

Vogelliefde

VAN LOKROEP EN HOFMAKERIJ
TOT BROEDEN EN KUIKENZORG





INHOUD

6 **Voorwoord**

8 **Inleiding**



een

16

Ecologie & paarsystemen



twee

38

Baltsen



drie

66

Nesten & eieren



vier

94

Kuikens grootbrengen



vijf

118

Omkering van de geslachtsrollen



zes

138

Groepsbroeden



zeven

162

Broedparasitisme

186 **Verder lezen**

190 **Register**

192 **Dankwoord**



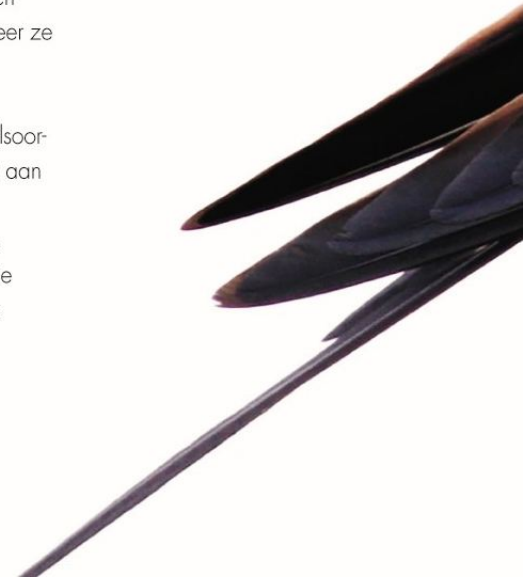
VOORWOORD

door **Mike Webster**

Een paartje boerenzwaluwen heeft een nest onder het dak boven mijn veranda gebouwd. In feite nestelde ditzelfde paar de afgelopen jaren op mijn veranda en keerde elke lente terug om hun bekerachtige moddernest op precies dezelfde plek te bouwen. Hierdoor hadden mijn vrouw en ik een uitstekende plaats op de eerste rij om het gezinsleven van deze kleine vogels te volgen. We zien het mannetje opgewonden baltsen en zingen voor zijn partner, flemen om haar zachtjes over te halen met nestelen te beginnen. We zien hoe ze uit het niets een nest opbouwen, beetje bij beetje met kleine snavels vol modder, vervolgens bekleden met veren, uiteindelijk vier bruine eieren leggen en dan de lawaaierige, bedelende nestjongen voeren die uit die eieren komen. En nadat de jongen zijn uitgevlogen, zij het in het begin wat ongemakkelijk, zien we de ouders opnieuw beginnen om een tweede legsel te beginnen voordat de herfst invalt en ze de terugreis naar hun zuidelijke overwinteringsgebieden maken.

Onze zwaluwen zijn het zinnebeeld van een coöperatief, monogaam en liefhebbend gezin. Maar als gedragsbioloog weet ik dat onder die samenwerking veel complexiteit, concurrentie en conflicten schuilgaan. Het mannetje maakt zijn partner het hof met zang en een opzichtig verenkleed, maar hij copuleert ook met de partners van andere mannetjes, en zijn eigen partner zal waarschijnlijk zelf copuleren met 'vreemde' mannetjes. Hij zal haar jaloers bewaken en rivaliserende mannetjes verjagen om dat te voorkomen, en mogelijk zijn eigen ouderlijke zorg verminderen als hij vermoedt dat sommige van de jongen in zijn nest niet van hemzelf zijn. De jongen in het nest concurreren ook met elkaar, en proberen allemaal egoïstisch zoveel mogelijk ouderlijke zorg te krijgen. En de ouders zullen ruziën met die nakomelingen over wie het voedsel krijgt, en ook wanneer ze uitvliegen.

Dat gaat over nog maar één soort. Onder de meer dan 10.000 vogelsoorten die op deze planeet leven, is er een verbazingwekkende diversiteit aan gedrag gericht op één eenvoudig doel: voortplanting. Dit boek is een verzameling van enkele verbazingwekkende voorbeelden hiervan, van uitgebreide baltsrituelen die potentiële partners informatie geven over de genetische kwaliteit, tot ingewikkelde nesten die zijn ontworpen om de jongen te beschermen tegen roofdieren en parasieten.



We zien liefhebbende ouders, inclusief partners van hetzelfde geslacht die hun jongen samen grootbrengen, en individuen die helemaal afzien van broeden om in plaats daarvan andere te helpen. Maar we zien ook de 'donkere kant' van de voortplanting: agressie, stiekeme paringen, bedrog, kindermoord en ouders die andere misleiden om hun jongen groot te brengen. Dit boek gaat over die diversiteit in gedrag en over de vele manieren waarop vogels zijn geëvolueerd om hun genen door te geven aan de volgende generatie. Ik hoop dat je het net zo leuk vindt als ik.



ook woont, en ook voor alle nieuwe vogels die je tegenkomt. Het viert de wereldwijde diversiteit van voortplantingsstrategieën voor vogels, van de bijna universele ontrouw onder sociaal verbonden vogels tot de voordelen van langdurige partnerschappen; van eenoudergezinnen tot clans die samen de volgende generatie grootbrengen.

Dit boek is doorspekt met analogieën en de taal van keuzevrijheid als afkorting voor het beschrijven van de evolutionaire voordelen op de lange termijn die ten grondslag liggen aan het gedrag van vogels. Iets zeggen als 'vogels zullen evolueren om meer voedsel naar kuikens te brengen in reactie op luidere bedelroepen als de genetische variatie voor die gedragsregel wordt doorgegeven aan een groter deel van de volgende generatie' is nogal een mondvol. Om te voorkomen dat je indigestie krijgt, neem ik mijn toevlucht tot het geven van agency aan vogels. Zo zijn vogels die zich bijna als investeerders van hun genen gedragen in economische analogieën bijvoorbeeld een terugkerend thema in dit boek.

Het probleem van een seksueel reproducerend organisme is dat je moet proberen een partner te vinden met wie je in de volgende generatie kunt investeren. Een alternatieve, maar niet wederzijds exclusieve, route is om iemands genen in stand te houden door familieleden te helpen zich voort te planten. Veel organismen, waaronder sommige mensen, doen dit. Ongeacht of de inherent

coöperatieve onderneming van reproductie plaatsvindt in paren of groepen, is deze altijd onderworpen aan belangenconflicten omdat geen van de genetische belangen van de leden volledig met elkaar overeenkomen. Een mannelijke vogel kan bijvoorbeeld minder genetisch belang hebben bij een broedsel kuikens dan zijn partner, omdat ze met meerdere mannetjes heeft gepaard.

Hoewel beide ouders gelijke genetische aandelen in elk kuiken hebben, investeren ze zelden gelijke middelen om de kansen van hun kuiken te vergroten. We zullen onderzoeken hoe de asymmetrie in mannelijke en vrouwelijke investeringen in geslachtscellen ook veel andere geslachtsverschillen verklaart.



LINKS

Monogamie is de beste reproductieve strategie gebleken voor vogels als papegaaiduikers.

RECHTS

Mannelijke en vrouwelijke rijstvogels lijken erg op elkaar, maar alleen het mannetje zingt.



INVESTERINGSASYMMETRIËN

Waarom zijn zoveel vrouwelijke vogels vaalbruin, terwijl hun partners bedekt zijn met iriserende pracht, en waarom zijn alleenstaande ouders in de vogelwereld meestal vrouwelijk? De antwoorden op beide vragen zijn terug te leiden naar een vroege asymmetrie in de ouderlijke investeringen van vrouwtjes en mannetjes.

ONDER

Als gevolg van asymmetrieën in ouderlijke investeringen zijn veel mannelijke vogels, zoals de Costa's kolibrie, flitsender dan hun vrouwelijke tegenhangers.

Biologen definiëren de geslachten niet door hoe ze eruitzien of zich gedragen, maar door de grootte van hun geslachtscellen. Vrouwtjes maken grotere geslachtscellen zoals eieren, terwijl mannetjes kleinere geslachtscellen maken zoals sperma. Bij sommige organismen – waaronder zaadplanten, zoogdieren of vogels – wordt deze vroege asymmetrie in ouderlijke investeringen verder overdreven, zodat vrouwtjes nog meer investeren in voedselrijke zaden, placenta's of eidooiers.

Kieskeurige vrouwtjes en flitsende mannetjes

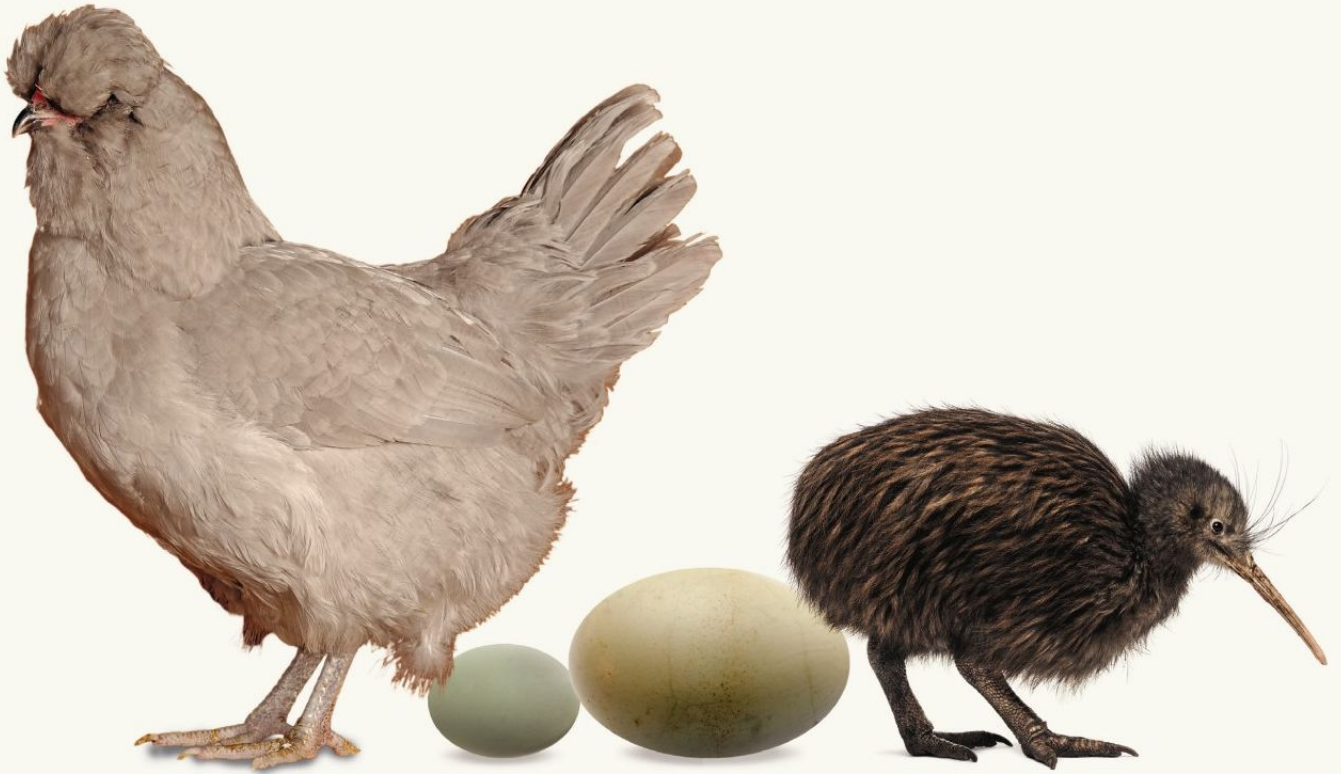
De vrouwelijke reproductieve strategie, met grote eieren, is kwaliteit boven kwantiteit, terwijl de mannelijke strategie typisch het omgekeerde is. Net zoals wanneer je een grote hoeveelheid geld in slechts een paar *blue-chip*aandelen zou willen beleggen, je die aandelen met zorg zou kiezen, zijn vrouwtjes meestal het meest kieskeurige geslacht omdat ze een paar grote investeringen in hun eieren moeten doen, en het loont dan om zorgvuldig een hoogwaardige partner te kiezen.

De bijkomende kosten van een slechte investering zijn veel hoger voor de toekomstige voortplanting van een vrouwtje dan voor die van een mannetje, want sperma is individueel goedkoper dan eieren. Dat is de reden waarom vrouwtjes in de meeste vogelparingsmarkten de kopers zijn en mannetjes moeten adverteren door middel van zang en dans.

Wie moet er dan voor de jongen zorgen?

De investeringsasymmetrie vanaf het moment dat eieren en sperma worden gemaakt, leidt vaak later tot grotere verschillen in het voortplantingsleven van vogels. Bij veel vogelsoorten dragen beide geslachten bij aan het grootbrengen van nakomelingen, maar stel je een vrouwtje voor dat slecht heeft gekozen en een mannetje koos dat vertrok om achter





BOVEN

andere vrouwtjes aan te gaan zodra het paren voorbij was. Ze had het ei kunnen opgeven en opnieuw beginnen met een ander mannetje, maar omdat eieren zo duur zijn in vergelijking met sperma, zou dit haar meer kosten in het toekomstige voortplantingsresultaat dan een mannetje in dezelfde situatie.

In soorten waar één ouder voldoende is om nakomelingen groot te brengen, zal degene die als eerste en veilig kan vertrekken, alle kosten van de zorg voor de jongen ontlopen. Bij dieren met inwendige bevruchting, zoals vogels, kunnen mannetjes altijd als eerste vertrekken. Een reden waarom mannetjes niet altijd vertrekken, is dat bij veel vogels minstens twee adulte vogels nodig zijn om met succes kuikens groot te brengen.

De meeste vogels, waaronder kippen, leggen eieren met een dooier van 30-40% – het deel dat voedingsstoffen levert aan het embryo. Voor zijn lichaamsgewicht legt een Noordereilandkiwi een van de grootste eieren van alle levende vogels, en 65% is dooier, waardoor het een nog grotere investering is dan een ei van dezelfde grootte met voornamelijk eiwit.



HET GEZINSLEVEN EVOLUEERT

We hebben allemaal een moeder en een vader, maar we zullen ons niet allemaal voortplanten voordat we sterven. Dit verschil in individuele bijdragen aan de toekomstige genenpool definieert de winnaars en verliezers in een evolutionaire strijd om door te leven via onze nakomelingen.



BOVEN

Er zijn vijf todie-soorten, elk endemisch voor een ander Caribisch eiland. Deze Jamaicaanse todie broedt in paren, terwijl de nauw verwante Puerto Ricaanse todie soms niet-broedende helpers bij het nest heeft.

Voor seksueel reproducerende organismen zoals vogels en mensen, is de eerste stap bij het produceren van genetische afstammelingen meestal het vinden van een partner. Optimale paringsstrategieën zullen verschillen, afhankelijk van het geslacht, de soort, de omgevingsomstandigheden en zelfs de leeftijd of toestand van een individu. Het eerste hoofdstuk van dit boek onderzoekt systemen voor het paren van vogels, van pure monogamie tot pure promiscuïteit.

Hoofdstuk twee bespreekt hoe vogels partners aantrekken en kiezen, en de resterende hoofdstukken gaan in op hoe ze gezinnen grootbrengen. Hoofdstuk drie concentreert zich op eieren en nesten, terwijl hoofdstuk vier over kuikens gaat die onafhankelijk zijn en zich gedragen in hun eigen recht. Kuikens hebben hun eigen langetermijnbelangen, die niet altijd overeenkomen met die van hun broers en zussen of ouders.

De laatste drie hoofdstukken richten zich op enkele van de meer ongebruikelijke manieren waarop vogels zijn geëvolueerd om hun toekomstige genetische rendement op gezinsinvesteringen te maximaliseren. Hoofdstuk vijf bespreekt situaties waarin conventionele geslachtsrollen worden omgekeerd, zodat vrouwtjes het grotere, meer competitieve en vurige geslacht zijn, vaak met een harem van mannetjes die vanaf het uitbroeden alle kinderzorg verrichten.

Hoofdstuk zes gaat over wanneer de zorg wordt uitgebreid naar andere individuen, waaronder veel familieleden, maar ook niet-verwante adulte vogels met genetische aandelen in het gemeenschappelijke broedsel. Het laatste hoofdstuk bespreekt vogels die uitsluitend op andere vertrouwen om nesten te bouwen, eieren uit te broeden en kuikens groot te brengen. Deze broedparasieten variëren van incidentele parasieten van hun eigen soort tot hoogontwikkelde specialisten die een andere soort misleiden om voor hun jongen te zorgen.



EEN



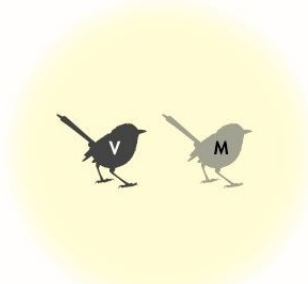
ECOLOGIE & PAARSYSTEMEN

Wat bepaalt waarom sommige individuen of soorten trouwere partners zijn of wie, eventueel, 'wint' in een strijd tussen de seksen? Dit hoofdstuk onderzoekt de oorzaken en gevolgen van paarsystemen bij vogels, van blauwvoetgenten (links) tot achtertuintvogels als heggenmussen en huismussen.



MONOGAMIE EN MEER

Meer dan 90 procent van de vogels lijkt monogaam, waarbij mannetjes en vrouwtjes een paarband vormen en samen kuikens grootbrengen. Wat er zich onder het oppervlak van het 'sociale paarsysteem' afspeelt, is echter iets heel anders. Mannetjes en vrouwtjes willen niet altijd hetzelfde in een reproductieve relatie, en paarsystemen zijn de resultaten van een strijd tussen de seksen om de meeste nakomelingen te hebben, die gevoerd wordt in individuele levens en over generaties van evolutie.



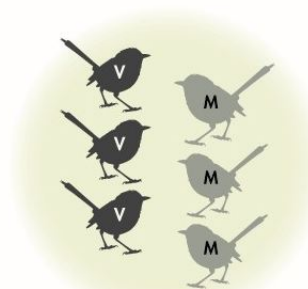
MONOGAMIE:
1 vrouwtje + 1 mannetje



POLYGYNIE:
1 mannetje + meerdere vrouwtjes



POLYANDRIE:
1 vrouwtje + meerdere mannetjes



POLYGYNANDRIE:
Meerdere mannetjes en vrouwtjes

Rules of engagement

Paarsystemen worden bepaald door het aantal partners dat elk geslacht heeft. Monogamie voor één vrouwtje en één mannetje, polyandrie voor één vrouwtje met meerdere mannetjes, polygynie voor het omgekeerde, en polygynandrie voor wederzijdse promiscuïteit. Hierachter schuilt een groot aantal complicaties, maar het is een handig uitgangspunt voor het verkennen en uitleggen van de diversiteit aan vogelpaarsystemen.



BOVEN

Wetenschappers classificeren paarsystemen in vier hoofdcategorieën. Dit hoofdstuk onderzoekt waarom sommige soorten of individuen een specifiek paringssysteem lijken te hebben.

RECHTS

De bosbewonende, insectenetende roodkeelprachtwever is een monogame weversort.



GEHEEL RECHTS

Andere weversorten, zoals de grote textorwever, zijn polygyn en hebben meerdere nesten voor verschillende partners.

Op het breedste niveau van biologische organisatie zijn grote groepen vogels meer monogaam als hun kuikens meer zorg nodig hebben. Een jonge arend of albatros kan niet overleven zonder de zorg van twee ouders die een stabiele, langdurige relatie hebben. Eendjes zijn daarentegen zo onafhankelijk dat ze zichzelf kunnen voeden vanaf het moment dat ze uitkomen, en we zien weinig ouderlijke investeringen bij de meeste mannelijke eenden.

Nauw verwante vogels hebben verschillende paarsystemen, voornamelijk vanwege wat ze eten en waar ze leven. In het bos levende wevers zijn over het algemeen insectenetters en blijven het hele jaar door in monogame paren die hun territorium bewaken. Er zijn twee volwassenen voor nodig om voldoende insecten te vangen om een hongerig broedsel te voeden.

Polygynie komt het meest voor bij vruchten- en zaadeters, omdat de seizoensgebonden overvloed van dit voedsel het moeilijk maakt om het te monopoliseren en slechts één ouder voldoende is om de kuikens groot te brengen. Mannetjes kunnen het zich meestal als eerste veroorloven om te vertrekken, want zolang de geslachtsverhoudingen gelijk zijn, hebben mannetjes meer kans op nakomelingen door opnieuw te paren. Vrouwjes zijn meestal beperkter door het aantal nakomelingen dat ze kunnen produceren, dus ze winnen minder door hun huidige gezin te verlaten voor een nieuwe paring. In deze polygyne systemen slagen sommige mannetjes in veel paringen, terwijl andere helemaal niet broeden.

LINKS

Bij roofvogels als deze Amerikaanse zeearenden zijn beide ouders nodig om nakomelingen groot te brengen. Ze vormen langdurige paarbanden.





Binnen soorten zijn paarsystemen de passieve uitkomsten van sociale conflicten tussen individuen die proberen hun eigen voortplanting te maximaliseren. Evolutie begunstigt diegene die de meeste genen doorgeeft, maar er is een onvermijdelijke afweging tussen hoeveel nakomelingen je kunt produceren en hoeveel je er kunt grootbrengen tot volwassenheid. Investeren in het eerste, en het verkrijgen van meer paringen, gaat meestal ten koste van het laatste. Het resulterende paarsysteem blijft op twee manieren afhankelijk van de ecologie. Ten eerste beïnvloedt de verdeling van voedsel de manier waarop potentiële partners over ruimte en tijd worden verdeeld, wat op zijn beurt invloed heeft op hoe gemakkelijk je een partner kunt vinden en behouden. Ten tweede veranderen voedsel en leefomgeving ook de kosten en baten van investeringen in de ouderlijke zorg, die bepaalt of een ouder kan vertrekken om extra partners te zoeken.

ONDER

De beschikbaarheid van voedsel in een habitat zoals de savanne dicteert het paarsysteem. Marmerwevers nestelen in kolonies.



DE WINNAAR KRIJGT ALLES

Concurrerende groepen

Laten we beginnen met *leks*. Leks zijn arena's waar mannetjes samenkomen om te baltsen voor vrouwtjes. Na een zeer korte seksuele ontmoeting voltooiën vrouwtjes de voortplanting solo, van het nestelen tot het grootbrengen van de kuikens. Dit systeem, dat bij een handvol vogels te vinden is, zoals ruigpoothoenders en paradijsvogels, is een extreme vorm van polygynie. Een of twee mannetjes winnen bijna alle paringen, terwijl de overgrote meerderheid niets bijdraagt aan de volgende generatie. Mannetjes zijn niet in staat om vrouwtjes te monopoliseren wanneer voedsel wijdverspreid is, dan loont het meer om op één plaats bijeen te komen en hun aantrekkelijkheid voor potentiële partners te tonen, waardoor een lek wordt gevormd. Omdat vrouwtjes niets anders van de mannetjes krijgen dan goede genen, maakt de mogelijkheid om een reeks van potentiële spermadonors tegelijkertijd te bekijken het gemakkelijker om de beste genetische optie te kiezen. Zelfs mannetjes met een lage rang krijgen een betere kans om te paren door aan de randen van de lek rond te hangen dan door solo te gaan.

Monopoliseren van bronnen

Het monopoliseren van een beperkte voedselbron kan een effectieve methode zijn om meerdere vrouwtjes te lokken. Voor himalayahoningspeurders is bijenwas een favoriete delicatessen en bijennesten zijn in de Himalaya schaars, zodat één mannetje de toegang tot een bepaald bijennest kan controleren. Vrouwtjes komen daarheen voor de was en copuleren met de territoriumeigenaar voordat ze vertrekken om de kuikens alleen groot te brengen. Bij deze soort is een enkel mannetje waargenomen dat 46 keer copuleerde met ten minste 18 verschillende vrouwtjes. Net als bij leks domineren de topmannetjes de paringsmarkt, terwijl mannetjes met een lage rang en zonder bijennest weinig kans hebben om te paren.



GEHEEL BOVEN

Stekelstaarhoenders vormen zoals veel leden van de Galliformes leks waarin mannetjes baltsen met dansen en kleurrijke ornamenten om partners aan te trekken.

BOVEN

Himalayahoningspeurders hebben een polygyn paarsysteem op basis van het verdedigen van voedselbronnen, waarbij mannetjes meerdere partners lokken door gewilde bijennesten te bewaken.

Vogelliefde gaat over de verbazingwekkende strategieën die vogels toepassen om hun genen door te geven: van het kiezen van een partner tot het bouwen van een nest en het zorgen voor de kuikens. Aan de hand van het gedrag van vogels van over de hele wereld legt het boek uit waarom monogamie voor sommige soorten werkt, terwijl vrij seksueel verkeer juist loont voor andere.

Geïllustreerd met prachtige foto's vertelt *Vogelliefde* hartverwarmende verhalen over levenslange banden, maar ook over huiveringwekkende zaken als broedermoord. Kortom, het is vaak spectaculair, soms onverwacht en altijd fascinerend hoe vogels een partner selecteren en vervolgens nakomelingen grootbrengen.

Wenfei Tong is onderzoeksmedewerker aan de afdeling Organismic and Evolutionary Biology van Harvard.

Mike Webster is hoogleraar ornithologie aan de afdeling Neurobiologie en Gedrag van de Cornell University en tevens directeur van de Macaulay Library van het Cornell Lab of Ornithology.



**KOS
M•S**

NUR 435
Kosmos Uitgevers,
Utrecht/Antwerpen

