# Gierzwaluwen nader bekeken: tien jaar waarnemingen met camera's bij nesten

Jonge Gierzwaluwen op de uitkijk vlak voor het uitvliegen, Julianadorp, 13 juli 2009. *Young Swifts on the lookout just before fledging.* (foto Henk Post)

**Rick Wortelboer**

**Menig huizenbezitter is bevoorrecht met broedende Gierzwaluwen. Ondanks de nabijheid van deze tot de verbeelding sprekende soort is er relatief weinig bekend over de broedecologie van Gierzwaluwen, vooral doordat ze bijzonder gevoelig zijn voor verstoring. Gierzwaluwbescherming Nederland volgt het wel en wee van broedende Gierzwaluwen met behulp van camera's bij het nest, zowel bij natuurlijke nestplaatsen als in nestkasten. Dit geeft ons een unieke kijk in de gierzwaluwenhuiskamer, waarmee we zonder de vogels te storen diverse aspecten van het leven van deze intrigerende zomervogel kunnen bestuderen.**

De Gierzwaluw *Apus apus* is een vogel die in holen en spleten broedt. De natuurlijke nestplaatsen zijn holten in rotskliffen, zoals bekend uit de bergachtige gebieden in Europa. Ook broeden Gierzwaluwen in natuurlijke boomholten, ook met enige regelmaat in West-Europa (zie het overzicht in Roger & Fossé 2001). In Duitsland wordt de Gierzwaluw in verschillende deelstaten zelfs als te beschermen indicatorsoort voor bossen aangemerkt (LfUG & FÖA 1997, BLWF 2007, LUNG-MV 2011). In Nederland is de Gierzwaluw een uitgesproken stadsvogel, die zich heeft aangepast aan de menselijke omgeving en nagenoeg uitsluitend in gebouwen nestelt. Nesten komen voor in holten in muren, op kozijnen en op randen in spouwen die via gaten van buiten af bereikbaar zijn, op muren achter dakgoten, enz. Gierzwaluwen broeden ook onder daken waar ze naar binnen kunnen via spleten en kieren, bijvoorbeeld bij scheefliggende dakpannen of niet goed aansluitend dakzink. Ze maken dan een nest op de panlatten. Op veel plekken worden Gierzwaluwen een handje geholpen bij het vinden van geschikte nestplaatsen door het plaatsen van speciale gierzwaluwdakpannen of nestkasten.

Rick Wortelboer

Links: houten nestkast voor Gierzwaluwen aan het huis van de auteur, De Bilt, 22 maart 2008. Rechts: de binnenzijde van de onderste kamer met 2 camera's, 8 februari 2008. De nest-foto's in dit artikel zijn alle afkomstig uit deze nestkast. *Left: wooden nest box for Common Swifts attached to the house of the author. Right: the lower box viewed from the inside, with two cameras. All Swift nest pictures in this article were taken in this nest box.*

Het wel en wee van Gierzwaluwen in Nederland en België wordt door vele vrijwilligers gevolgd. Een aantal van hen heeft zich verenigd in Gierzwaluwbescherming Nederland (GBN). GBN is in 2003 een project gestart om meer te weten te komen over het broedgedrag van de Gierzwaluw door op een groot aantal locaties camera's bij nesten te plaatsen. In dit artikel worden resultaten gepresenteerd over de eerste 10 jaren van dit onderzoek (2003-2012). Er is in dit project bewust gekozen voor observaties met behulp van camera's om verstoring van de Gierzwaluwen door fysieke nestcontroles te vermijden. In tegenstelling tot bijvoorbeeld Koolmezen *Parus major* zijn Gierzwaluwen erg gevoelig voor verstoring en leiden één of meer controles gemakkelijk tot het mislukken van een broedsel (Lack 1956b, Gory 1991). Een groot bijkomend voordeel van camerawaarnemingen is dat het natuurlijke gedrag het hele seizoen door bestudeerd kan worden, dag en nacht. Zo kan veel meer informatie worden verzameld dan bij fysieke nestcontroles, die immers alleen een momentopname geven. Hieronder volgt een overzicht van de aspecten die in dit artikel worden uitgewerkt.

**De gierzwaluwkalender**

Allereerst wordt een gedetailleerd overzicht gegeven over de belangrijkste gebeurtenissen in het broedseizoen, van de aankomst van de Gierzwaluwen op de nesten in het voorjaar tot het uitvliegen van de jongen en het vertrek van de oudervogels in de (na)zomer. Hierbij worden ook details gegeven over timing en duur van de ei- en jongenfasen.

**Uitvliegtijd van de jongen**

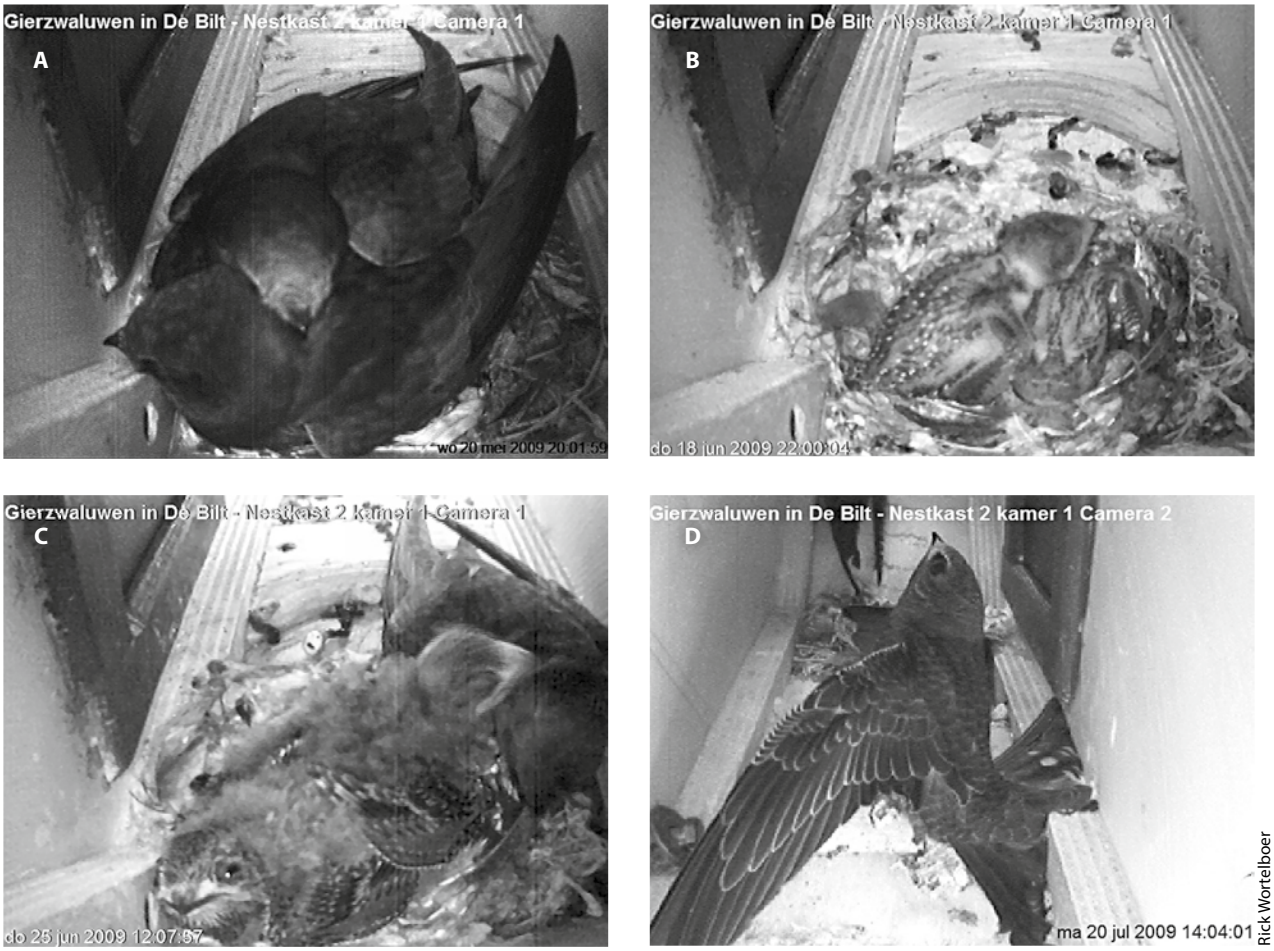
Eén van de mysterieuze aspecten van het leven van de Gierzwaluw is het uitvliegen van de jongen. Het ene moment zitten ze op het nest, het volgende moment zijn ze weg. Maar dan ook letterlijk: de uitgevlogen jongen worden niet meer in de buurt van het nest waargenomen (Tarburton & Kaiser 2001). Over het uitvliegen van de jongen zijn tegenstrijdige berichten gepubliceerd. Lack (1956b) nam aan dat alle jonge vogels 's ochtends vroeg uitvlogen, omdat hij ze dan niet meer in het nest zag terwijl ze de vorige avond nog wel aanwezig waren. Lack beëindigde zijn observaties echter om 18:00 uur, waardoor hij geen onderscheid kon maken tussen vogels die 's avonds, 's nachts of 's ochtends vroeg uitvlogen. Latere studies beschrijven juist dat de meeste jongen (tot wel 90%) 's avonds uitvliegen, tot in de diepe schemering (Kaiser 1984, Tarburton & Kaiser 2001, Genton 2010). Deze waarnemingen zijn echter verricht tijdens avondwandelingen (Genton) of bij avondcontroles (Kaiser), en niet gedurende de gehele dag. De camera's bieden continu en daardoor

beter beeld van het precieze moment waarop de jongen uitvliegen.

**Broedsucces en aantal eieren en jongen**

Een belangrijke aanleiding voor GBN om het camera-onderzoek op te starten was om kennis te vergaren over factoren die invloed hebben op het broedsucces en het aantal eieren en jongen van Gierzwaluwen. Onder broedsucces wordt in dit artikel het 'percentage geslaagde legsels' verstaan, dat wil zeggen het aandeel legsels waaruit minstens één jong is uitgevlogen. Een eerste vraag is hoe groot het natuurlijke broedsucces eigenlijk is, want eerdere inschattingen hiervan zijn immers gedaan op grond van fysieke nestkastcontroles die het broedsucces zelf kunnen beïnvloeden. Hierbij kijken we ook naar hoe legselgrootte, broedselgrootte, en broedsucces variëren met de legdatum. Bij veel vogels leggen paren die vroeger dan gemiddeld broeden een groter aantal eieren dan paren die later starten (Daan *et al.* 1989, Perrins & McCleery 1989). Bij mezen hangt dit waarschijnlijk samen met zowel de beschikbaarheid van veel voedsel voor vroeggeboren jongen als de conditie van de vrouwtjes die hen wel of niet in staat stelt om vroeg in het seizoen meer eieren te kunnen leggen (Drent & Daan 1980, Pettifor *et al.* 2001, De Heij 2006, Caro *et al.* 2009). De Gierzwaluwen hebben voorafgaand aan de eileg te maken met de voedselsituatie zowel onderweg tijdens de trek vanuit Afrika als op de eigen broedlocatie. Sicurella *et al.* (2015) vonden dat de sterfte onder jongen in een kolonie in Italië afhankelijk was van het aantal jongen in het nest en de rangorde van het jong binnen het legsel.

Omdat de camera's zijn geplaatst in zowel nestkasten als bij nesten in holten en onder daken, kunnen we verder het broedsucces en het aantal eieren, nestjongen en uitgevlogen jongen vergelijken tussen deze twee typen nestplaatsen. 'Doen' Gierzwaluwen het beter of slechter in nestkasten dan in natuurlijke nestplaatsen, oftewel in hoeverre helpen kunstmatige nestplaatsen de Gierzwaluw eigenlijk? Het zou




Rick Wortelboer

Gierzwaluwen op het nest. a) twee ouders op het nest; b) twee jongen van 7 dagen oud; c) twee jongen van 7 dagen oud met ouder; d) bijna vliegvlug jong van 6 weken oud bezig met opdrukken voor het oefenen van de vleugelspieren. *Common Swifts in their nest box. a) two adults in their nest; b) two seven-day-old young; c) two seven-day-old young with parent; d) six-week-old young doing push-ups to practice its flight muscles.*

zeer interessant zijn om een vinger te krijgen achter de mogelijke factoren die eventuele verschillen in broedsucces tussen natuurlijke en kunstmatige nestplaatsen veroorzaken. Daarom analyseren we ook de effecten van het weer op de overleving van eieren en nestjongen in samenhang met het nestplaatstype.

**Klimaat en de aankomst van de vogels**

Gierzwaluwen zijn in Nederland typische zomervogels. Ze arriveren relatief laat (eind april – begin mei) en vertrekken ook weer relatief vroeg (eind juli-begin augustus). Waarnemingenseries laten een vervroeging van de datum van eerste waarneming zien (Wortelboer 2012; Sparks *et al.* 2007), maar deze kan mogelijk net zo goed worden verklaard door een grotere waarnemingsinspanning in latere jaren als door een vervroegde aankomst (Wortelboer 2012). Tegenwoordig wordt het vroeger in het voorjaar verschijnen van verschillende soorten broedvogels snel in verband gebracht met klimaatverandering. De eerste waargenomen Gierzwaluwen in Nederland zijn echter niet altijd onze eigen broedvogels. Gierzwaluwen passeren in het voorjaar immers ook ons land op weg naar noordelijker landen, soms in spectaculaire aantallen van meer dan 18 000 per dag (www.trektellen.nl). Het is daarom interessant om te zien of er een trend bestaat in de aankomstdatums in de met camera's gemonitorde nestkasten, en dus van onze eigen broedvogels, en of dit uiteindelijk ook leidt tot eerder broeden.

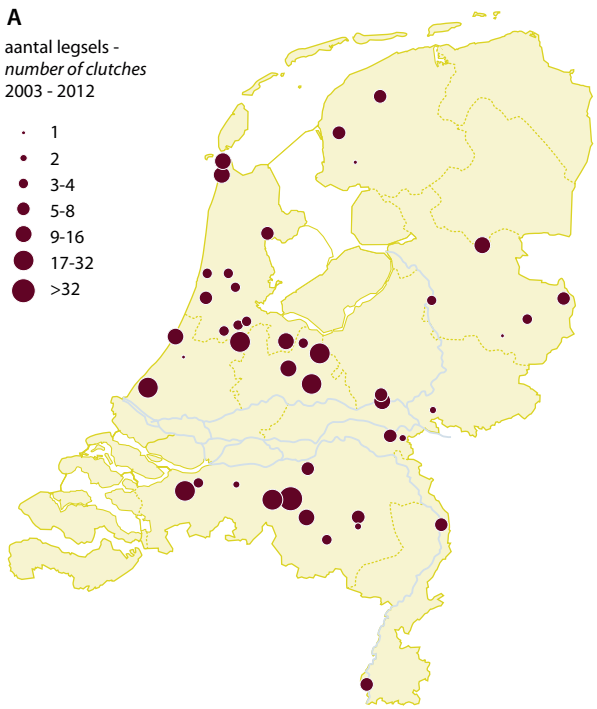
**Gierzwaluwen en perioden met slecht weer**

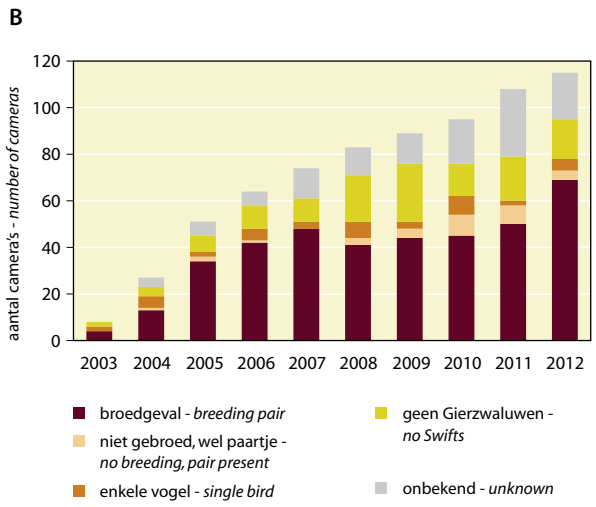
Wanneer de broedvogels eenmaal zijn aangekomen, hebben ze te maken met het weer. Er bestaan veel onduidelijkheden over hoe Gierzwaluwen reageren op slecht weer (lage temperaturen en regen). Tijdens zulke perioden worden in het algemeen weinig Gierzwaluwen in de lucht waargenomen. Vaak wordt gesuggereerd dat ze dan zijn weggetrokken. Dit is slechts ten dele waar: steevast wordt met de camera's vastgesteld dat Gierzwaluwen met een nest elke avond trouw op dat nest zitten, wat voor weer het buiten ook is (Tarburton & Kaiser 2001, Andriessen 2007, Wortelboer 2013). Het zijn de niet broedende, veelal jonge Gierzwaluwen die massaal in de lucht overnachten (Weitnauer 1980, Buurma 1980, Dokter *et al.* 2011, 2013), of trekkend boven zee gezien worden bij slecht weer (Lack 1956b, Offringa 1996). Dit zijn ook de vogels die op zomeravonden met veel geschreeuw langs de nesten vliegen (Weitnauer 1980, Genton 2010). In feite bestaat een gierzwaluwenpopulatie dus uit twee groepen, broeders en niet-broeders, die aanmerkelijke verschillen vertonen in gedrag (Genton 2010, van de Wetering & Jukema 2008). De camera's registreren alleen het gedrag van de vogels op de nesten, en geven zo dus informatie over slechts een deel van de zomerpopulatie.

Er bestaat ook veel onduidelijkheid over perioden van slecht weer het broedsucces beïnvloeden. Berghuis & van Scharenburg (2009) vonden voor drie Groningse kolonies een positieve relatie tussen het gemiddeld aantal uitgevlogen jongen per broedpaar en het aantal uren zon in juni en juli. Correlaties tussen het aantal jongen en het weer blijken echter nog al eens op onduidelijk bewijs te stoelen. Thomson *et al.* (1996) vermelden bijvoorbeeld voor een gierzwaluwkolonie in Schotland (periode 1954-1993) een groter aantal uitgevlogen jongen per nest bij een hogere gemiddelde maximumtemperatuur in juni. De in dit artikel getoonde relatie is echter niet significant en de originele data zijn ook niet meer beschikbaar (mededeling D. Thomson). Onder verwijzing naar deze onzekere resultaten hebben Van Turnhout & Nienhuis (2009) een soortgelijke analyse uitgevoerd op de gierzwaluwgegevens uit het Nestkaartenproject van Sovon. De waarnemingen van de cameranesten van GBN zitten hier ook in. Van Turnhout & Nienhuis gebruikten voor alle nesten (verspreid over geheel Nederland) de weergegevens van een enkel weerstation (in De Bilt). Zij vermelden een positieve relatie tussen het aantal uitgevlogen jongen per gestart nest en het gemiddeld aantal uren zon in de maanden juli en augustus. In augustus zijn echter de meeste jongen al uitgevlogen. Van Turnhout & Nienhuis (2009) vullen aan dat ze geen relatie vonden met het weer in juni, hoewel juist in deze maand de meeste jongen hun kwetsbare eerste dagen doormaken. Het is daarom erg interessant om op basis van de camerawaarnemingen meer in detail te kijken naar de relatie tussen het broedsucces en het weer, op basis van lokale weergegevens voor de exacte nestperioden van de cameranesten.

## Materiaal en methoden

Voor het onderzoek werd gebruik gemaakt van analoge zwart-wit miniatuurcamera's van het merk Velleman, type CAMZWMBLAH (resolutie 352x288 pixels). De zes infraroodlampjes van de camera zorgden voor verlichting in de donkere nestplaatsen, waarbij het licht niet zichtbaar is voor de Gierzwaluwen. Via de ingebouwde microfoon waren ook de geluiden uit de nesten te horen. De camera's waren aangesloten op televisie of computer. Sinds de start van het project in 2003 zijn camera's geïnstalleerd in 43 steden en dorpen verspreid over Nederland (figuur 1a). Het aantal jaarlijks ingezette camera's is in de loop van het project gestegen tot meer dan 80 (figuur 1b). Door wisselingen in de tijd (uitval van camera's, installatie van nieuwe) is het aantal gemonitorde nestplaatsen in de periode 2003-2012 groter, namelijk 133. In 101 hiervan is in enig jaar een legsel vastgesteld. In totaal zijn er in deze periode 332 broedgevallen en 376 legsels gemonitord (het aantal legsels is groter dan het aantal broedgevallen omdat Gierzwaluwen een vervolglegsel kunnen produceren als het eerste legsel is mislukt).



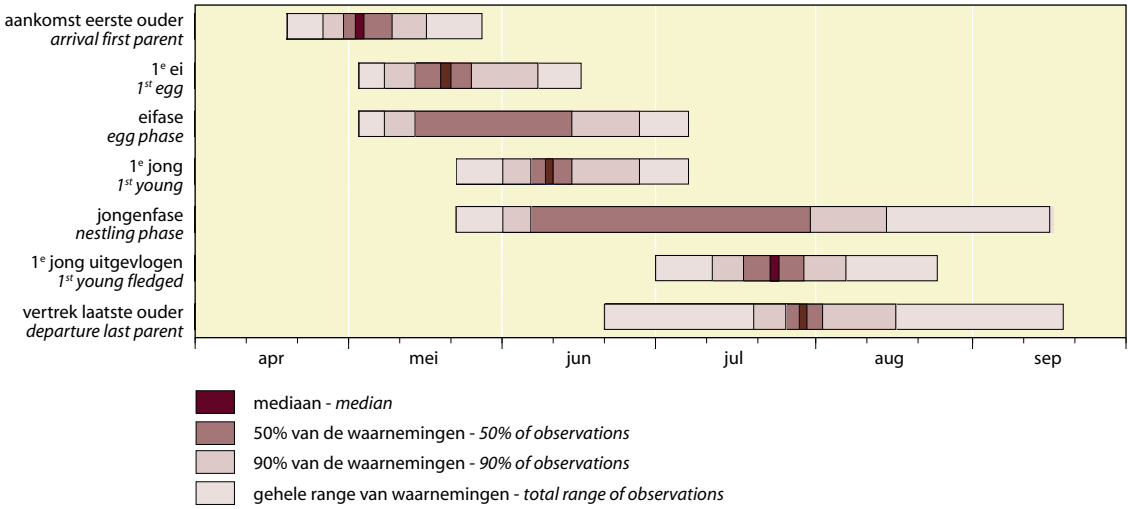

Figuur 1. (A) De verspreiding van gierzwaluwnesten met camerawaarnemingen in 2003-2012 en (B) het verloop van de bezetting van de cameranesten sinds de start van het project in 2003. *(A) Distribution of Common Swift nest sites monitored with cameras in 2003-2012 and (B) occupancy statistics of the camera sites during the project years.*

De waarnemingen werden door vrijwilligers geregistreerd op standaardformulieren, met datum en (indien bekend) tijd in hele uren. De registratie was vooral gericht op de belangrijke momenten van het broedseizoen: aankomst, eileg, uitkomen van de eieren, en uitvliegen van de jongen. Ook het uitbreken van gevechten en het optreden van een vervolglegsel kon worden vastgelegd. De nestplaatsen zijn ingedeeld in twee typen: (1) natuurlijke nestplaatsen in muren en daken met een natuurlijke toegang zoals kieren bij muurankers en tussen dakpannen, door Gierzwaluwen zelf gevonden; en (2) kunstmatige nestplaatsen in nestkasten, neststenen of gierzwaluwdakpannen, door mensen aangebracht op plaatsen die ze geschikt achtten voor Gierzwaluwen (meestal aan noord- en noordoostkanten van daken en gebouwen of onder overstekken en dakgoten).

De timing van aankomst en eileg worden beschreven aan de hand van de mediane datum, dit is de datum waarop in 50% van de nesten de eerste ouder is aangekomen, respectievelijk het eerste ei is gelegd. De betrouwbaarheid van de mediaan is berekend met een zogenaamde *bootstrap*-procedure, waarbij per schatting 1000 trekkingen zijn gedaan uit de waarnemingen van dat jaar. De gevonden standaarddeviatie is gebruikt om, met het werkelijke aantal waarnemingen, een 95%-betrouwbaarheidsinterval te berekenen (Robinson 2010). Mediane datums waarvoor deze intervallen niet overlappen zijn significant verschillend ($P<0.05$). Voor het vaststellen van trends in de tijd lag de focus in dit artikel op de periode 2005-2012. In elk van deze jaren konden er minstens 20 succesvolle nesten worden gevolgd, waardoor de resultaten statistisch konden worden vergeleken. Het gemiddelde aantal eieren, nestjongen en uitgevlogen jongen is berekend over het aantal legsels, en niet over het aantal bezette nesten, omdat bij Gierzwaluwen soms de nesten pas in de loop van het seizoen bezet (of gebouwd) worden door jonge vogels die nog niet aan broeden toe zijn. Voor het toetsen van de verschillen in aantallen eieren, nestjongen en uitgevlogen jongen tussen jaren en tussen perioden van start van eileg, zijn paarsgewijs t-testen uitgevoerd, rekening houdend met het al of niet gelijk zijn van de varianties (Sokal & Rohlf, 1995). Voor het toetsen van trends over de jaren 2005-2012 is gebruik gemaakt van lineaire regressie (LM in R versie 3.1.3; R Project 2010).

Bij het vergelijken van nesttypen (natuurlijk of kunstmatig) is allereerst gekeken naar het aantal eieren, jongen en uitgevlogen jongen, en wel op basis van de gemiddelden per jaar. Verschillen zijn getest met de (niet-parametrische) Wilcoxon *signed-rank* test (Sokal & Rohlf 1995).

De relatie tussen het aantal uitgevlogen jongen en de weersomstandigheden tijdens de nestperiode is in eerste instantie geanalyseerd met een lineaire regressie met als onafhankelijke variabelen temperatuur, neerslagduur en zonneschijnduur, vergelijkbaar met de eerdere analyses door Thomson *et al.* (1996), Berghuis & van Scharenburg (2009) en Van Turnhout & Nienhuis (2009). Zij gebruikten hiervoor per jaar één gemiddelde waarde. In deze studie geeft dit acht waarnemingen voor de periode 2005-2013, waarbij de gegevens van het lokale weer gebruikt zijn. In stap twee zijn niet de jaargemiddelde waarden gebruikt in de berekeningen, maar de getallen voor de 349 afzonderlijke legsels. In stap drie is multipele lineaire regressie gebruikt om te onderzoeken wat




Figuur 2. Verloop van het broedseizoen van de Gierzwaluw in Nederland. Datums van eerste ei, eerste jong en eerste uitgevlogen jong, gebaseerd op alleen de eerste legsels. *Breeding phenology of the Common Swift in The Netherlands. Dates of 1st egg, 1st young and 1st young fledged based on 1st clutches only.*

de belangrijkste factoren zijn die samenhangen met het aantal uitgevlogen jongen. Hierbij zijn meegenomen de gemiddelde temperatuur (°C), neerslagduur (uren/dag), en aantal uren zon (uren/dag) over de gehele nestfase (eerste ei t/m uitvliegen van het laatste jong), legdatum (dagnummer) en type nestplaats (kunstmatig of natuurlijk). Voor temperatuur, neerslagduur en zonneschijnduur is een polynome functie (optimumcurve) toegestaan, wat toelaat dat er zowel bij lage als bij hoge waarden een positief of negatief effect voorspeld wordt. Voor de overige variabelen is alleen een lineaire term opgenomen in de modellen (kunnen of positief of negatief werken). Interactie tussen het type nestplaats en de weervariabelen is meegenomen, omdat effecten van het weer in de twee nestplaatstypen zouden kunnen verschillen. Uitgaande van het volledige model zijn stapsgewijs de niet-significante variabelen en niet-significante hogere termen van de polynomen verwijderd, totdat alleen modeltermen behouden bleven die significant waren en een wezenlijke bijdrage leverden aan de verklaarde variantie. Alle regressieanalyses zijn uitgevoerd met het pakket LM in R, versie 3.1.3 (R Project 2010).

De overleving van eieren en nestjongen is op dezelfde wijze geanalyseerd als het aantal uitgevlogen jongen (zie hierboven). De ei-overleving is gedefinieerd als de fractie van het aantal gelegde eieren dat succesvol uitkwam. De jongenoverleving is gedefinieerd als de fractie van het aantal uitgekomen jongen dat is uitgevlogen. De overleving is berekend voor alle legsels (N=349 voor ei-overleving, N=292 voor jongenoverleving). De weervariabelen zijn berekend over de relevante tijdsperioden (resp. eifase en jongenfase). Als extra variabele is bij de jongenoverleving het aantal nestjongen meegenomen (dit zou kunnen aangeven of de overleving samenhangt met de broedselgrootte en of er wellicht concurrentie tussen jongen optreedt, cf. Sicurella *et al.* 2015). Ook interacties tussen deze variabele en weervariabelen zijn in het startmodel opgenomen, vanuit het idee dat weereffecten sterker zouden kunnen doorwerken in grotere broedsels.

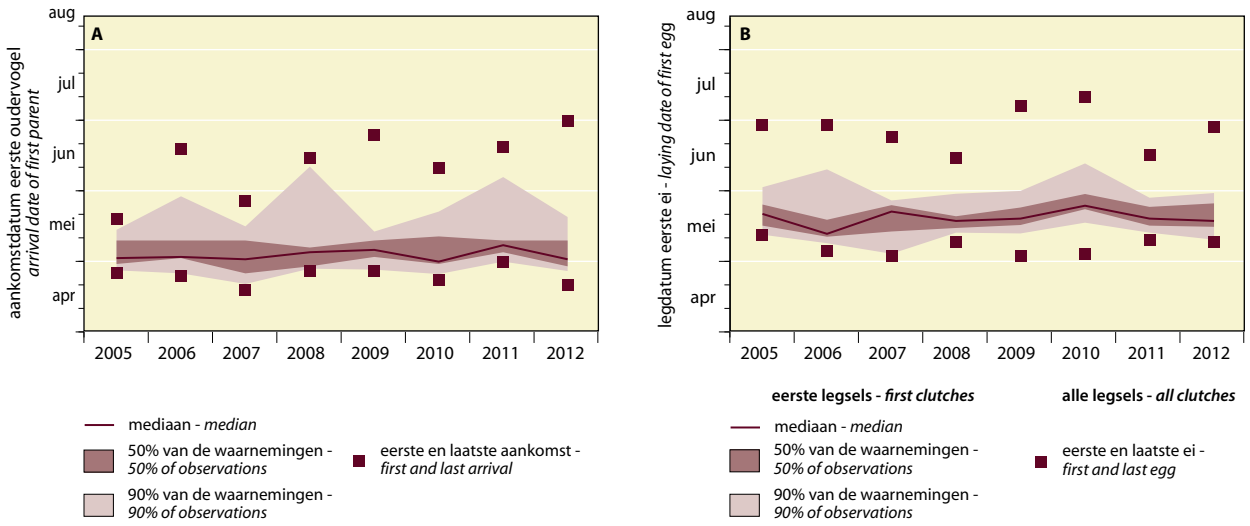
In de figuur met de resultaten van de regressieanalyses (figuur 8) zijn de waarnemingen gegroepeerd in klassen, waarbij het gemiddelde per klasse met een 95%-betrouwbaarheidsinterval voor zowel de x-richting (bijvoorbeeld de temperatuur) als de y-richting (bijvoorbeeld het aantal uitgevlogen jongen) wordt getoond. Er is voor gekozen om de resultaten van de multipele regressie weer te geven als functie van de gemiddelde temperatuur, omdat deze variabele in alle modellen voorkomt.

De gebruikte weergegevens zijn afkomstig van het KNMI. Voor elk nest zijn de weergegevens van de dichtstbijzijnde 2-4 meetstations gebruikt, waarbij de gegevens naar afstand gewogen zijn gemiddeld. Voor elk afzonderlijk legsel werden begin en eind van de ei- en jongenfase bepaald. Met deze gegevens is per legsel, voor nestfase, eifase en jongenfase, het gemiddelde berekend van de dagelijkse waarden van de gemiddelde temperatuur, de neerslagduur en het aantal uren zon. De variatie tussen legsels in deze weervariabelen was groot: de gemiddelde temperatuur over de eifase (*ca.* 3 weken, N=349) respectievelijk jongenfase (*ca.* 6 weken, N=292) varieerde van 10.6-21.8 °C respectievelijk 14.3-21.6 °C; de zonneschijnduur van 1.3-14.5 uur resp. 3.7-10.2 uur; de neerslagduur van 0-7.5 uur resp. 0-4.6 uur.

## Resultaten

### Verloop van het broedseizoen en vervolglegsels

De in totaal 376 gemonitorde broedgevallen in 2003-2012 geven een goed beeld van het verloop van het broedsei-




Figuur 3. (A) Datum van aankomst van de eerste oudervogel en (B) legdatums van het eerste ei in 2005-2012. In 2003 en 2004 was het aantal legsels te klein voor betrouwbare schattingen. *(A) Date of arrival of first parent on the nest and (B) date of egg laying in 2005-2012. Numbers in 2003 and 2004 were too small for reliable estimates.*

zoen van de Gierzwaluw in Nederland (figuur 2). Op basis van de mediane datums kan het gierzwaluwenseizoen als volgt worden samengevat: de Gierzwaluwen kwamen aan op 1 mei en legden na 18 dagen hun eerste ei (19 mei). Na 21 dagen kwamen de jongen uit het ei (9 juni), en 42 dagen later vlogen ze uit (21 juli). De ouders vertrokken drie dagen na het uitvliegen van het laatste jong (28 juli). De variatie in timing tussen nesten was echter groot, wat blijkt uit de lengte van de eifase (de periode waarbinnen de eifase van 90% van de nesten viel beliep zo'n 60 dagen, bijna drie maal de broedduur) en de lengte van de jongenfase (90% binnen een periode van zo'n 80 dagen; figuur 2). De Gierzwaluwen bezochten de nestlocaties van half april tot in de tweede helft van september. Voor de meeste vogels was het broedseizoen echter veel korter: de helft van de nesten was al in de laatste dagen van juli verlaten en zo'n 90% op 18 augustus.

Gierzwaluwen hebben normaliter slechts één legsel per jaar. In 19% van de broedgevallen ging dit legsel echter verloren. In tweederde van deze gevallen produceerden de Gierzwaluwen hierna een vervolglegsel. Het eerste ei van het vervolglegsel werd gelegd 4-20 dagen na het verlies van het eerste legsel (mediaan 11 dagen, N=33). In twee nesten werd een tweede vervolglegsel (dus een derde legsel) waargenomen. De meeste vervolglegsels werden gestart nadat legsels in de eifase verloren gingen. Slechts in één nest werd na sterfte van de jongen nog een vervolglegsel gestart, maar dit leidde niet tot een succesvol broedgeval. Door de vervolglegsels duurde de periode waarin eileg plaatsvond gemiddeld 50 dagen, met een maximum van 67 dagen in 2010 (figuur 3b). De laatste datum waarop een eerste ei gelegd werd van een legsel waaruit succesvol één of meer jongen uitvlogen, was 20 juni.

**Aankomst op de nesten**

De datum waarop de eerste ouder op het nest verscheen werd vastgelegd in 263 nesten, en varieerde aanzienlijk tussen nesten en jaren (figuur 3a, tabel 1). De vroegste aankomsten in een jaar varieerden tussen 18 april (in 2007) en 30 april (in 2011), waarbij er over 2005-2012 geen structurele vervroeging werd vastgesteld ($F_{1,6}$=0.36, P>0.50). Over alle jaren gerekend was de datum waarop de helft van de nestplaatsen bezet was (mediaan) 24 april, maar er waren significante verschillen tussen jaren, waarbij de aankomst in 2010 en 2012 46 dagen vroeger was dan in 2009 en 2011.

De laatste datum waarop Gierzwaluwen een nestplaats betrokken, varieerde sterk van jaar tot jaar (figuur 3a) en werd bepaald door vogels die voor het eerst een nestruimte bezetten. 4 juni was de laatste datum waarop een nestruimte werd bezet waarin uiteindelijk nog succesvol werd gebroed.

**Eieren**

De vroegste legdatum van het eerste ei varieerde van jaar tot jaar tussen 2 en 11 mei, de mediane legdatum tussen 11 en 24 mei (figuur 3b, tabel 1). Er waren significante verschillen tussen de mediane waarden per jaar, waarbij in 2006, 2008 en 2012 de eerste eieren relatief vroeg werden gelegd, en in 2007 en 2010 laat.

De mediane datum van het eerste ei hing niet samen met de mediane datum van de aankomst van de eerste ouder ($F_{1,6}$=1.4, P>0.25). 2010 was bijvoorbeeld een jaar met een relatief vroege aankomst. De vogels werden echter geconfronteerd met een koude periode waarin het bij sommige nestplaatsen overdag niet warmer werd dan 11°C en 's nachts beneden 3°C was. Deze koudste periode eind april – begin mei in de jaren 2003-2012 leidde tot een latere start van de ei-

Rick Wortelboer

Nieuw nest van Gierzwaluw waarin nog niet gebroed is. Nestmateriaal: kleine blaadjes en strootjes die al in de nestkast aanwezig waren en veertjes die uit de lucht zijn opgepikt, De Bilt, 11 augustus 2008. *New, yet unused Swift nest. Nest material consists of small leaves and straws that were already present in the nest box and feathers collected by the Swifts themselves.*

leg in 2010 dan in enig ander jaar in de onderzoeksperiode (figuur 3a-b). In tegenstelling hiermee was 2011 een relatief laat jaar wat betreft aankomst, maar juist heel vroeg wat betreft eileg, bij een temperatuur die gemiddeld 3°C hoger was dan in 2010. De periode tussen de hereniging van het paar en de start van de eileg varieerde van 2 tot 42 dagen, met een mediaan van 10 dagen. Voor de vroege helft van de vogels (aankomst tweede ouder voor 8 mei) gold dat hoe kouder het was, hoe langer er gewacht werd met de eileg ($F_{1,104}$=14.1; P<0.001). Bij de late vogels was dit niet het geval ($F_{1,111}$=1.14, P>0.25). Over het gehele broedseizoen gezien was er vanzelfsprekend wel een heel duidelijke relatie tussen de aankomst van de tweede partner en de legdatum ($F_{1,217}$=13.7, P<0.001); de eileg kan immers pas beginnen nadat een paar compleet is.

Gemiddeld legden de Gierzwaluwen 2.46 eieren per legsel (SD=0.59, N=368). In twee nesten werd een legsel van vier eieren waargenomen. De eieren werden om de dag gelegd. *Overall* waren de verschillen in legselgrootte tussen jaren net niet significant ($F_{7,343}$=1.97, P=0.06), maar vergelijking van de afzonderlijke jaren gaf wel significant kleinere legsels te zien in 2005, 2006 en 2007 dan in 2008, 2009 en 2011 (tabel 1). Er was ook een significante stijging in legselgrootte gedurende de onderzoeksperiode ($F_{1,349}$=4.87, P=0.03).

De eieren kwamen gemiddeld na 21.0 dagen uit (SD=3.4, N=430). De broedduur verschilde tussen het eerste, tweede en derde ei ($F_{2,427}$=6.58, P=0.002), waarbij het eerste ei gemiddeld 21.6 dagen, het tweede ei 20.6 dagen en het derde ei 20.1 dagen werd bebroed (figuur 4a).

**Jongen**

Gemiddeld hadden de Gierzwaluwen 1.99 nestjongen per legsel (SD=1.04, N=368). De gemiddelde broedselgrootte varieerde tussen de jaren van 1.71 in 2005 tot 2.17 in 2009 (tabel 1), maar de spreiding binnen jaren was relatief groot waardoor de verschillen tussen jaren niet significant waren ($F_{7,360}$=0.69, P=0.71). Het aantal nestjongen per legsel varieerde niet tussen jaren ($F_{7,343}$=0.86, P=0.54), en vertoonde geen systematische trend over de onderzoeksperiode ($F_{1,349}$=1.10, P=0.30).

De jongen bleven gemiddeld 41.9 dagen in het nest (SD=2.83, N=355 jongen). De spreiding in de nestduur van de jongen was aanzienlijk: van 32 tot 50 dagen (figuur 4b). Er werden geen verschillen geconstateerd tussen de gemiddelde nestperioden van het eerste, tweede en derde jong van hetzelfde legsel (37 legsels, $F_{2,34}$=1.72, P=0.17).

Per legsel vlogen gemiddeld 1.79 jongen uit (SD=1.06, N=368). Er waren geen significante verschillen tussen jaren ($F_{7,343}$=0.92, P=0.49), en het aantal uitgevlogen jongen per legsel vertoonde geen stijging of daling gedurende de onderzoeksperiode ($F_{1,349}$=2.83, P=0.09).

**Uitvliegtijden van de jongen**

Voor 161 jongen kon het exacte tijdstip van het uitvliegen worden vastgelegd (figuur 5). De jonge Gierzwaluwen vlogen bij voorkeur uit in de avond: 45% na 18:00 uur; waarvan 34% tussen 21:00 en 23:00 uur. Een tweede, maar lagere uitvliegpiek trad op in de ochtend tussen 8:00 en 11:00 uur (27% van de jongen).

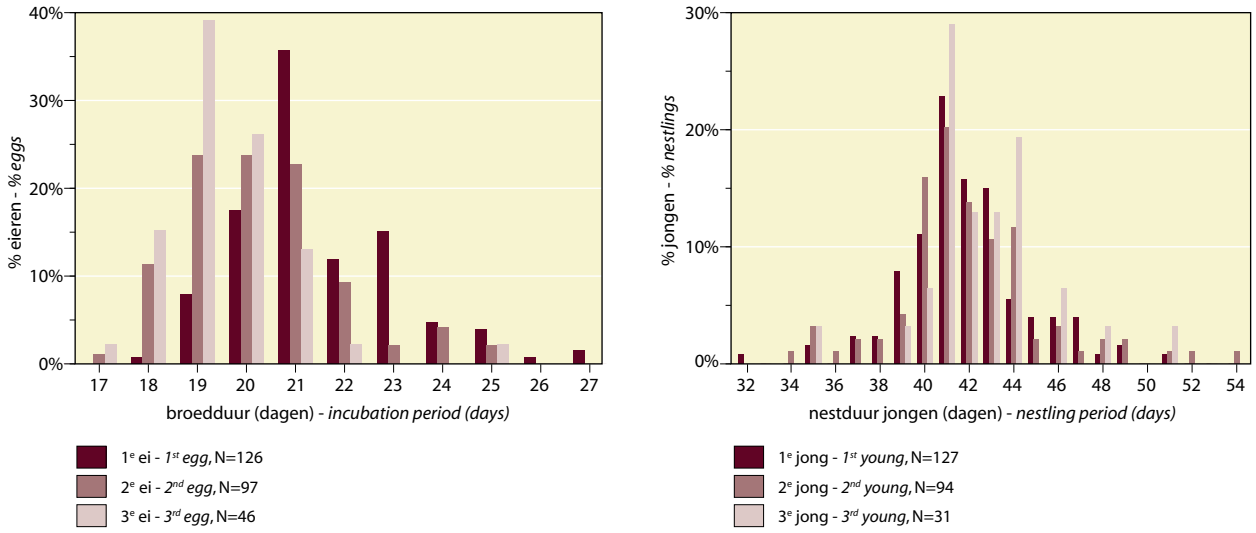
Tabel 1. Basisgegevens van gierzwaluwnesten in Nederland. Gegeven zijn gemiddelden (gem.), standaarddeviatie (SD), aantal waarnemingen (N) en significantie van verschillen tussen jaren (sign: getallen zonder gemeenschappelijk letter verschillen significant, P<0.05). *Basic data of Swift nests in the Netherlands. Averages (gem.), standard deviation (SD), sample size (N) and significance of annual differences (sign: numbers without a common character differ significantly at P<0.05).*

| jaar - *year* | | 2005 | 2006 | 2007 | 2008 | 2009 | 2010 | 2011 | 2012 | 2003-2012 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| gebeurtenissen (datum) - *events (date)* | | | | | | | | | | |
| aankomst eerste ouder | minimum | 25/4 | 24/4 | 18/4 | 25/4 | 26/4 | 22/4 | 30/4 | 19/4 | 18/4 |
| *arrival first parent* | mediaan | 2/5 | 2/5 | 30/4 | 2/5 | 3/5 | 29/4 | 5/5 | 30/4 | 1/5 |
| | sign. | bc | b | b | c | d | a | e | b | |
| legdatum eerste ei | minimum | 11/5 | 4/5 | 2/5 | 7/5 | 2/5 | 3/5 | 9/5 | 7/5 | 2/5 |
| *laying first egg* | mediaan | 19/5 | 11/5 | 20/5 | 16/5 | 18/5 | 24/5 | 17/5 | 16/5 | 19/5 |
| | sign. | d | a | d | b | c | e | bc | b | |
| broedgegevens - *breeding data* | | | | | | | | | | |
| N legsels *clutches* | N | 34 | 40 | 47 | 38 | 41 | 41 | 44 | 66 | 368 |
| legselgrootte | gem. | 2.29 | 2.35 | 2.32 | 2.55 | 2.61 | 2.39 | 2.61 | 2.47 | 2.46 |
| *clutch size* | SD | 0.52 | 0.58 | 0.66 | 0.50 | 0.49 | 0.67 | 0.54 | 0.66 | 0.59 |
| | sign. | a | ab | a | bc | bc | abc | c | abc | |
| aantal nestjongen | gem. | 1.71 | 1.83 | 2.00 | 2.16 | 2.17 | 2.07 | 2.00 | 1.95 | 1.99 |
| *no. of nestlings* | SD | 1.06 | 0.98 | 1.08 | 1.10 | 1.05 | 0.91 | 1.10 | 1.09 | 1.04 |
| | sign. | a | a | a | a | a | a | a | a | |
| jongen uitgevlogen | gem. | 1.56 | 1.48 | 1.85 | 1.82 | 1.95 | 1.80 | 1.84 | 1.85 | 1.79 |
| *nestlings fledged* | SD | 1.11 | 0.96 | 1.04 | 1.11 | 1.07 | 1.00 | 1.08 | 1.13 | 1.06 |
| | sign. | a | a | a | a | a | a | a | a | |

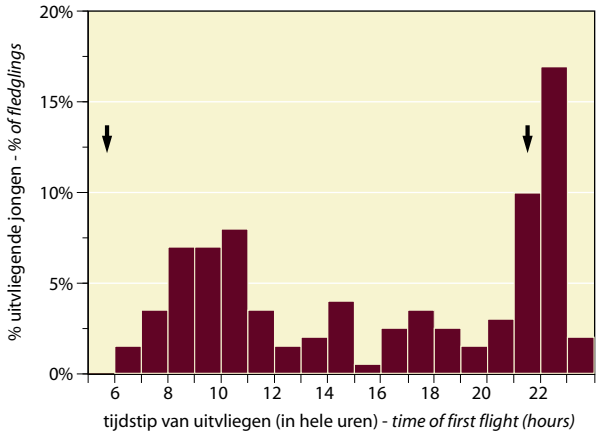
**Broedsucces in relatie tot de legdatum**

Het aandeel legsels dat minstens één vliegvlug jong opleverde was gemiddeld 80% (SD=2.9%, N=8), en varieerde tussen de jaren van 73% tot 84% (figuur 6). Mislukte legsels werden deels gecompenseerd door succesvolle vervolglegsels. Hierdoor lag het aandeel succesvolle nesten op gemiddeld 90% (SD=5.3%, N=8).

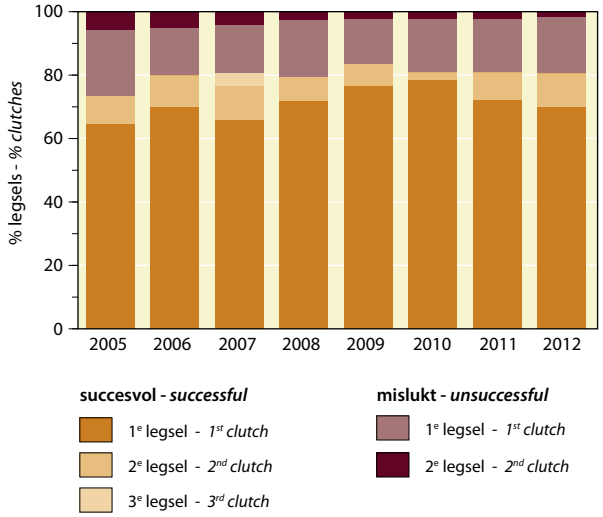
De aantallen eieren, nestjongen en uitgevlogen jongen per legsel hingen samen met de legdatum, en waren maximaal bij de legsels die startten in de periode 11-20 mei (tabel 2). Hele vroege legsels (gestart vóór 11 mei) en legsels begonnen op of na 1 juni hadden gemiddeld minder eieren, nestjongen en uitgevlogen jongen. Het slechtst 'presteerden' heel laat gestarte legsels: uit nesten gestart na 10 juni




Figuur 4. Verdeling van (A) de broedduur van de eieren en (B) de nestperiode van de jongen. *Distribution of (A) length of incubation period of eggs and (B) length of nestling period.*




Figuur 5. Tijdstip van uitvliegen van 161 jonge Gierzwaluwen in 2003-2012. De pijlen geven het moment van zonsopkomst en zonsondergang in de laatste decade van juli, wanneer de meeste jongen uitvliegen. *Time of first flight of 161 young Swifts in 2003-2012. Arrows indicate sunrise and sunset in late July, when most young fledge.*




Figuur 6. Broedsucces van eerste legsels en vervolglegsels per jaar. *Breeding success of first and successive clutches by year.*

vlogen maar liefst 1.08 jongen minder uit dan uit nesten begonnen in de beste periode. Het aandeel legsels met uitgevlogen jongen was 68% voor legsels gestart in de periode 1-10 mei, 82% voor legsels gestart tussen 11 mei en 10 juni en 59% voor legsels gestart na 10 juni (tabel 2). Als legsels die begonnen waren vóór 10 mei mislukten, gebeurde dat altijd in de eifase en bij *ca.* 80% in de eerste week na de start van het legsel. Deze mislukte legsels waren merendeels nog incompleet, gezien het kleinere aantal eieren (1.80, N=10) dan bij de succesvolle legsels in deze periode (2.95, N=20). Bij legsels die ná 10 mei begonnen, traden mislukkingen zowel op in de eifase (82%) als in de jongenfase (18%), en ging slechts eenderde van de legsels verloren in de eerste week.

Vervolglegsels waren gemiddeld even groot als de voorafgaande eerste legsels (respectievelijk 2.24, SD=0.48, en 2.07, SD=0.81, N=42, paarsgewijze t-test, P=0.12).

Tabel 2. Aantal eieren, jongen en uitgevlogen jongen per legsel en aandeel geslaagde gierzwaluwlegsels (≥1 jong uitgevlogen) per periode van de legdatum. Gemiddelden (gem.) met standaarddeviatie (SD), aantal waarnemingen (N) en aanduiding van verschillen tussen perioden (sign: waarden zonder gemeenschappelijke letter verschillen significant van elkaar, P<0.05). *Numbers of eggs, nestlings and young fledged per clutch and percentage successful clutches (≥1 young fledged) in Common Swifts as a function of the start of egg laying. Averages (gem.), standard deviation (SD), number of observations (N) and indication of differences (sign.: values not sharing a common character are significantly different at P<0.05).*

| | | startdatum legsel - *start date of clutch* | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 1-10 mei *1-10 May* | 11-20 mei *11-20 May* | 21-31 mei *21-31 May* | 1-10 juni *1-10 June* | na 10 juni *>10 June* |
| legselgrootte *clutch size* | gem. | 2.60 | 2.67 | 2.41 | 2.26 | 1.88 |
| | SD | 0.82 | 0.57 | 0.53 | 0.45 | 0.33 |
| | N | 25 | 133 | 98 | 23 | 17 |
| | sign. | bc | c | b | b | a |
| aantal jongen *no. of nestlings* | gem. | 1.84 | 2.26 | 1.91 | 1.74 | 1.12 |
| | SD | 1.37 | 1.06 | 1.01 | 0.75 | 0.93 |
| | N | 25 | 133 | 98 | 23 | 17 |
| | sign. | bc | c | b | b | a |
| jongen uitgevlogen *young fledged* | gem. | 1.60 | 2.02 | 1.73 | 1.70 | 0.94 |
| | SD | 1.26 | 1.11 | 1.00 | 0.76 | 0.90 |
| | N | 25 | 133 | 98 | 23 | 17 |
| | sign. | abc | c | b | bc | a |
| % succesvolle legsels *% successful clutches* | gem. | 68 | 82 | 80 | 91 | 59 |
| | SD | 48 | 39 | 41 | 29 | 51 |
| | N | 25 | 133 | 98 | 23 | 17 |
| | sign. | a | ab | ab | b | a |

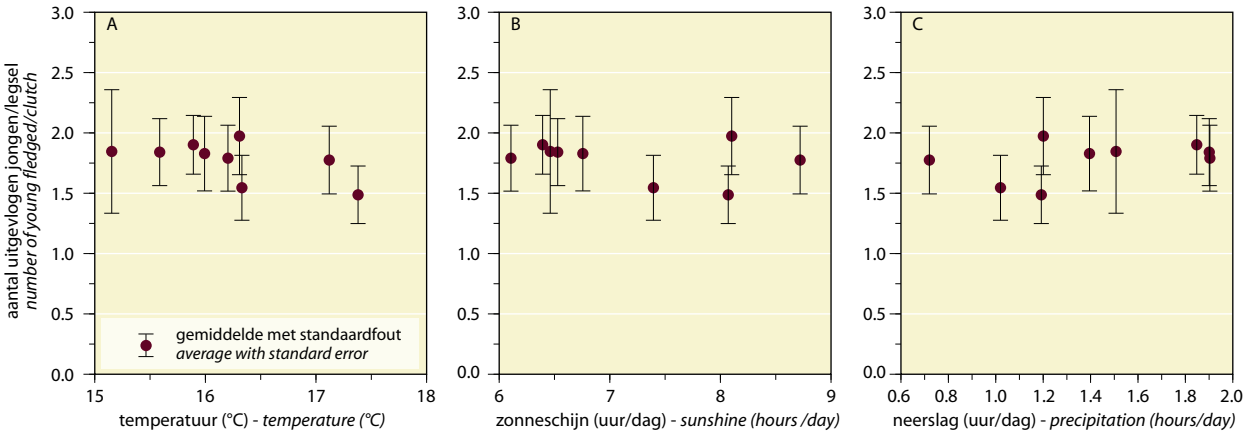
**Verschillen tussen natuurlijke en kunstmatige nestplaatsen**
Door onderscheid te maken tussen natuurlijke en kunstmatige nestplaatsen kon gekeken worden of het aanbieden van kunstmatige broedgelegenheid nog extra voordelen bood naast het tegengaan van een tekort aan nestplaatsen. Verspreid over de jaren zijn 249 legsels gevolgd in kunstmatige nestplaatsen (nestkasten en gierzwaluwdakpannen) en 100 legsels in natuurlijke nestplaatsen. Wat betreft zowel het aantal eieren, het aantal nestjongen, het aantal uitgevlogen jongen en het nestsucces bleken de kunstmatige nestplaatsen consistent hoger te scoren dan de natuurlijke nestplaatsen (tabel 3). Het nestsucces in kunstmatige nestplaatsen lag gemiddeld 15% hoger dan dat in natuurlijke nestplaatsen (86% *vs*. 70%).

**Invloed van het weer op broedsucces**
Het effect van het weer op het aantal uitgevlogen jongen per legsel is onderzocht door voor elk nest naar de plaatselijke weersomstandigheden te kijken. Op basis van de gemiddelden per jaar werd een negatieve, maar niet-significante trend met de temperatuur gevonden ($F_{1,6}$=2.95, P=0.14; figuur 7a). Ook met neerslagduur en zonneschijnduur vertoonde het jaargemiddelde broedsucces geen significante relatie (figuur 7b-c). Wanneer echter de afzonderlijke waarnemingen en de lokale weergegevens uit de betreffende nestperiode werden gebruikt, bleek het aantal uitgevlogen jongen wel samen te hangen met de drie weervariabelen: de temperatuur verklaarde de meeste variantie (24%, P<0.001), gevolgd door zonneschijnduur (14%, P<0.001) en neerslagduur (12%, P<0.001; alle als tweedegraads polynoom). Het uiteindelijke regressiemodel met meerdere significante variabelen bevat alleen de gemiddelde temperatuur en de interactieterm tussen nestplaatstype en neerslagduur (tabel 4). Dit betekent dat een effect van de neerslag alleen optrad bij kunstmatige nestplaatsen. Figuur 8a laat zien dat het aantal uitgevlogen jongen bij gemiddelde temperaturen in kunstmatige nestplaatsen gemiddeld wat hoger lag dan in natuurlijke (de betrouwbaarheidsintervallen van de regressielijnen overlappen niet).

Om meer te begrijpen van de relatie tussen broedsucces en het weer, is apart gekeken naar de ei- en de jongenfase. Er was geen significant verschil in de jaargemiddelde overleving van eieren tussen natuurlijke en kunstmatige nestplaatsen (2005-2012, Wilcoxon *signed rank* test, $T_s$=9, N=8, P>0.05). Het regressiemodel op basis van de afzonderlijke waarnemingen laat eveneens alleen een samenhang zien met de temperatuur en niet met het type nestplaats (figuur 8b, tabel 4). De jaargemiddelde overleving van de nestjongen was significant lager in natuurlijke nestplaatsen dan in kunstmatige nestplaatsen ($T_s$=4, N=8, P=0.03). Op basis van de afzonderlijke waarnemingen laat de jongenoverleving een samenhang zien met temperatuur en neerslag (figuur 8c; tabel 4). Het type nestplaats speelde hier doorheen en wel zodanig dat bij hoge temperaturen de overleving van de jongen in natuurlijke nestplaatsen significant lager was dan in de kunstmatige nestplaatsen (figuur 8c).

## Discussie

**Camera's geven nieuwe inzichten**
De camera's boden een unieke mogelijkheid om in een groot aantal gierzwaluwnesten verspreid over Nederland de ontwikkelingen in detail te kunnen volgen. Door de




Figuur 7. Aantal uitgevlogen jongen per legsel als functie van het weer in de nestperiode. Jaargemiddelde waarden (met 95%-betrouwbaarheidsinterval) in relatie tot gemiddelde temperatuur (A), zonneschijnduur (B) en neerslagduur (C). *Number of young fledged per clutch as a function of weather conditions during the nesting phase. Yearly averages (with 95% confidence intervals) in relation to mean daily temperature (A), hours of sunshine (B) and duration of precipitation (C).*

Tabel 3. Vergelijking van broedsuccesparameters van Gierzwaluwen in kunstmatige en natuurlijke nestplaatsen. Significantie van verschillen (over alle jaren) is aangegeven met letters in de laatste kolom (waarden zonder gemeenschappelijke letter verschillen significant van elkaar, P<0.05). Voor aantal eieren, jongen en uitgevlogen jongen: t-test op twee gemiddelden, kunstmatig N=249, natuurlijk N=100; overige vergelijkingen: Wilcoxon *signed rank* test op jaargemiddelden, N=8, P<0.05. *Comparison of breeding success of Common Swifts in artificial ('kunstmatig') and natural ('natuurlijk') nest sites. Significance (P<0.05) of differences denoted by characters in last column (number of eggs, young and young fledged: t-test for 2 means, artificial N=249, natural N=100; other comparisons: Wilcoxon signed rank test on yearly data, N=8).*

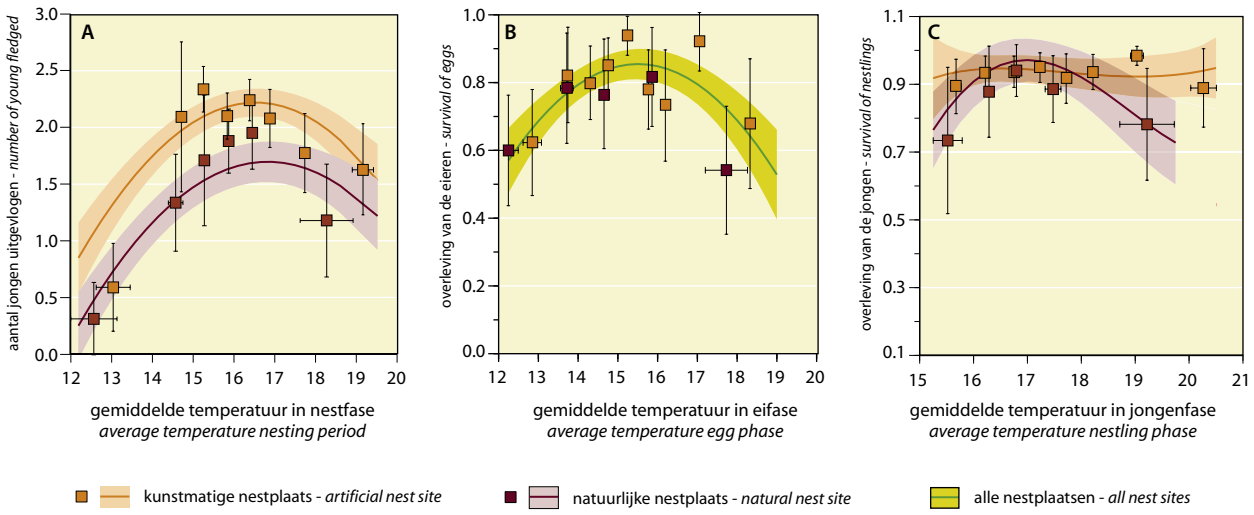
| jaar - *year* | | 2005 | 2006 | 2007 | 2008 | 2009 | 2010 | 2011 | 2012 | totaal - *total* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| legselgrootte *clutch size* | kunstmatig | 2.33 | 2.40 | 2.46 | 2.76 | 2.60 | 2.44 | 2.66 | 2.52 | 2.53 ± 0.57[a] |
| | natuurlijk | 2.22 | 2.29 | 2.06 | 2.29 | 2.54 | 2.23 | 2.44 | 2.43 | 2.31 ± 0.60[b] |
| aantal nestjongen *no. of nestlings* | kunstmatig | 1.88 | 1.92 | 2.12 | 2.38 | 2.20 | 2.22 | 2.00 | 2.09 | 2.10 ± 1.01[a] |
| | natuurlijk | 1.22 | 1.64 | 1.71 | 1.79 | 1.92 | 1.69 | 2.00 | 1.43 | 1.70 ± 1.07[b] |
| jongen uitgevlogen *young fledged* | kunstmatig | 1.83 | 1.72 | 1.88 | 2.10 | 2.08 | 2.00 | 1.89 | 1.98 | 1.95 ± 1.00[a] |
| | natuurlijk | 0.78 | 1.07 | 1.65 | 1.43 | 1.77 | 1.31 | 1.67 | 1.29 | 1.41 ± 1.07[b] |
| % succesvolle legsels *% successful clutches* | kunstmatig | 84.0 | 88.0 | 82.1 | 87.0 | 88.5 | 89.3 | 83.8 | 82.5 | 85.7[a] |
| | natuurlijk | 44.4 | 66.7 | 78.9 | 68.8 | 76.5 | 64.3 | 70.0 | 70.0 | 70.4[b] |
| ei-overleving *egg survival* | kunstmatig | 0.80 | 0.81 | 0.81 | 0.83 | 0.85 | 0.88 | 0.74 | 0.80 | 0.81[a] |
| | natuurlijk | 0.52 | 0.70 | 0.75 | 0.75 | 0.74 | 0.72 | 0.78 | 0.55 | 0.70[b] |
| jongenoverleving *nestling survival* | kunstmatig | 0.98 | 0.92 | 0.90 | 0.89 | 0.95 | 0.90 | 0.95 | 0.94 | 0.93[a] |
| | natuurlijk | 0.60 | 0.67 | 0.97 | 0.85 | 0.92 | 0.80 | 0.86 | 0.90 | 0.83[b] |

dagelijkse waarnemingen werd een nauwkeurig beeld verkregen van de kalender van het broedseizoen van de Gierzwaluw. Uniek hierbij is ook de gedetailleerde informatie over broedduur en de duur van de jongenfase, informatie die op een andere manier vrijwel niet is te verkrijgen zonder de vogels te verstoren. Ook werd unieke informatie verzameld over de legsel- en broedselgrootte, aantal uitgevlogen jongen en het (natuurlijke) broedsucces. Bijzonder zijn ook de gegevens over vervolglegsels, vooral ook omdat het hierbij om vervolglegsels gaat van nesten met natuurlijke mislukkingsoorzaken. Dat de gierzwaluwkalender nu zo nauwkeurig is vastgelegd biedt ook handvatten voor adviezen over bouw- en renovatiewerkzaamheden. Hiermee kan immers beter worden aangegeven wanneer er nesten met eieren of jongen zijn te verwachten.

Daarnaast waren ook de natuurlijke gedragingen van ouders en jongen op het nest goed te volgen. De infraroodlampjes in de camera's en de koppeling met een computer maakten het mogelijk om dag en nacht waarnemingen te doen en deze voor nadere bestudering op te slaan, iets wat essentieel was voor het ontrafelen van een moeilijk te onderzoeken fenomeen als het tijdstip van uitvliegen van de nestjongen. Door de camera's kwamen dus diverse nieuwe aspecten van het gedrag van de Gierzwaluw aan het licht. Dat hierbij de vogels niet werden gestoord is een groot voor-

Tabel 4. Resultaten van de multipele regressie-analyse van het effect van weervariabelen en type nestplaats ('natuurlijk'/ kunstmatig) op drie broedsuccesgrootheden van Gierzwaluwen. Alle genoemde modeltermen (variabelen) zijn significant (P<0.05). Erachter is tussen haakjes aangegeven of een polynome term is gebruikt (en van welke orde). $R^2_{part}$ geeft de percentages van de totale variantie verklaard door de afzonderlijke modeltermen, $R^2_{tot}$ het percentage variantie verklaard door het eindmodel als geheel. *Model results of the effects of weather variables and nest site type ('natural'/artificial) on number of young fledged, egg survival and nestling survival in Common Swifts. All model terms and coefficients are significant (P<0.05). Model terms are given with the order of the polynomial between parentheses if applicable. $R^2_{part}$ denotes the percentage of the total variance explained by each separate term, $R^2_{tot}$ the percentage explained by the whole model.*

| grootheid - *parameter* | termen in het model - *model terms* | $R^2_{part}$ | $R^2_{tot}$ | N |
|---|---|---|---|---|
| aantal jongen uitgevlogen *no. of young fledged* | gemiddelde temperatuur(3) – *mean temperature(3)* | 24% | 29% | 349 |
| | type nestplaats * neerslagduur(2) - *nest site type * precipitation(2)* | 6% | | |
| overleving eieren *egg survival* | gemiddelde temperatuur(3) – *mean temperature(3)* | 10% | 10% | 349 |
| overleving nestjongen *nestling survival* | gemiddelde temperatuur(3) – *mean temperature(3)* | 10% | 29% | 292 |
| | type nestplaats – *nest site type* | 3% | | |
| | neerslagduur(3) – *precipitation hours(3)* | 7% | | |
| | type nestplaats * temperatuur(3) - *nest site type * temperature(3)* | 3% | | |
| | type nestplaats * neerslagduur(3) - *nest site type * precipitation(3)* | 5% | | |




Figuur 8. Aantal uitgevlogen jongen per legsel (A) en overleving van de eieren (B) en jongen (C) in relatie tot de gemiddelde lokale temperatuur tijdens de relevante nestperiode (de variabele die de meeste variantie verklaarde in de multipele regressie-analyse). Gegroepeerde waarnemingen (blokjes) en regressielijnen met 95%-betrouwbaarheidsintervallen. Zie verder tekst. *Number of young Swifts fledged per clutch (A), egg survival (B) and nestling survival (C) in relation to mean local temperature during the relevant nest phase (this variable explained most of the variance in the multiple regression analysis, see Tab. 2.) Grouped measurements (squares) and regression lines with 95% confidence intervals.*

deel boven de ouderwetse methode van het fysiek controleren van nestplaatsen.

**Aankomst en eileg**

De datum van terugkeer van de Gierzwaluwen was in dit onderzoek door de jaren heen relatief constant (zie figuur 3). In een reconstructie van aankomstdatums van Gierzwaluwen in Nederland vanaf 1902 bleek weinig verschil in de aankomst tussen vroeger en tegenwoordig (Wortelboer 2012). Van directe effecten van hogere voorjaarstemperaturen in Nederland op de terugkeer van de Gierzwaluwen lijkt dus geen sprake te zijn. Waarschijnlijk zijn juist de ecologische condities in Afrika en de weersomstandigheden tijdens de trek bepalend voor de aankomstdatum van trekvogels in Nederland (Zalakevicus *et al*. 2006, Gordo & Sanz 2008, Both 2005).

Een vroege aankomst bleek verrassend genoeg niet te betekenen dat de Gierzwaluwen ook eerder broedden. Factoren in het broedgebied, zoals bijvoorbeeld het weer in de periode net na aankomst, lijken een belangrijk effect te hebben op de legdatum. De periode tussen aankomst en het leggen van het eerste ei is in sommige jaren relatief lang.

**Uitvliegen van de jongen**

Jonge Gierzwaluwen blijken bij voorkeur in de avond uit te vliegen, tussen twee uur vóór en een uur na zonsondergang. Dit is voor het eerst dat dit patroon voor een groot aantal nestplaatsen kon worden vastgesteld. Na aanvankelijke foutieve conclusies in vroege studies (Lack 1956b, Bromhall 1980), kwamen Kaiser (1984) en Genton (2010) al eerder tot de conclusie dat het uitvliegen voornamelijk 's avonds plaatsvindt. De reden voor het uitvliegen in de diepe schemering is waarschijnlijk het ontlopen van predatoren. De auteur nam verschillende keren waar dat de jongen bij het uitvliegen eerst op ongeveer de hoogte van de nestkast bleven fladderen om vervolgens vaart te maken en weg te vliegen. Kaiser (1984) beschrijft de eerste vlucht van jonge Gierzwaluwen over de eerste 20-30 m als erg onzeker. Juist wanneer de jonge vogels voor het eerst vliegen, zijn ze kwetsbaar voor predatoren, zoals de Boomvalk *Falco subbuteo*, die een Gierzwaluw in de vlucht kan grijpen. Maar ook Kauwen *Corvus monedula* of Eksters *Pica pica*, die afkomen op het geluid van in het nest roepende Gierzwaluwen, kunnen een gevaar zijn voor de jongen. Laat in de avond uitvliegen geeft deze dan extra bescherming op een kwetsbaar moment. Het tijdstip van uitvliegen zou ook beïnvloed kunnen worden door langsvliegende en schreeuwende Gierzwaluwen waarop de jongen dan reageren door expres of per ongeluk voortijdig uit te vliegen (mededeling B. Cahalane).

**Broedsucces en aantallen eieren en jongen**

Met behulp van de camera's kon voor het eerst het broedsucces worden bepaald zonder bij het doen van waarnemingen de vogels te verstoren. Het algehele broedsucces (percentage succesvolle legsels) lag gemiddeld op zo'n 80%. Doordat een deel van de Gierzwaluwen in het geval van het mislukken van een legsel een vervolglegsel in hetzelfde nest produceert, is het uiteindelijke nestsucces zo'n 90%. Dat is een zeer hoog slagingspercentage voor een relatief kleine vogelsoort, waardoor we kunnen stellen dat in het algemeen Gierzwaluwen zeer succesvolle broedvogels zijn. Ter vergelijking: een typische nestkastbroeder als de Koolmees

had in dezelfde periode een gemiddeld nestsucces van 85% (Ballering *et al.* 2014). Voor een gehele populatie van Gierzwaluwen zal het nestsucces echter lager liggen doordat slechts een klein deel van de populatie van Gierzwaluwen in kunstmatige nestplaatsen broedt.

Het broedsucces en het aantal eieren en (uitgevlogen) jongen vertoonde een duidelijk verband met de legdatum. Hierbij is zeer vroeg, en later dan gemiddeld broeden nadelig; legsels die in de periode 11-20 mei gestart waren bleken het meest succesvol.

**Natuurlijke nestplaatsen versus nestkasten**

Er bleken opvallende verschillen te zijn in het aantal jongen en uitgevlogen jongen tussen natuurlijke en kunstmatige nestplaatsen, waarbij kunstmatige nestplaatsen in het algemeen veel beter scoorden. Bovendien bleek de overleving van de jongen in natuurlijke nestplaatsen negatief gecorreleerd te zijn met de temperatuur, maar in kunstmatige nestplaatsen niet. In natuurlijke nestplaatsen kunnen de jongen in problemen komen zodra de gemiddelde buitentemperatuur hoger wordt dan 19° C (zie figuur 8c). Mogelijk gaan ze dan op zoek naar koelere plekken waarbij ze in natuurlijke nestholten het risico lopen uit het nest te vallen of ergens vast komen te zitten. Of misschien loopt de temperatuur als het buiten warm wordt in natuurlijke holten hoger op dan in kunstmatige. Een factor als concurrentie om nestruimte (ook later in het broedseizoen) bij natuurlijke nestplaatsen zou hierbij ook een rol kunnen spelen. Nader onderzoek zal moeten uitwijzen welke factoren hierbij precies een rol spelen, en in welke natuurlijke nestplaatsen het broedresultaat met name lager was.

**Broedsucces en weersomstandigheden**

Door diverse auteurs is al eerder onderzoek gedaan naar de relatie tussen het broedsucces van Gierzwaluwen en het weer. Voor zover bekend is dit echter de eerste studie waarin het broedsucces op een groot aantal locaties werd gerelateerd aan het weer ter plekke en tijdens de exacte nestperiode. Hierbij werd een optimum gevonden voor het aantal uitgevlogen jongen voor elk van de weervariabelen temperatuur, zonneschijnduur en neerslagduur. Zowel bij lage temperaturen, weinig zon en weinig neerslag als bij hoge temperaturen, veel zon en veel neerslag was het aantal uitgevlogen jongen gemiddeld lager dan in perioden met tussenliggende waarden voor deze variabelen. Ook in de relatie tussen temperatuur en jongenoverleving kwam dit naar voren, waarbij het type nestgelegenheid een modificerende rol speelde. Tot nu toe is in de literatuur steeds een lineair verband verondersteld tussen weervariabelen en broedsucces, waarbij een hogere temperatuur en meer zon garant zouden staan voor meer voedsel voor de jongen, en dus een hoger broedsucces (Berghuis & van Scharenburg 2009, Thomson *et al*. 1996 en Van Turnhout & Nienhuis 2009). In deze studie is gebleken dat wanneer wordt uitgegaan van gegevens van afzonderlijke legsels, met een ruime variatie in plaats en tijd, andere niet-lineaire relaties naar boven kunnen komen. Dit verdient nadere uitwerking, bij voorkeur aangevuld met gegevens van eerdere studies. Al eerder is door Cucco & Malacarne (1996) geconstateerd dat bij Vale Gierzwaluwen *Apus pallidus* de voedselaanvoer naar de jongen niet afhankelijk is van het aanbod aan insecten in de buitenlucht. Verder lijkt voedselschaarste eerder te leiden tot uitvliegende jongen die kleiner en lichter zijn, dan tot sterfte van de jongen (Martins 1997). Het effect van hogere temperaturen op met name de overleving van de jongen zou daarom veeleer moeten worden gezocht in de omstandigheden in het nest, vooral in natuurlijke nestplaatsen. Dit is zeker niet het laatste woord over deze kwestie, maar geeft alleen aan dat de analyse met zorgvuldigheid uitgevoerd moet worden. Een heranalyse van de datasets van eerdere publicaties is hierbij belangrijk om eerder getrokken conclusies te verifiëren. Bij de gegevens van natuurlijke nestplaatsen valt op dat de spreiding in de resultaten relatief groot is. Dit betekent dat er mogelijk nog andere, hier niet onderzochte factoren van invloed zijn op het broedsucces.

Overigens is voorzichtigheid geboden bij het leggen van relaties tussen broedsucces en het weer. Immers, de datum in het broedseizoen is ook gecorreleerd met temperatuur, duur van de neerslag en aantal uren zon. Andere factoren, zoals het voedselaanbod en de concurrentie om nestplaatsen, hangen ook met deze factoren samen. Omdat hier alleen onderlinge correlaties zijn onderzocht, kan niet geconcludeerd worden dat een van deze factoren een doorslaggevende oorzaak is van de variatie in broedsucces. Wel zijn er steeds meer aanwijzingen dat de temperatuur een rol speelt bij het bepalen van het broedsucces. Voor extreme weersomstandigheden was dit al bekend (Lack 1956b, Bromhall 1980). In dit artikel hebben we laten zien dat ook de gemiddelde weersomstandigheden een rol spelen.

De lage overleving van de eieren bij relatief lage temperaturen (in het begin van het broedseizoen) is te wijten aan het verloren gaan van relatief veel vroege legsels in de eerste week. Waarschijnlijk is dit niet zozeer een gevolg van de lage temperatuur maar veeleer van concurrentie om nestplaatsen. In de literatuur wordt beschreven dat eieren actief uit het nest verwijderd worden tijdens langere koude perioden (Koskimies 1950, Weitnauer 1980). Dit zou volgens deze auteurs een direct gevolg zijn van de lage temperaturen en het bijkomende voedseltekort bij de ouders. Met de camera's in de nesten hadden we dit gedrag moeten kunnen waarnemen. Er is tijdens het tienjarige project echter geen enkele keer melding gemaakt van het zo maar verwijderen van eieren door Gierzwaluwen tijdens koude perioden. Daarmee is dit gedrag, als het al zou voorkomen in Nederland, niet bepalend voor het broedsucces. Een groot deel van de legsels die in de vroege eifase verloren gingen

Hans van Paddenburgh

Twee jonge gierzwaluwen bekijken de buitenwereld vanuit de nestkast voordat ze 's avonds uitvliegen, Amersfoort, 20 augustus 2013.
*Two young Swifts are inspecting the surroundings from the nest entrance. These young fledged in the evening of that day.*

sneuvelden als gevolg van gevechten om de nestplaats. De indruk bestaat dat een deel van die gevechten een gevolg is van een (te) late aankomst van individuen, terwijl de partner van het jaar ervóór inmiddels een legsel is begonnen met een nieuwe partner. Gevechten tussen Gierzwaluwen kunnen uren duren (Wortelboer 2009). Hierbij kan het legsel intact blijven en de eileg worden voortgezet, vermoedelijk wanneer de reeds broedende partner heeft gewonnen. Maar soms ook gaan de eieren verloren of worden ze door de nieuwe partner actief verwijderd. In veel gevallen wordt hierna een nieuw legsel gestart. Zo'n nieuw legsel is in deze studie vervolglegsel genoemd, maar als het gevecht tussen twee vrouwtjes plaatsvond kan het net zo goed het eerste legsel van de overwinnende 'oude' partner zijn. Partnerkeuze en partnertrouw zou beter onderzocht kunnen worden, ook omdat hier mogelijk een relatie met (veranderende) weersomstandigheden ligt. Het vaker optreden van uitzonderlijke weersomstandigheden kan er toe leiden dat vogels tijdens de trek vaker worden opgehouden, waardoor meer vogels bij aankomst een gevecht met 'vroege' vogels zullen moeten aangaan om hun oude nestplaats terug te krijgen.

Dat de relatie tussen het aantal uitgevlogen jongen en het weer niet zozeer op landelijk niveau maar wel op lokaal niveau tot uiting komt, zegt mogelijk ook iets over het gedrag van de Gierzwaluwen zelf. Blijkbaar ondervinden ze niet het landelijke weer, maar juist het regionale weer. Dit kan een indicatie zijn dat de broedende vogels niet over geheel Nederland naar voedsel zoeken, maar veeleer lokaal of binnen een beperkte afstand van het nest (zeg zo'n 10 km) op zoek gaan naar de beste plekken om te foerageren. Verder onderzoek, vooral wanneer foeragerende Gierzwaluwen gevolgd zouden kunnen worden, zou hier meer licht op kunnen werpen.

**Kunstmatige nestgelegenheid werkt**

De vraag of het aanbieden van kunstmatige nestgelegenheid aan Gierzwaluwen zinvol is (Jonkers 1994) kunnen we nu met een tweeledig 'ja' beantwoorden. De Gierzwaluwen maken gebruik van de extra aangeboden nestgelegenheid *en* het broedsucces in nestkasten en onder speciale gierzwaluwdakpannen is groter dan in natuurlijke nestgelegenheden in spleten en onder daken. Het verlies van nestgelegenheid voor de Gierzwaluwen in Nederland kan

met kunstmatige nestgelegenheid dus wellicht geheel of gedeeltelijk worden gecompenseerd. Het is hierbij wel van groot belang dat de kunstmatige nestgelegenheid ook werkelijk geschikt en aantrekkelijk is voor de Gierzwaluwen. Dit bepaalt mede of compenserende nestgelegenheid, zoals die bijvoorbeeld wordt aangeboden in het huidige landelijke renovatieplan voor woningen 'Stroomversnelling', waarbij in de komende jaren projectmatig de daken van meer dan 100 000 woningen zullen worden gerenoveerd, ook echt een duurzame oplossing is voor de Gierzwaluwen.

## Dankwoord

Dankzij het cameraproject van Gierzwaluwbescherming Nederland konden de waarnemingen gedaan worden en werd dit artikel mogelijk. Het Prins Bernhard Cultuur Fonds stelde het geld beschikbaar voor de aanschaf van de camera's. De vele vrijwilligers worden bedankt voor het installeren van de camera's op vaak moeilijk bereikbare plaatsen en voor het van jaar op jaar doen en doorgeven van de waarnemingen. Marleen Andriessen hielp met opstarten van het project en zorgde voor de verspreiding van de camera's. Fred van Vliet verzamelde een deel van de gegevens over 2010. Dick Jonkers, Kees van Scharenburg en de redactie van Limosa gaven waardevolle opmerkingen bij eerdere versies van dit artikel.

## Literatuur

Andriessen M. 2007. Slecht weer. Gierzwaluwen bulletin 6(2): 8.

Ballering L., R. Beskers, H. Bouwmeester, H. van der Jeugd, C. van Turnhout, J. Nienhuis, F. Majoor, L. Vernooij & M. Visser 2014. Jaarverslag broedseizoen 2014. Landelijk Netwerk voor studies aan nestkastbroeders NESTKAST. (http://www.sovon.nl/nl/publicaties/nestkast-jaarverslag-broedseizoen-2014)

Berghuis A. & K. van Scharenburg 2009. Gierzwaluwen: echte mooiweervogels. Aantalsverloop en broedsucces van drie broedkolonies in Noord- en Zuidhorn (Gr.). Het Vogeljaar 57: 261-267.

BLWF 2007. Vogelmonitoring im bayerischen Staatswald 1999-2004. LWF Wissen 56. Bayerischen Landesanstalt für Wald und Forstwirtshaft, Freising.

Both C., R.G. Bijlsma & M.E. Visser 2005. Climatic effects on timing of spring migration and breeding in a long-distance migrant, the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. Journal of Avian Biology 36: 368-373.

Bromhall D. 1980. Devil Birds. The life of the Swift. Hutchinson & Co, London.

Buurma L.S. 1980. Dusk and dawn of the Swift, *Apus apus* L.. Report to the International Bird Strike Committee, IBSC25/WP-BB2.

Caro S.P., A. Charmantier, M.M. Lambrechts, J. Blondel, J. Balthazart & T.D. Williams 2009. Local adaptation of timing of reproduction: females are in the driver's seat. Functional Ecology 23: 172–179.

Cucco M. & G. Malacarne 1996. Reproduction of the pallid swift (*Apus pallidus*) in relation to weather and aerial insect abundance. Italian Journal of Zoology 63: 247-253.

Daan S., C. Dijkstra, R. Drent & T. Meijer 1998. Food Supply and the annual timing of avian reproduction. *In:* Ouellet H. (ed.) 1988, Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici, Ottawa 1986, pp. 392-407. University of Ottawa Press, Ottawa.

Dokter A.M., F. Liechti, H. Stark, L. Delobbe, P. Tabary & I. Holleman 2011. Bird migration flight altitudes studied by a network of operational weather radars. Journal of the Royal Society Interface 8: 30-43.

Dokter A.M., S. Åkesson, H. Beekhuis, W. Bouten, L. Buurma, H. van Gasteren & I. Holleman 2013. Twilight ascents by common swifts *Apus apus*, at dawn and dusk: acquisition of orientation cues? Animal Behaviour 85 : 545-552.

Drent R.H. & S. Daan 1980. The prudent parent : energetic adjustments in avian breeding. Ardea 68: 225-252.

Genton B. 2010. Chronologie comportementale du Martinet noir *Apus apus* sur un site de reproduction: choisir une cavité, la partager, la défendre. Nos Oiseaux 57: 243-264.

Gordo O. & J.J. Sanz 2008. The relative importance of conditions in wintering and passage areas on spring arrival dates: the case of long-distance Iberian migrants. Journal of Ornithology 149 : 199-210.

Gory G. 1991. Evaluation des effets de baguage sur une population nicheuse de Martinet noir *(Apus apus* L.). L'Oiseau 61: 91-100.

de Heij M.E. 2006. Costs of avian incubation. How fitness, energetics and behaviour impinge on the evolution of clutch size. Proefschrift, Rijksuniversiteit Groningen.

Jonkers D.A. 1994. Is het bieden van vervangende nestgelegenheid aan Gierzwaluwen zinvol? Het Vogeljaar 42: 62-63.

Kaiser E. 1984. Neue Erkenntnisse über das Ausfliegen junger Mauersegler (*Apus apus*). Die Vogelwelt 105: 146-152.

Koskimies J. 1950. The Life of the Swift *Micropus a. apus* L. in relation to the weather. Ann. Acad. Scient. Fenn. 4: 5-151.

Lack D. 1956a. Further notes on the breeding biology of the Swift *Apus apus*. Ibis 98: 606-619.

Lack D. 1956b. Swifts in a tower. Methuen, London.

LfUG & FÖA 1997. Planung Vernetzter Biotopsysteme. Bereich Landkreis Donnersberg. Ministerium für Umwelt Rheinland-Pfalz & Landesamt für Umweltschutz und Gewerbeaufsicht Rheinland-Pfalz, Oppenheim.

LUNG-MV 2011. Gutachtlicher Landschaftsrahmenplan Mecklenburgische Seenplatte. Landesamt für Umwelt, Naturschutz und Geologie Mecklenburg/Vorpommern, Güstrow.

Martins T.L.F. 1997. Fledging in the common swift, *Apus apus*: weight-watching with a difference. Animal Behaviour 54: 99-108.

Offringa H. 1996. Slecht-weer-migratie van Gierzwaluw *Apus apus* op zee 1980-94. Limosa 69: 1-8.

Perrins C.M. & R.H. McCleery 1989. Laying dates and clutch size in the Great Tit. Wilson Bulletin 101: 236-253.

Pettifor R.A. , C.M. Perrins & R.H. McCleery 2001. The individual optimization of fitness: variation in reproductive output, including clutch size, mean nestling mass and offspring recruitment, in manipulated broods of great tits *Parus major*. Journal of Animal Ecology 70: 62–79.

R Project 2010. The R project for Statistical Computing. www.r-project.org.

Robinson A. 2010. IceBreakeR. University of Melbourne. Bron: http://cran.r-project.org/doc/contrib/Robinson-icebreaker.pdf

Roger T. & A. Fossé 2001. Nidifications arboricole et rupestre du Martinet noir *Apus apus* en Maine-et-Loire. Crex 2001 : 21-29.

Sicurella, B., M. Caffi, M. Caprioli, D. Rubolini, N. Saino & R. Ambrosini 2015. Weather conditions, brood size and hatching order affect Common Swift *Apus apus* nestlings' survival and growth. Bird Study 62: 64–77.

Sokal R.R. & F.J. Rohlf 1995. Biometry. Third Edition. W.H. Freeman & Co, San Francisco.

Sparks T.H., K. Huber, R.L. Brand, H.Q.P. Crick, P.J. Croxton, J. Flood, R.G. Locton, C.F. Mason, J.A. Newham & P. Tryjanowski 2007. How consistent are trends in arrival (and departure) dates of migrant birds in the UK? Journal of Ornithology 148: 503-511.

Tarburton M.K. & E. Kaiser 2001. Do fledgling and pre-breeding Common Swifts *Apus apus* take part in aerial roosting? An answer from a radiotracking experiment. Ibis 143: 255-263.

Thomson D.L., H. Douglas-Home, R.W. Furness & P. Monaghan 1996. Breeding success and survival in the common swift *Apus apus*: a long-term study on the effects of weather. Journal of Zoology (London) 239: 29-38.

van Turnhout C. & J. Nienhuis 2009. Nestkaartenproject. *In:* A. van Dijk,

A. Boele, F. Hustings, K. Koffijberg & C. Plate (red), Broedvogels in Nederland in 2007, p. 47-50. Sovon-monitoringrapport 1009/01. Sovon, Beek-Ubbergen.
Weitnauer E. 1980. Mein Vögel. Aus das Leben des Mauerseglers *Apus apus*. Basellandschaftlicher Natur- und Vogelschutzverband, Liestal.
van de Wetering H. & J. Jukema 2008. Leven leeftijdsgroepen van de Gierzwaluw in de broedperiode ruimtelijk gescheiden? Limosa 81: 11-16.
Wortelboer R. 2009. De Bilt, een geslaagd broedgeval in een nieuwe nestkast. Gierzwaluwen Bulletin 2009(2): 9-11.
Wortelboer R. 2012. Een reconstructie van aankomstdata van gierzwaluwen in Nederland. Gierzwaluw Bulletin 2012(1): 7-8.
Wortelboer, R. 2013. Misverstanden en mythes over gierzwaluwen. Gierzwaluw Bulletin 2013(1): 9.
Zalakevicus M., G. Bartkeviciene, L. Raudonakis & J. Janulaitis 2006. Spring arrival response to climate change in birds: a case study from eastern Europe. Journal of Ornithology 147: 326-343.

Rick Wortelboer, Akker 24, 3732 XH De Bilt; rick.wortelboer@xs4all.nl

## A closer look at Common Swifts *Apus apus*: results of ten years of nest monitoring with cameras

In 2003-2012, the Dutch Swift Society (GBN) installed cameras at nests of Common Swifts, with the aim of learning more about the swifts' breeding biology without disturbing their nests. In total 376 clutches were monitored, distributed over 43 villages and cities in the Netherlands (Fig. 1a). In the later years of the study more than 80 cameras were operational (Fig. 1b).

Arrival dates of first parents were relatively constant, varying between 17 and 30 April (Fig. 3a, Tab. 1). In some years (e.g. 2010) egg laying was postponed because of the cold weather (Fig. 3b). The shortest observed incubation period lasted 17 days; the average length was 21 days (Fig. 4a). The nestling period lasted on average 42 days, with no differences between successive young, but with considerable variation (Fig. 4b). The times of first flight of the young Swifts showed a daily pattern with a preference for fledging in the dusk (Fig. 5).

The average numbers per clutch of eggs, nestlings and fledged young were 2.46, 1.99 and 1.79, respectively (Tab. 1). These numbers were higher in clutches started early in the breeding season (Tab. 2). On average, 80% of clutches successfully raised young until fledging (Fig. 6). Replacement clutches increased this proportion to 90%. Breeding success in natural nest sites was on average 15% lower than that in artificial sites (nest boxes and special roof tiles with an entrance for Swifts, Tab. 3).

Average breeding success over all clutches showed no relation to mean temperature, hours of sunshine and duration of precipitation when using yearly mean values (Fig. 7). However, when using data of individual clutches and local weather during the exact nesting periods, multiple linear regression showed significant effects of weather conditions on number of young fledged, egg survival, nestling survival and proportion of successful clutches (Tab. 4, Fig. 8). Temperature was the dominant factor showing suboptimal responses at both low and high temperatures, especially in natural nest sites. This might indicate unfavourable conditions for the young in nests in natural nest sites in warm summers.



View publication stats