de aanwezige nestvogel blijft doorgaan met de aanvallen totdat de verschijnende vogel zich akoestisch identificeert is een duidelijk bewijs voor het **ontbreken van andere herkenningmogelijkheden!**

2)

Als het kroost ouder wordt en zich ook door de nestkast gaat verspreiden kon ik vaak vaststellen, hoe een van hen, klaarblijkelijk als een vermeend indringer, in de buurt van de nestingang werd geattaqueerd. Ook dit gebeurt dan meestal onder verhoogde stressinvloeden als gevolg van de activiteiten van zoekvogels. Het kroost dat op een zulke wijze wordt aangevallen identificeert **zich door middel van bedelgeluiden**. Een jong dat zich in zo'n situatie niet kenbaar maakt, loopt het risico van ernstige verwonding.

3)

Gierzwaluwen concurreren ook met andere vogelsoorten om nestgelegenheid (spreeuwen, mussen). Aangezien gierzwaluwen pas laat in het seizoen in het broedgebied terugkomen, moet occupatie van hun traditionele nestplekken door zulke concurrerende vogelsoorten vaak worden aangevochten. Hun gedrag is hierop aangepast en ze zullen vogels met een geheel ander geluid, of soortgenoten met het eigen specifieke geslachtsgeluid ogenblikkelijk aanvallen.

4)

Gedurende langdurige slechtweer-perioden hebben verzwakte vogels, meestal niet-broedende vogels of vogels op doortocht die, om welke redenen ook, niet hebben deelgenomen aan een slecht-weer-migratie de mogelijkheid op overnachting in een bezette nestplek. Hiervan wordt, tenminste in mijn kolonie, maar uiterst zelden gebruik gemaakt en ik kon dit gedrag sinds 1966 slechts twee maal observeren. In een geval sliepen twee vreemdelingen elk in een andere hoek van de ruime nestkast nr. 14, terwijl het nestpaar zelf apathisch en met opgezette veren op het ca. een meter van het invlieggat verwijderde nest sliep. In het tweede geval sliepen drie volwassen vogels vreedzaam samen op het nest van kast nr. 1.

De "slechtweergasten" schijnen instinctief te weten dat zij alleen een kans hebben bij onopvallend gedrag. Zelfs met één enkele roep zouden zij hun geslacht kenbaar maken en op die wijze de gelijkgeslachtelijke partner-huisbaas alarmeren en uitdagen. Het waterkoude weer, dat voor het tekort aan energie bij deze dakloze vogels verantwoordelijk is en deze in zekere zin dwingt om naar een overlevingsplek te zoeken helpt hen nu bij deze onderneming: Bij mooi weer namelijk zijn de nesteigenaren in een staat van voortdurende paraatheid en stormen reeds bij het minste of geringste geluid richting nestuitgang, steeds bereid om een mogelijke indringer te pareren. Gedurende lange perioden van slecht weer zitten zij met opgebold verenkleed apathisch op het nest en reduceren al hun activiteiten tot een minimum, waardoor zij het geluidloze verschijnen van zulke "gasten" binnen een nestruimte meestal geheel niet waarnemen. Hun weerafhankelijke apathie schiet deze verzwakte vogels te hulp om een beschutte slaapplek te vinden en zo de minimale vetreserve te ontzien. In nog koudere omgevingen, waar zulke weersomstandigheden meer algemeen zijn, kan men zulke "stiekeme gasten" (hopelijk kon ik hier duidelijk maken dat de dikwijls gebruikte uitdrukking "gedulde gasten" niet geheel klopt) in reeds bezette nestplekken vaker waarnemen, vooral tijdens de voorjaarsstrek. **Zonder enige twijfel komt dit gedrag soortbehoud ten goede.**

Van de gierzwaluw is bekend, dat ze in Afrika vanaf een bepaalde breedtegraad stom door het leven gaan, tenminste komen er uit de gebieden waar zich onze gierzwaluwen gemiddeld tussen oktober en februari ophouden geen berichten van gierzwaluwgeluid (Brooke 1971). Pas op weg naar de broedgebieden keert, samen met de oplevende voortplantingsdrift, ook steeds meer het stemgebruik terug. Van de meeste trekvogels is bekend dat zij in de overwinteringsgebieden verregaand geslachtsloos worden. Maar dat één soort deze weg zó consequent bewandeld, dat er gedurende 4 maanden lang zelfs geheel geen mogelijkheid tot geslachtsherkenning resteert, deze gedachte moet men eerst maar eens op zich laten inwerken.