

Hoe vitaal is de boerenzwaluw in de West-Betuwe en aangrenzende

door Jouke Altenburg en Theo Boudewijn m.m.v. Wim Stol en Martin Poot
Foto's Jouke Altenburg

Sinds 2019 participeren we in boerenzwaluwonderzoek, dat door vier ringgroepen verspreid over het land wordt uitgevoerd. Het doel van het gezamenlijke onderzoek is om in beeld te brengen hoeveel jongen individuele boerenzwaluwvrouwen en -mannen gedurende hun leven grootbrengen. Is dit aantal jongen, in combinatie met de aanwas van intredende broedvogels en de overleving van de oude broedvogels, voldoende om de populatie in stand te houden?

In Hak-al 01-2024 plaatsten we onze regionale resultaten van het broedseizoen 2023 in meerjarenperspectief [1]. Een tussentijdse uitwerking van het landelijke kleurringonderzoek [2] riep nieuwe onderzoeksvragen op. Wat is bijvoorbeeld de invloed van buitenechtelijke paringen op de berekening van het individuele broedsucces? Hoe is de conditie van de nestjongen? Zijn er verschillen in jongenconditie tussen de regio's? De definitieve antwoorden op die vragen zullen nog geruime tijd op zich laten wachten, maar in dit vervolgartikel lichten we voor onze regio alvast een tipje van de sluier op.

Het aantal uitgevlogen jongen per broedpaar is een belangrijke variabele voor het evalueren van de gezondheid van een populatie. Reproductie start met de paring. Qua variatie in de voortplanting is niets menselijks de boerenzwaluwen vreemd. Een broedpaar kan 'keurig' samen de eigen jongen groot brengen. Er zijn echter ook mannen die er meerdere vrouwen op na houden. Daarnaast kan een gepaarde man 'vreemdgaan' met een andere vrouw of een gepaarde vrouw met een andere man. Verder kan een vrouw een ei in het nest van een ander 'dumpen'. De vader van dat jong kán de voerende man zijn, maar dat hoeft niet. Tot slot is er ook nog eens een structureel mannenoverschot. Die kerels willen ook graag hun genen doorgeven. Wanneer je de *lifetime reproduction* van individuele boerenzwaluwen wilt berekenen, is het daarom noodzakelijk om zeker te weten wie de genetische ouders van elk uitgevlogen jong zijn.

Ook de conditie van de nestjongen is van belang om de gezondheid van een populatie in te schatten. Als er voldoende voedsel is, ontwikkelen de jongen binnen een broedsel zich even snel. Dan zijn er nauwelijks gewichtsverschillen. Als het voedsel beperkend is, zie je tussen nestjongen verschillen in gewicht en vervolgens ook groeiachterstanden ontstaan. Wanneer de voedselsituatie echt nijpend wordt, gaan er jongen dood. Voor boerenzwaluwjongen is het belangrijk om met een goed gewicht het ouderlijk nest te verlaten. Eenmaal vliegvlug worden ze nog een week tot hooguit veertien dagen door hun ouders gevoerd [3]. Daarna moeten ze het zelf zien te rooien. Een beetje 'vet op de ribben' kan dan het verschil maken.

Hoe gingen we te werk?

In ons onderzoek werken we samen met ringgroepen in Zuid-oost-Friesland, Twente en de Bollenstreek. Voor de beschrijving van onze werkwijze in het veld zie [1][2]. Om het broedsucces te kunnen berekenen moet je weten of nestjongen daadwerkelijk de nakomelingen van elke voerende vrouw respectievelijk man zijn. In 2021 verzamelden de ringgroepen daarom twee donsveertjes van een flinke steekproef van volwassen en nestjonge boerenzwaluwen op de onderzoeklocaties. De veertjes werden per erf op ouder-jong-verwantschap onderzocht door medewerkers van het Nederlands Instituut voor Ecologie (NIOO). Uit de donsveertjes werd DNA



Jouke trekt een donsveertje voor het verwantschapsonderzoek bij een boerenzwaluwvrouwtje (te herkennen aan de veerloze 'broedvlek' voor een goed blote-huid-tegen-ei contact). Voor dit onderzoek werd toestemming verkregen van het Vogeltrekstation. 3-6-2022, erf familie Wille. Foto: Annette van Berkel.

geëxtraheerd. Vervolgens werden vijf specifieke stukjes DNA met de PCR-methode vermenigvuldigd en gekarakteriseerd. Van deze specifieke stukjes DNA is bekend dat ze geschikt zijn voor het onderzoeken van ouder-jong-verwantschap bij boerenzwaluwen [4a en 4b]. Elk specifiek DNA-stukje bestaat uit twee delen; de zogenaamde allelen. Bij de bevruchting krijgt elk jong voor elk van de vijf DNA-stukjes één allel van de moeder en één allel van de vader. De DNA-profielen van 23 boerenzwaluwvrouwtjes en 27 mannetjes uit de West-Betuwe werden vergeleken met de DNA-profielen van 97 jongen uit 25 broedsels. Als eerste stap beoordeelden we de mate van overeenkomst tussen het DNA-profiel van ieder nestjong met dat van de twee voerende ouders. Als stelregel accepteer-

populatie

Vijfheerenlanden? – Deel 2



Een paring is zelfs bij individueel herkenbare boerenzwaluwen geen sluitend bewijs voor gedeeld ouderschap van jongen, die in hetzelfde nest opgroeien. 21-4-2021, erf familie Stol.

den we voor een binnenechtelijke relatie 1 mismatch tussen een oudervogel en een nestjong. Bij 2 of meer mismatches met een oudervogel gingen we uit van een buitenechtelijk nestjong. Met het softwarepakket Cervus [16] werd voor elk buitenechtelijk nestjong de mate van zekerheid berekend dat het de nakomeling was van een van de overige bemonsterde oudervogels op dat erf. We hanterden 95% als ondergrens.

Tijdens de nestcontroles werd de leeftijd van de nestjongen bij het eerste bezoek na het uitkomen van de eieren zoveel mogelijk tot op de dag nauwkeurig bepaald [5]. Wanneer de jongen tussen de

7 en 15 dagen oud waren, werden ze geringd en gewogen. Omdat de vier ringgroepen dezelfde werkwijze volgden en hun digitale weegschalen ijkten, zijn hun meetresultaten vergelijkbaar. Vooruitlopend op de analyses naar de variatie in jongenconditie tussen regio's gingen we voor dit artikel aan de slag met de gewichten van de geringde nestjongen uit ons eigen onderzoeksgebied. We vergeleken het goede broedseizoen 2020 met het slechte broedseizoen 2023 (voor kengetallen zie [tabel 1](#)). In 2023 lag niet alleen het aantal broedpogingen per vrouw bijna 20% lager, ook het aantal uitgevlogen jongen per gestart legsel kwam zo'n 30% lager uit.

	Gemiddeld aantal uitgevlogen jongen per gestart broedsel \pm sd	Gemiddeld aantal broedpogingen per vrouw
2020	3,2 \pm 0,8 uitgevlogen jongen	2,1 broedpoging (n= 40 ♀ ♀)
2023	2,2 \pm 0,8 uitgevlogen jongen	1,7 broedpoging (n= 34 ♀ ♀)

Tabel 1:

Kengetallen van het goede broedseizoen 2020 en het slechte broedseizoen 2023 voor de West-Betuwe en aangrenzende Vijfheerenlanden. Het gemiddelde aantal uitgevlogen jongen per broedsel is voor elk jaar berekend op basis van alle broedpogingen [6]. De standaarddeviatie (sd) geeft de gemiddelde afwijking van dat gemiddelde weer. Het gemiddelde aantal broedpogingen per vrouw is ontleend aan de gevolgde gekleurde broedvogels.

Op de romp van deze net uitgevlogen jonge boerenzwaluwen zie je luisvliegen zitten, met name bij de cloaca (het poepgaatje). Luisvliegen zuigen bloed van hun gastheer/-vrouw. Dat gaat ten koste van zijn/haar conditie. Vooral jongen van tweede broedsels, die groot zijn gebracht in een nest waarin eerder dat jaar al een broedpoging is gedaan, hebben nogal eens last van luisvliegen. 11-08-2023, erf familie Van Zanten (Everdingen).



Per broedsel berekenden we voor elk nestjong het procentuele gewichtsverschil ten opzichte van de zwaarste nestgenoot. De resultaten ordenden we naar de grootte van de broedsels. De broedsels met 1 nestjong ($n=4$) vielen logischerwijze af voor deze gewichtsverschilanalyse. Datzelfde gold voor de broedsels met 6 nestjongen ($n=2$). Deze werden alleen in 2023 vastgesteld, waardoor een vergelijking met 2020 niet mogelijk was. De gepresenteerde gewichtsverschil-binnen-een-broedsel-analyse is gebaseerd op 99 broedsels met 392 nestjongen voor het jaar 2020 en 70 broedsels met 277 nestjongen voor het jaar 2023. De verdeling van de broedselgroottes in beide jaren was vergelijkbaar [7]. Dat gold ook voor de gemiddelde leeftijd op de dag van ringen: 11,1 dagen \pm 2,1 (2020) en 10,5 dagen \pm 2,0 (2023) [8].

RESULTATEN

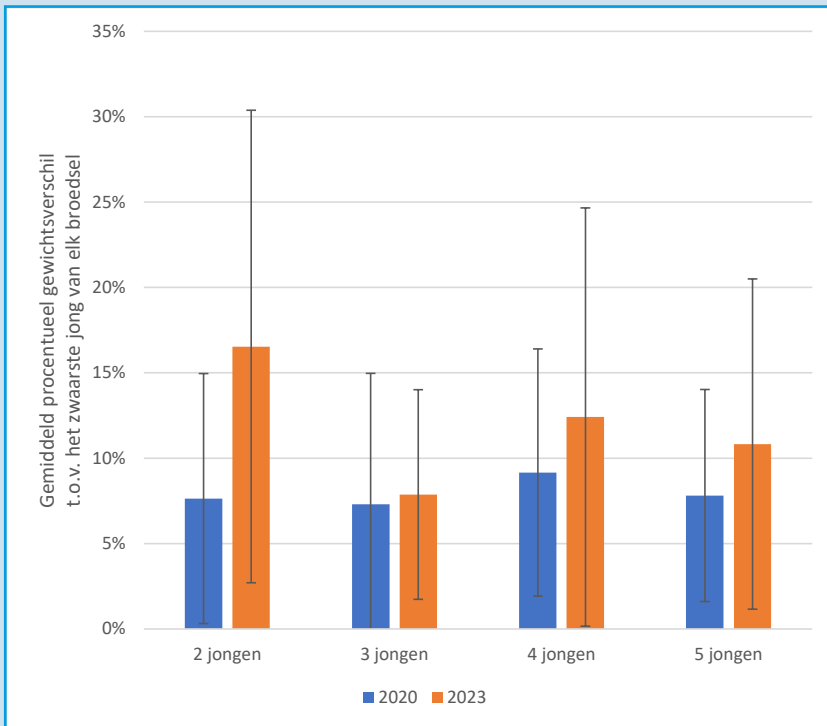
Verwantschap

Uit de analysesresultaten van het NIOO bleek dat in 2021 gemiddeld in iets meer dan de helft van de bemonsterde boerenzwaluwlegsels in de West-Betuwe ten minste één buitenechtelijk jong zat! Die boerenzwaluwvrouwtjes hadden in de meeste gevallen niet alleen

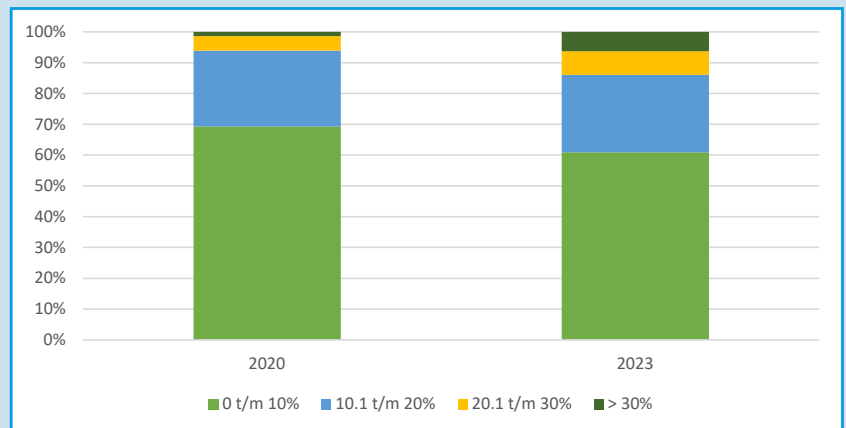
met hun eigen man maar ook met één of soms meerdere andere mannen gepaard. Er werden echter ook enkele jongen aangetroffen, die genetisch niet verwant waren aan de broedzorg-gevende vrouw. Dan had een andere boerenzwaluwvrouw dus een ei toegevoegd aan een legsel: 'koekoek-gedrag' binnen de eigen soort. In totaal was ruim een kwart van de in de West-Betuwe bemonsterde nestjongen van buitenechtelijke oorsprong.

Jongenconditie

Het aantal uitgevlogen jongen per gestart legsel lag in de West-Betuwe en aangrenzende Vijfheerenlanden voor de periode 2019-2023 alleen in het jaar 2020 op hetzelfde (hoge) niveau als in Zuidoost-Friesland [1][9]. Eerste analyses van deze gecombineerde gegevens door Martin Poot leverden aanwijzingen op voor een lagere *jongenconditie* in de West-Betuwe en Vijfheerenlanden ten opzichte van nestjongen in Zuidoost-Friesland. Gecorrigeerd voor leeftijd was het gemiddelde gewicht per broedsel in onze regio lager. Ook waren de onderlinge gewichtsverschillen tussen jongen binnen een broedsel in onze regio groter dan in Zuidoost-Friesland. Deze verschillen kunnen terug te voeren zijn op toeval, maar suggereren dat in de West-Betuwe meer jongen in een slechtere conditie uitvliegen. Dit moet nog nader worden geanalyseerd.



Figuur 1: Gemiddeld verschil in gewicht tussen individuele nestjongen, waarbij het gewicht van elk jong is vergeleken met het zwaarste jong uit het betreffende broedsel voor het jaar 2020 (goed broedseizoen) respectievelijk het jaar 2023 (slecht broedseizoen). Het resultaat is ingedeeld naar het aantal jongen per broedsel op de ringdatum en weergegeven als procentueel verschil in gewicht. De dunne strepen tonen de gemiddelde afwijking van het gemiddelde. Is zo'n streep lang, dan kwamen er meer en/of grotere onderlinge gewichtsverschillen voor dan bij een kortere streep.



Figuur 2: Voor het jaar 2020 (n= 293) respectievelijk 2023 (n= 207) zijn de procentuele gewichtsverschillen van de nestjongen t.o.v. het zwaarste jong uit elk nest verdeeld in vier klassen. In 2023 is het aandeel van de jongen dat minder dan 10% lichter was dan het zwaarste jong in elk broedsel duidelijk kleiner dan in 2020. Dit verschil wordt veroorzaakt door de toenames in de twee categorieën met de grootste gewichtsverschillen.

Conditieverschillen kunnen echter ook tussen verschillende jaren optreden. **Figuur 1** presenteert de gewichtsverschillen op onze onderzoekerven van de broedsels in 2020 (hoog broedsucces) versus 2023 (laag broedsucces). De broedsels zijn daarbij ingedeeld naar het aantal jongen op de dag van ringen. Immers: hoe meer jongen in een nest, des te groter de concurrentie om het aangevoerde voedsel. Het gemiddelde gewicht van het zwaarste jong van elk broedsel verschilde niet significant tussen beide onderzoeksjaren (2020: 20,3 gr. ± 2,8; 2023: 20,6 gr. ± 2,3) [10]. De gemiddelde gewichtsverschillen binnen de broedsels daarentegen waren in 2023 voor alle broedselgroottes hoger dan in 2020. Ook was de spreiding van die gewichtsverschillen (de dunne strepen in figuur 1) in 2023 doorgaans groter dan in 2020. Samenvattend verschilden de resultaten van beide jaren werkelijk van elkaar: de gewichtsverschillen waren niet terug te voeren op toeval [11].

Om te illustreren waar dit verschil tussen jaren vooral in zit hebben we de gewichtsverschillen in vier categorieën verdeeld (**figuur 2**). In 2020 was 30,7% van de nestjongen meer dan 10% lichter dan de zwaarste nestgenoot tegen 39,1% in 2023. De klasse 10,1 - 20% verschilde maar een half procent in omvang tussen beide jaren. In 2020 was 4,8% van de nestjongen 20,1 - 30% lichter dan de zwaarste nestgenoot tegen 7,7% in 2023. In 2020 was 1,4% van de jongen meer dan 30% lichter dan de zwaarste nestgenoot; voor 2023 noteerden we 6,3%. Het verschil in jongenconditie tussen de jaren 2020 en 2023 werd dus vooral veroorzaakt door de toegenomen omvang van de 20,1-30% én de >30% klasse.

DISCUSSIE

Voor- en nadelen van broedstrategieën

Een Deense studie toonde aan dat de buitenste staartveren de man maken [13]: hoe langer deze veren en hoe groter de witte vlek erop, des te aantrekkelijker bleek zo'n man voor boerenzwaluwdames. Alleen had die aantrekkingskracht ook een keerzijde: langstaartige mannen investeerden doorgaans minder tijd en energie in het voeren van hun jongen. Speculerend: ze zijn waarschijnlijk voortdurend alert op andere geïnteresseerde dames. Ook polygame mannen, die gelijktijdig de sociale partner waren van meer dan één vrouw, droegen minder bij aan de voedselvoorziening en verdediging van elk van hun broedsels. Mannen met minder lange staartveren voerden hun jongen vaak beter. Maar mogelijk brengt zo'n man één of meer jongen van een andere man groot.

Consequenties verwantschapsonderzoek

Het onderzoek laat zien dat er de nodige buitenechtelijke jongen worden grootgebracht. Op zich was dat fenomeen ook al eerder waargenomen in o.a. Denemarken [13] en Tsjechië [14]. Maar de mate waarin de alternatieve broedstrategieën voorkomen varieerde nogal tussen de verschillende onderzoeken [12]. Er blijken meerdere mechanismes een rol te kunnen spelen. Een Tsjechische studie constateerde dat het aantal simultaan leggende boerenzwaluwvrouwtjes op een broedlocatie van invloed was op de kans dat een nestjong niet verwant was aan de voerende vrouw. Hoe hoger de mate van synchronie des te groter de kans op een 'gedumpt' ei in een nest (broedparasitisme) [14]. De leeftijd van de broedvogels speelde in een andere studie een belangrijke rol. Oudere vrouwtjes én oudere mannetjes paarden meer buitenechtelijk; jongere mannetjes werden vaker 'bedonderd' [15]. Maar ook de afstand tot de naastgelegen broedlocatie zou mee kunnen spelen. Op broedlocaties waar in de nabije omgeving nog meer boerenzwaluwparen broeden kan immers ook met een man of vrouw van elders worden gepaard. Gezien de actieradius van boerenzwaluwen in het broedseizoen (ca. 500 m) [12] wordt dat onwaarschijnlijk, wanneer de onderlinge afstand tussen broedlocaties meer dan een kilometer bedraagt.

Uit de West-Betuwse gegevens van de pilot-verwantschapsstudie kunnen we de conclusie trekken dat de *lifetime reproduction* voor mannelijke boerenzwaluwen door het grote aandeel buitenechtelijke paringen alleen met een grote bandbreedte kan worden berekend. Omdat het percentage niet-met-de-voerende-vrouw verwante nestjongen veel lager ligt, lijkt een nauwkeurige berekening van de *lifetime reproduction* voor boerenzwaluw dames wel haalbaar. Daarvoor moeten we te weten zien te komen in welke mate quasi-broedparasitisme (een buitenechtelijke vrouw heeft gepaard met een man en een ei aan het legsel van zijn sociale vrouw toegevoegd) en broedparasitisme (aan een legsel toegevoegd ei van een buitenechtelijke vrouw én buitenechtelijke man) in de door ons gevolgde boerenzwaluwpopulaties voorkomen.

Het pilot-verwantschapsonderzoek (2021) riep zoveel vragen op dat de samenwerkende ringgroepen in 2022 en 2023 opnieuw donsveertjes verzameld hebben van vrijwel alle geringde boerenzwaluwjongen en de gevangen volwassen vogels. Analyse van die monsters kan een beter inzicht geven welke keuzes de door ons gevolgde boerenzwaluwvrouwtjes maken bij hun voortplanting. Een boerenzwaluwvrouw bepaalt immers of er al dan niet gepaard wordt. Voor die grootschalige DNA-analyse is echter wel de medewerking van een onderzoeksinstituut noodzakelijk, evenals een aanzienlijk bedrag om de laboratoriumkosten te financieren.

Goed gewicht = van levensbelang

De verkennende analyse van de conditiev verschillen tussen twee broedseizoenen met een hoog respectievelijk laag broedsucces laat significante verschillen zien. Een naar verhouding hoog gewicht en goede vleugelontwikkeling zijn in combinatie met de uitvliegdatum gekende indicatoren voor de kans van een vliegvlug geworden



Boerenzwaluwvrouwtje geel-groen/metaal gaat een van haar jongen een grote prooi voeren. Het is een mannetje van de plakker, een nachtvlinder-soort. 7-8-2019, Kinderboerderij.

nestjong om het jaar erop als broedvogel terug te keren [12]. Hoe eerder in het broedseizoen jongen met een hoog gewicht uitvlogen, des te groter was de kans dat ze zich het volgende jaar als broedvogel wisten te vestigen. Het positieve effect van een relatief vroege uitvliegdatum geldt vooral voor jongen van tweede legsels [12]. In 2024 willen we verder aan de landelijke conditie-analyse van de boerenzwaluwjongen gaan werken. De uitkomst van die analyse zal weliswaar laten zien hoe het er met de conditie van nestjonge boerenzwaluwen in de West-Betuwe voorstaat ten opzichte van die in andere regio's, maar ons niet direct dichterbij de oorzaken van eventuele conditiev verschillen brengen.

Vooruitblik

Om meer zicht te krijgen op mogelijke oorzaken van het lagere aantal uitgevlogen jongen in onze regio zijn we daarom in 2022 en 2023 ook naar het voedsel gaan kijken. Je bent immers wat je eet. Boerenzwaluwjongen worden vaak gevoerd met onherkenbare 'propjes' insecten. Alleen grote jongen krijgen af en toe een herkenbare prooi van formaat aangereikt, zoals een nachtvlinder, juffer of zelfs een libel. Fotograferen of filmen van boerenzwaluwjongen die worden gevoerd kan daarom geen betrouwbare dieetgegevens opleveren. Dankzij een recente wetenschappelijke ontwikkeling kunnen we het vraagstuk letterlijk vanaf de andere kant benaderen: de poepzijde. Veel boerenzwaluwjongen poepen in de hand van de ringer. Wanneer je daar alert op bent kun je zo'n poepje in een gecodeerd buisje verzamelen. Uit deze poepmonsters kan in een laboratorium met *metabarcoding* (DNA) worden gedetermineerd wat voor insecten de nestjongen te eten hebben gekregen. De Rijksuniversiteit Groningen gaat de door ons verzamelde boerenzwaluwpoepmonsters (2022 en 2023) in het najaar van 2024 analyseren. We zijn erg benieuwd naar de uitkomsten. Er zijn poepjes verzameld van nestjongen uit broedlocaties vlak bij de Lek, waarvan de ouders doorgaans in de uiterwaarden foerageren, en van nestjongen waarvan de ouders in de stadsrand of in het buitengebied foerageren. Gaan we verschillen zien in het insectenmenu dat aan de jongen gevoerd werd? Kunnen we per erf misschien een relatie leggen met het aantal uitgevlogen jongen per broedpoging? De tijd zal het leren.



Uit poepjes van nestjonge boerenzwaluwen kunnen onderzoekers met metabarcoding (DNA) bepalen wat voor insecten ze gevoerd hebben gekregen. Boerenzwaluwouders voeren de poepjes van hun nestjongen af, totdat deze zelf over de nestrand kunnen poepen. Voor het dieetonderzoek komt het van pas dat nestjongen vaak in de hand van de ringer poepen. 10-7-2019, Kinderboerderij.

CONCLUSIES

Het verwantschapsonderzoek heeft laten zien dat boerenzwaluwmannen verschillende strategieën kennen om zich voort te planten: van volledig binnenechtelijk tot merendeels buitenechtelijk en polygaam. Er zijn ook boerenzwaluwvrouwtjes, die een ei in het nest van een andere vrouw 'dumpen'. De pilot-verwantschapsstudie liet grote verschillen tussen de erven zien. Daarom is de vraag of de boerenzwaluwen in ons werkgebied voldoende jongen tijdens hun leven produceren om de populatie in stand te houden alleen met een grotere steekproef over meerdere jaren te beantwoorden. Het voortplantingsgedrag roept echter ook vragen op: waarom kiezen vrouwtjes voor één of meer buitenechtelijke paringen? Hoe vaak kozen zij een 'pantoffelheld' als sociale én genetische partner, of combineerden ze die keuze met een 'snelle wip' met een 'hunk'? Kunnen we het aandeel buitenechtelijke jongen relateren aan de leeftijd van de ouders of de lengte van de buitenste staartpennen van de mannen? Kortom, vragen te over.

Niet alleen afgaande op het lage aantal uitgevlogen nestjongen maar ook op de gewichtsverschillen binnen broedsels lijkt de boerenzwaluwpopulatie van de West-Betuwe en de Vijfheerenlanden in elk geval de laatste jaren niet bepaald vitaal. Ervan uitgaande dat onze bevindingen representatief zijn voor de regio moeten zowel het aantal uitgevlogen nestjongen per gestart legsel als hun conditie de komende jaren flink verbeteren om de populatie in de West-Betuwe en aangrenzende Vijfheerenlanden in stand te houden.

Dankwoord

Onze dank gaat allereerst uit naar de erfbewoners, die ons gastvrijheid (koffie?) en medewerking verlenen. Naast de vaste hulp van Wim Stol konden we bij het veldwerk in 2023 rekenen op de assistentie van o.a. Annette van Berkel en Alexander, vrijwillig medewerker van de Kinderboerderij. Wender Bil opperde het idee om conditiever verschillen te analyseren door per nestjong het gewichtsverschil met het zwaarste jong uit elk broedsel te berekenen. Martin Poot deed de eerste inspirerende analyse naar de verschillen in jongenconditie bij de verschillende ringgroepen. Twee anonieme donateurs financierden het DNA-onderzoek 2021. Dankzij de bemiddeling van Henk van der Jeugd (Vogeltrekstation) voerden Martijn van der Sluijs en Christa Mateman van de vakgroep van Marcel Visser (NIOO) dit verwantschapsonderzoek uit. Marco van der Velde (RUG) hielp ons bij de verdere wetenschappelijke analyse daarvan. Het dieetonderzoek wordt uitgevoerd door Gerrit Potkamp en Yvonne Verkuil van de vakgroep van Christiaan Both (RUG). Annelies Visser bedanken we voor haar tekstadvies.

Eindnoten & Bronnen

- [1] Altenburg J. & Boudewijn T. 2024. Hoe vitaal is de boerenzwaluwpopulatie in de West-Betuwe en aangrenzende Vijfheerenlanden? Deel 1. *Hak-al* 2024/1: 8-12.
- [2] Spierenburg P. et al. 2023. Privéleven van de Boerenzwaluw onder het vergrootglas. *Limosa* 96/3: 119-129.
- [3] Gruebler M.U. et al. 2014. Equal nonbreeding period survival in adults and juveniles of a long-distant migrant bird. *Ecol. Evol.* 4: 756-765.
- [4a] Primmer C.R. et al. 1996 New Microsatellites from the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* and the Swallow *Hirundo rustica* *Genomes. Heredita* 124: 281-283.
- [4b] Tsyusko O. et al. 2007. Microsatellite markers isolated from barn swallows (*Hirundo rustica*). *Mol. Ecol. Notes* 7: 833 - 835.
- [5] Van den Brink B. 2011. Leeftijdenkaart Boerenzwaluw.
- [6] Het aantal uitgevlogen jongen per gestart broedsel is berekend met: Nienhuis J. et al. 2017. Digitale Nestkaart. Versie 5.6.3, juli 2017. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen. Optie: Mayfield-methode.
- [7] De verdeling van de grootte van de broedsels was niet verschillend tussen de jaren 2020 en 2023: $X^2 = 1,04$, $df = 7$, $p = 0,65$.
- [8] De gemiddelde leeftijd waarop de nestjongen werden geringd (en waarop het gewicht werd bepaald) verschilde niet tussen de onderzoeksjaren 2020 en 2023: $F(391, 276) = 1,041$ $p = 0,36$.
- [9] Bil W. 2023. Boerenzwaluw jaarverslag 2023. Onderzoek bij broedvogels in een aantal broedstallen in Zuidoost Fryslân. VRS Menork.
- [10] De variantie in het gewicht van het zwaarste jong van elk broedsel was niet verschillend tussen de jaren 2020 en 2023, wanneer de aanbevolen 'kans op toeval grenswaarde' van $p = 0,01$ voor de F-test wordt toegepast (Fowler J. & Cohen L., *BTO Guide* 22 p. 131): $F(98, 69) = 1,559$ $p = 0,03$.
- [11] De variantie in de procentuele gewichtsverschillen van de nestjongen ten opzichte van het zwaarste nestjong van elk broedsel was verschillend tussen beide onderzoeksjaren: $F(206, 292) = 2,247$ $p < 0,001$.
- [12] Turner A. 2006. *The Barn swallow*. T & A.D. Poyser, Londen.
- [13] Møller A.P. & Tegelström H. 1997. Extra-pair paternity and tail ornamentation in the barn swallow *Hirundo rustica*. *Beh. Ecol. Sociobiol.* 41: 353-360.
- [14] Petzelková A. et al. 2015. Brood parasitism and quasi-parasitism in the European barn swallow *Hirundo rustica*. *Beh. Ecol. Sociobiol.*: 69.
- [15] Michálková R. et al. 2019. Extra-pair paternity patterns in European barn swallows *Hirundo rustica* are best explained by male and female age rather than male ornamentation. *Beh. Ecol. Sociobiol.* 73: 119.
- [16] Kalinowski S., Taper M. & Marshall T. 2007. Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment. *Mol. Ecol.* 16: 1099-1106. 