

Kleine mannelijke Kemphanen met vrouwelijk broedkleed: bestaat er een derde voortplantingsstrategie, de faar?

Joop Jukema en
Theunis Piersma

Kemphanen zijn sterk seksueel dimorf, waardoor de mannetjes zelfs in hun onopvallende winterkleed gemakkelijk te onderscheiden zijn van de half zo grote vrouwtjes. Maar in 1981 sloeg de twijfel toe. Toen werd een Kemphaan gevangen die wat betreft vleugellengte het midden hield tussen een man en een vrouw, en het kleed had van een vrouw. We weten nu dat het toen waarschijnlijk om een mannetje ging. De wereld van de Kemphaan blijkt met een mogelijke derde voortplantingsstrategie bij mannen nóg ingewikkelder en spannender dan voorheen. Over hennen, honkmannen, satellieten en de faar...

Onder de steltlopers is de Kemphaan *Philomachus pugnax* in vele opzichten een uitzondering. Alleen bij Kemphanen zijn de mannetjes bijna twee keer zo groot en zwaar als de vrouwtjes. In de broedtijd concentreren deze relatief grote mannetjes zich met enkelen tot enkele tientallen op gezamenlijke baltsplaatsen, de arena's, waar vrouwtjes zich door één of meerdere door hen uitverkoren mannetjes laten bevruchten. De broedzorg komt geheel voor rekening van de vrouwtjes. De mannetjes bezitten in de baltsperiode een opvallend broedkleed, waarbij ze sterk verlengde schouder-, kraag- en kopveren aanleggen, alsmede een voorhoofd dat is bedekt met fel gekleurde wratjes. De vrouwtjes vertonen ook enige lichaamsrui in de aanloop naar de broedtijd, maar hun verenkleed blijft vrij onopvallend en camouflerend (van Rhijn 1991, Beintema *et al.* 1995, Jukema & Piersma 2000).

Er is een enorme individuele variatie aan kleuren en patronen in het uiterlijk van de mannetjes. Deze variatie geeft mannelijke Kemphanen misschien een voor hen noodzakelijke identiteit (Lank & Dale 2001). Tegelijkertijd geeft ze onderzoekers een groot voordeel bij het ontrafelen van het sociale systeem. Al vrij snel nadat gedetailleerde gedragsstudies waren gestart, werden op de arena's twee duidelijke gedragstypen vastgesteld: de *onafhankelijke mannetjes* en de *satellietmannetjes* (Hogan-Warburg 1966, van Rhijn 1991). De onafhankelijke mannetjes dragen veren met een veelheid aan kleuren en patronen. Veel van hen verdedigen binnen de arena een plekje van minder dan een vierkante

meter tegenover andere mannetjes. Zij worden wel honkmannetjes genoemd (voor terminologie, zie Brinkkemper 1979). Er zijn ook onafhankelijke mannetjes die geen eigen honk verdedigen en zich aan de rand van de arena ophouden. Dit zijn de zogenaamde randmannetjes.

Daarnaast bestaat er een duidelijke tweede categorie van mannetjes die witte kraag- en kopveren hebben en geen honk bezetten. Dit zijn de satellietmannetjes die wel op de arena worden getolereerd door, maar ondergeschikt zijn aan, de honkmannetjes. De satellietmannetjes 'stelen' copulaties van de onafhankelijke mannetjes door op de arena te paren met vrouwtjes die zich beschikbaar stellen. Mogelijk tolereren de honkmannetjes de satellietmannetjes op de arena omdat ze door hun opvallendheid voor een grotere toestroom aan vrouwtjes naar de baltsplaats zorgen. In ieder geval worden grotere baltsplaatsen door meer vrouwtjes bezocht, en vinden er per man per uur ook meer paringen plaats (Lank & Smith 1992, Höglund *et al.* 1993). Hoewel de rollen van honk- en randmannetjes binnen een individu uitwisselbaar zijn, vormen de onafhankelijke en de satellietmannetjes twee gescheiden, genetisch bepaalde, gedrags- en kleurtypen (Lank *et al.* 1995).

Verschillen in grootte en gewicht tussen de seksen zijn bij Kemphanen zo groot dat de geslachten gemakkelijk te onderscheiden zijn op grond van bijvoorbeeld vleugellengte (Schmitt & Whitehouse 1976, Prater *et al.* 1977, Pearson 1981, Cramp & Simmons 1983, Koopman 1986, OAG Münster 1990, Gill *et al.* 1995, Jukema *et*



Figuur 1. Voorbeelden van een opgezet volwassen vrouwtje in zomerkleed (links), een intermediair volwassen mannetje (midden) en een normaal volwassen mannetje in zomerkleed (rechts) om verschillen en overeenkomsten tussen mannelijke en vrouwelijke en intermediaire Kemphanen te laten zien. De intermediaire Kemphaan op deze foto is opgenomen in de collectie van het Fries Natuurmuseum in Leeuwarden (Joop Jukema). *Examples of a stuffed adult female Ruff in breeding plumage (left), an intermediate adult bird (centre) and a normal adult male in breeding plumage (right). The intermediate bird on this photograph has been deposited in the collection of the Fries Natuurmuseum in Leeuwarden under number FNM-2003-00003.*

al. 1995). Op een paar uitzonderingen na (zie Discussie), bestaat er volgens de bestaande literatuur zelfs geheel geen overlap in de vleugellengten. Na de broedtijd, in het seksueel uniforme winterkleed, geeft de vleugellengte een uitermate goede indicatie van het geslacht. Tussen publicaties bestaan weliswaar kleine verschillen in de opgegeven maximale vleugellengte van vrouwtjes en de minimale lengte van mannetjes, maar deze zijn waarschijnlijk een gevolg van verschillen in meettechniek. Ook kunnen door krimp verschillen ontstaan tussen metingen in het veld en aan balgen in musea (Engelmoer *et al.* 1983). In ons geval leek een maximale lengte van 170 mm voor vrouwtjes en een minimumlengte van 180 mm voor mannetjes een bruikbaar criterium.

Twijfel ontstond voor het eerst op 29 april 1981 toen met een wilsternet een Kemphaan met een vleugellengte van 177 mm werd gevangen. Dat grensde dicht aan de minimumlengte voor mannetjes, maar het verenkleed van deze vogel was als dat van een vrouwtje. Het niet

kunnen vaststellen van het geslacht van genoemde Kemphaan was voor de eerste auteur aanleiding voor het schrijven van een korte publicatie om andere onderzoekers erop te attenderen dat het strikt hanteren van vleugellengte zou kunnen leiden tot onjuiste geslachtsdeterminatie (Jukema 1984). Het verenkleed toonde immers aan dat het bij deze relatief grote Kemphaan om een vrouwtje zou kunnen gaan.

Indertijd werd niet met zekerheid vastgesteld om welke sexe het ging. Technieken om aan de hand van DNA het geslacht van vogels vast te stellen (zie Wenink *et al.* 1992, Baker *et al.* 1999) waren nog niet voorhanden. Alleen inspectie van de inwendige geslachtsorganen had een definitieve bevestiging kunnen geven. In dit artikel rapporteren we op grond van dissecties en moleculaire geslachtsbepalingen over het werkelijke geslacht van sindsdien verzamelde Kemphanen van intermediaire grootte. Deze gegevens geven een opmerkelijke draai aan het verhaal van de Kemphanen.

Studiegebied en methode

In het voorjaar trekken grote aantallen Kemp-
phanen vanuit de overwinteringgebieden in West-
Afrika, vooral uit Senegal en Mali, naar
Nederland (van Rhijn 1991). Met name de
Zuidwesthoek van Friesland is in maart en april
van grote betekenis als doortrekgebied; er kun-
nen dan wel 50 000 exemplaren aanwezig zijn
(Jukema *et al.* 2001b). In april verdubbelen met
name de mannetjes in gewicht, waarbij ze tegelij-
kertijd de intensieve lichaamsrui van winterkleed
naar het opvallende broedkleed ondergaan
(Jukema *et al.* 1995, Jukema & Piersma 2000).

De Kemphanen werden gevangen met een
wilsternet. Dit is een groot slagnet waarmee al
eeuwen lang Goudplevieren *Pluvialis apricaria*
worden gevangen in graslandpolders (Eens-
huistra 1973, Jukema *et al.* 2001a). Voorbij-
vliegende Kemphanen worden gelokt met
kunstmatige lokvogels die voor en achter het
slagnet staan opgesteld. Als de vogels binnen
bereik van het net zijn wordt dit snel overgetrok-
ken. De voorjaarsvangst vindt plaats van half
maart tot half mei. Door het toegenomen aantal
vangers van Kemphanen zijn de gevangen aan-
tallen sterk gegroeid van in totaal enkele hon-
derden tot en met 1990, tot soms meer dan 2000
per jaar daarna. Van elke gevangen Kemphaan
werden de ruiscore en rui-intensiteit vastge-
steld, werd het gewicht bepaald en werden kop-
en snavellengte gemeten met schuifmaat en
poot- en vleugellengte met een meetlat met op-
staande rand (Jukema *et al.* 1995, 2001b).

Vogels met vleugellengtes tussen de 170 en
180 mm werden gerapporteerd aan de eerste

auteur en opnieuw door hem gecontroleerd om
meetfouten uit te sluiten. Daarnaast werden de
verenkleedkenmerken uitvoerig bekeken. Als
het duidelijk ging om een langvleugelige vogel
met vrouwelijke verenkleedkenmerken werd de
vogel onder vergunning verzameld en bij -20°C
ingevroren. Vervolgens verrichtten we sectie op
de 12 in de loop van 20 jaar verzamelde vogels.
Vrouwtjes konden eenvoudig van mannetjes
worden onderscheiden door het bezit van een
eileider en een ovarium aan de linkerzijde, in
plaats van testikels aan beide zijden van het li-
chaam. Ter vergelijking met een grote serie
veermonsters van mannetjes en vrouwtjes met
normale lichaamsafmetingen in broedkleed,
verzamelde we van elk van de vogels ook c.
20 borstveren (zie Jukema & Piersma 2000).

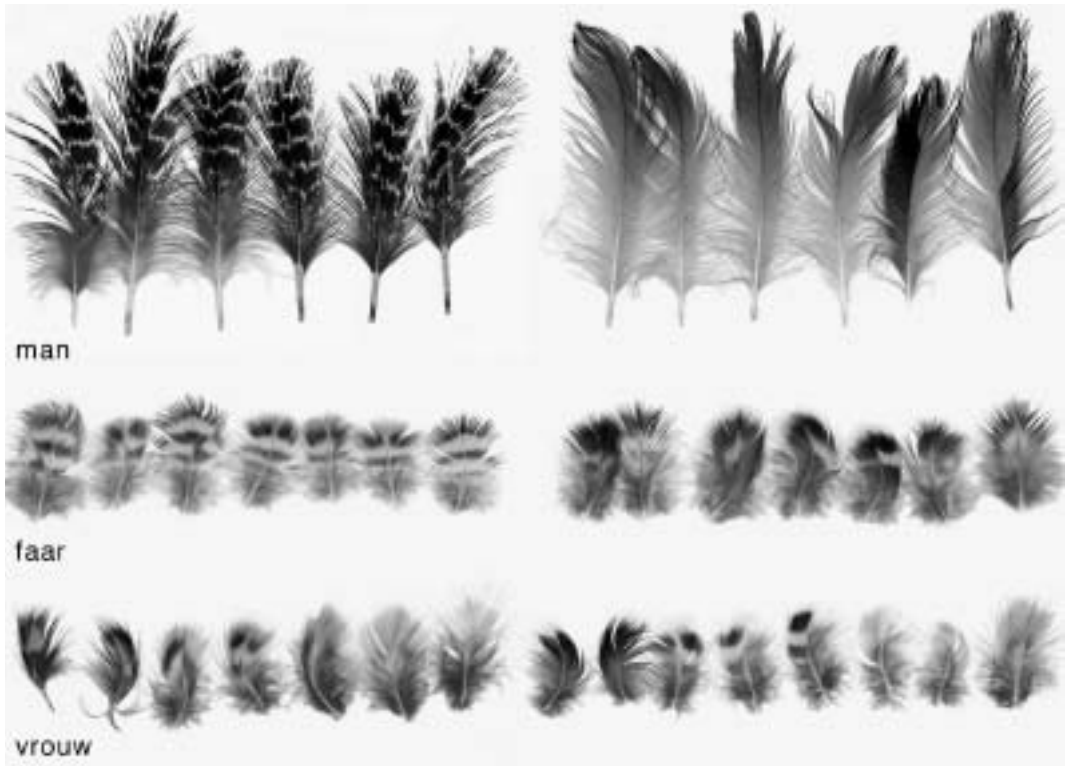
Om hun gedrag en rui te kunnen vergelijken
met Kemphanen met normale vrouwelijke afme-
tingen die ook in gevangenschap waren ge-
bracht, werden in april 2002 twee intermediaire
Kemphanen op het NIOZ op Texel in speciaal
daarvoor gebouwde steltloperkooien opgevan-
gen. Van de twee kooivogels werden bloed-
monsters verzameld om met behulp van een
standaard DNA-techniek (Baker *et al.* 1999) het
geslacht te bepalen. Ook van elk van de verza-
melde Kemphanen werd wat lichaamsweefsel
in 95% ethanol opgeslagen voor geslachtsbe-
paling met dezelfde techniek.

Resultaten

In vergelijking met biometrisch uitgesproken
mannetjes (vleugellengte van 180 mm of meer)
en vrouwtjes (vleugellengte kleiner dan 170

Tabel 1. Afmetingen (mm) van vrouwelijke, intermediaire (faar) en mannelijke Kemphanen, die alle werden gemeten door Joop Jukema. Het vergelijkingsmateriaal met de intermediaire Kemphanen, de gewone vrouwtjes en mannetjes, is gebaseerd op vangsten in de voorjaren van 2002 en 2003. Alle vogels, behalve een faar van een jaar oud, waren twee jaar of ouder. *Linear dimensions (mm) of female, intermediate (fæder) and male Ruffs, respectively, all measured by Joop Jukema. The material on females and males was all collected during the spring migrations of 2002 and 2003. All birds, except one fæder of 1 year old, were adult.*

Lichaamsmaat		Vrouw Female (n = 47)	Faar Fæder (n = 14)	Man Male (n = 517)
Vleugellengte Wing length	Gemiddelde mean	160.5	175.1	193.5
	SD	2.2	3.2	3.5
	Min.-max.	156-165	171-181	184-202
Kop+snavellengte Total head length	Gemiddelde mean	61.50	65.34	70.91
	SD	1.12	1.44	1.59
	Min.-max.	58.2-63.7	62.7-68.3	61.7-76.9
Pootlengte Tarsus+toe length	Gemiddelde mean	76.6	79.9	88.8
	SD	1.9	2.6	2.7
	Min.-max.	71-80	74-84	72-98



Figuur 2. Voorbeelden van de borstveren van twee mannetjes (bovenste rij) en twee vrouwtjes (onderste rij) met in het midden de zomerkleedveertjes van twee intermediaire mannetjes (Dick Visser). *Examples of the breast feathers of two males (top row) and two females (bottom row) in full breeding plumage in comparison with the breast feathers of two breeding plumage intermediate Ruffs (middle row).*

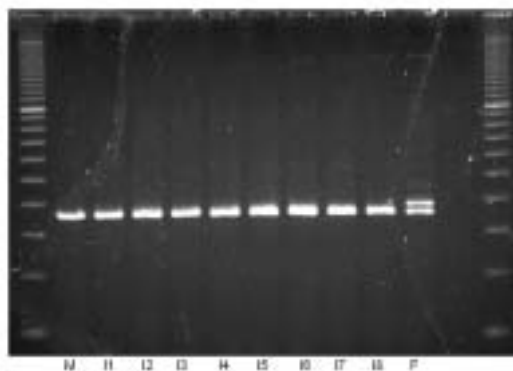
mm) waren niet alleen de vleugels van de 14 'intermediaire' Kemphanen intermediair van lengte, maar dit gold tot op zekere hoogte ook voor de totale kop- en pootlengte (tabel 1). Bij totale koplengte was er wat overlap met beide geslachten, en bij de pootlengte was er meer overlap met de vrouwtjes. Verschillen en overeenkomsten in grootte en kleed met respectievelijk de gewone mannetjes en de gewone vrouwtjes blijken ook duidelijk uit de foto van de opgezette exemplaren (figuur 1). De verzamelde borstveertjes (figuur 2) laten de grote overeenkomst zien tussen de broedkleedveertjes van de intermediaire vogels en de broedkleedveertjes van de vrouwtjes. Ook lijken de borstveertjes van de intermediaire vogels veel op de 'gestreepte veertjes' van mannetjes. Deze 'gestreepte veren' zijn het resultaat van een gedeeltelijke rui in de Afrikaanse overwinteringsgebieden (Pearson 1981, Jukema & Piersma 2000).

De sectie op de 12 verzamelde Kemphanen toonde onomstotelijk aan dat deze intermediaire vogels geen vrouwtjes, maar mannetjes waren.

De moleculaire geslachtsbepaling bevestigde dat het in alle gevallen om mannetjes ging, ook bij de twee levende vogels in gevangenschap (figuur 3). Bij twee verzamelde Kemphanen waren de testikels zeer sterk ontwikkeld (figuur 4) en er is geen reden om er aan te twifelen dat deze vogels in staat waren om vrouwtjes te bevruchten.

De twee intermediaire Kemphanen in gevangenschap hadden ten opzichte van gewone vrouwtjes een meer opgerichte houding. In de loop van mei en juni 2002 leek de kleurintensiteit van het broedkleed wat te zijn toegenomen. Ook het kopprofiel en de gezichtsuitdrukking, met onder andere een smal wit verenrandje rond de snavelbasis, benaderden meer die van mannetjes dan van vrouwtjes. Hoewel de dieren zich in eerste instantie gedroegen als vrouwtjes (geen gevechten, samen optrekken), veranderde dit in juli 2003. Net als andere mannelijke Kemphanen werden ze agressief tegenover elkaar. Sindsdien zijn ze, van elkaar gescheiden, in verschillende kooien ondergebracht en in-

Figuur 3. Foto van een 'gel' waarop in de tweede baan van links (M) het enkele stukje DNA oplicht die aangeeft dat het om een Kemphaan-mannetje gaat en in de tweede baan van rechts (F) twee oplichtende streepjes die aangeven dat het om een vrouwtje gaat. Daar tussen in liggen de stukjes DNA van het sex-chromosoom van acht intermediaire Kemphanen (I1 t/m I8) en steeds gaat het om enkele oplichtende banden: acht mannetjes, dus. De dunne streepjes van de twee buitenbanen zijn moleculaire merkers van verschillende grootte waaruit je kunt aflezen hoe groot de stukjes opgelicht DNA ongeveer zijn. *A photograph of a gel separation of PCR products amplified from the CHD genes to show that the eight intermediate Ruffs have the single lower band typical of males (see second column from left indicated with M) rather than the double band of females (see second column from right indicated with F). The outermost bands with thin lighted dashes indicate the approximate molecular weights of the various pieces of DNA on the gel.*



middels hebben ze twee volledige jaarcycli in verenkleed en gewicht achter de rug.

Discussie

Bij de Kemphanen van intermediaire grootte met een vrouwelijk broedkleed lijkt het dus om echte mannetjes te gaan: hun geslachtorganen waren volkomen normaal en de testikels goed van vorm en soms zelfs heel groot van afmetingen. De afwezigheid van een broedkleed zou nog kunnen wijzen op een abnormale hormoonhuishouding, aangezien de aanleg van dit supplementaire broedkleed testosteron-afhankelijk is (van Oordt & Junge 1936, Lank *et al.* 1999). Hoewel we dit nog moeten verifiëren met de dieren in gevangenschap, gaan we er gezien de normale ontwikkeling van de testikels voorlopig van uit dat de hormooncyclus van de intermediaire Kemphanen hetzelfde verloopt als die van gewone mannetjes.

Het baltsgedrag van Kemphanen is volstrekt uniek in de vogelwereld. Het zijn vooral de twee contrasterende gedragstypen van de mannetjes geweest (onafhankelijke tegenover satellietmannetjes) die grote aandacht hebben getrokken (Hogan-Warburg 1966, van Rhijn 1991, Brinkkemper 1979, Hugie & Lank 1997). Naar aanleiding van nu al weer vrij oude, en in eerste

instantie nogal verwarrende, waarnemingen van de eerste auteur (Jukema 1984), presenteren we hier het bestaan van een vrij zeldzame derde vorm, een type mannetje dat klein van stuk is en de verenkleedkenmerken heeft van vrouwtjes. Welke functie vervullen deze mannetjes in het toch al complexe systeem van de voortplanting van Kemphanen? Belichamen ze een aparte voortplantingsstrategie? En hoe zullen we deze intermediairen noemen?

Met een broedkleed dat sprekend lijkt op dat van vrouwtjes is het waarschijnlijk dat intermediaire mannetjes door de honkmannetjes worden geaccepteerd in de arena. Ze zouden net als satellieten de vrouwtjes buiten de baltsplaatsen kunnen volgen (Lank & Smith 1987), of ze zouden, opnieuw net als satellietmannetjes, op baltsplaatsen copulaties kunnen 'stelen' van honkmannetjes die met hun imponeergedrag

Figuur 4. Voorbeeld van een opengelegde intermediaire Kemphaan (verzameld op 6 mei 1999), waarbij zijn grote testikels achter in de buikholte (de twee lichte bollen) goed zijn te zien. Vergelijk hun grootte met die van het hart dat zich net boven de twee testikels bevindt (net onder duim en wijsvinger) (Joop Jukema). *Photograph of the abdominal cavity of an intermediate Ruff from 6 May 1999 to show the mighty testicles in the back of the belly cavity (the large grey bulbs) of this bird. Compare their size with the heart found above the two testicles.*





Op arena's van Kemphanen zijn normaliter twee opvallende typen mannetjes te zien die van gedrag verschillen en er ieder een aparte voortplantingsstrategie op na houden: de satellietmannen (de beide vogels met witte kraag) en de honkmannen (de donkere vogel). Dit artikel beschrijft een derde type, de faar, die qua kleed meer op een vrouwtje lijkt (J. Brinkkemper). *One 'resident' and two 'satellite' Ruffs, showing different kinds of display. This paper describes a third type (so-called fæder) which resembles females in size and plumage.*

(echte) vrouwtjes zover hebben gekregen dat ze een paring willen aangaan. Mocht het laatste het geval zijn, dan lijkt het gedrag van de intermediaire mannetjes op dat van sommige Zeeleguanen *Amblyrhynchus cristatus* op de Galapagos eilanden (Wikelski *et al.* 1996). In de paringstijd bezetten ook de leguanenmannetjes gezamenlijke arena's op kale vlakke rotspartijen. Binnen de arena zijn het de grootste en zwaarste mannetjes die een vaste honk bezetten, met onderlinge afstanden van c. 8 m. Minder goed ontwikkelde of jonge mannetjes verblijven aan de rand van de arena en hebben niet veel kans op een paring. Daarnaast zijn er mannetjes die qua grootte een gelijkenis vertonen met de veel kleinere vrouwtjes. Deze worden waarschijnlijk gezien als vrouwtjes en worden daardoor geaccepteerd binnen de arena, waardoor ze nu en dan de kans krijgen om met echte vrouwtjes te paren. Zo zijn deze kleine zeeleguanen toch in staat om nakomelingen te verwekken. Dergelijke *sneakers* zijn ook bekend van verschillende vissoorten.

Op de baltsplaatsen van Kemphanen zouden soortgelijke dingen gaande kunnen zijn. Zo vermeldt Hogan-Warburg (1966) dat vrouwtjes zo nu en dan andere bereidwillige vrouwtjes bestij-

gen voor een copulatie. Brinkkemper (1979) beschrijft in detail het gedrag van Kemphanen op de baltsplaats en vertelt dat copulatiegedrag ook bij vrouwtjes voorkomt. In Brinkkemper 1979 (p. 33) staat een foto van een vrouwtje dat voor een ander vrouwtje hurkt en haar vleugels spreidt. Johan van Rhijn (mond. med.) heeft op de arena verschillende keren vrouwtjes waargenomen die opvielen door een iets forsere lichaamsbouw en wat meer kleur dan normaal in het broedkleed. Het is mogelijk dat deze geofende waarnemers intermediaire mannetjes hebben gezien!

In eerste instantie noemden we de door ons gevonden intermediaire mannetjes gekschend 'travestieten': mannetjes in vrouwtjeskleed. Maar dit is misplaatst omdat intermediaire mannetjes lichaamsveren aanleggen die wel degelijk kenmerkend zijn voor mannetjes. Kemphanen leggen binnen een jaarcyclus namelijk drie generaties lichaamsveren aan (Jukema & Piersma 2000). In januari en februari wordt in de overwinteringgebieden een deel van de winterveren vervangen door zogenaamde 'gestreepte veertjes'. In de Nederlandse doortrekgebieden vindt vervolgens de rui van een derde generatie lichaamsveren, de broed-

kleevederen, plaats. Bij de onafhankelijke en satellietmannetjes zijn dat de lange en opvallend gekleurde schouder-, kraag- en kopveren. Wij hebben eerder voorgesteld dat de gestreepte veertjes het oorspronkelijke broedkleed vertegenwoordigen (Jukema & Piersma 2000). Zoals blijkt uit figuur 2 bestaat er grote gelijkenis tussen de gestreepte veertjes en de 'broedkleed'-veren van de intermediaire mannetjes. Dit leidt tot de gedachte dat de intermediaire mannetjes zowel qua grootte als qua broedkleed een meer oorspronkelijke vorm van mannelijke Kempfanen vertegenwoordigen.

Een sterke seksuele selectiedruk heeft bij Kempfanen (maar ook bij andere steltloper-soorten; Jukema & Piersma 2000) de derde veergeneratie doen ontstaan. Bij Kempfanen heeft deze derde veergeneratie een enorme diversiteit aan kleuren en patronen ("de stille zang van de Kempphaan", Lank & Dale 2001) en heeft de selectiedruk tevens geleid tot een grote seksuele dimorfie in lichaamsgrootte, het ontstaan van een arenasysteem (Höglund & Alatalo 1995) en het opgeven van ouderlijke zorg door de mannetjes (van Rhijn 1991). Mogelijk belichamen de intermediaire mannetjes ook vandaag de dag de door van Rhijn (1991) gesuggereerde oorspronkelijke vorm van kempphaanmannetjes of een overgangsvorm die nauwelijks groter is dan het vrouwtje, geen honk verdedigt op een baltsplaats, en wellicht zelfs in staat is tot broed- en ander ouderlijk gedrag. Op theoretische gronden voorspelde Sinervo (2000) overigens het bestaan van een derde type man bij Kempfanen. De satellietmannetjes vormen mogelijk geen afgeleide van de onafhankelijke mannetjes, maar een tweede evolutionaire ontwikkeling in lichaamsgrootte en kleur uit de, meer oorspronkelijke, intermediaire mannetjes. Dat zou dan meteen verklaren waarom satellietmannetjes in het algemeen wat kleiner van stuk zijn dan onafhankelijke mannetjes (Höglund & Lundberg 1989, Lank *et al.* 1995, Bachman & Widemo 1999).

Bij de intermediaire mannetjes zou het dus kunnen gaan om een zeldzame derde voortplantingsstrategie, een strategie die zou lijken op een van de overgangsvormen binnen de evolutionaire ontwikkeling naar het bestaan van onafhankelijke en satellietmannetjes. We stellen voor om deze derde categorie van mannelijke Kempfanen de *faren* te noemen. Dit is geïnspireerd op het oude en weinig meer gebruikte Friese woord *faar* voor stamvader (R. de Haan,

Fryske akademy). In het Engels kunnen we dan het aan het Fries verwante oud-Engelse woord *fæder* gebruiken (Pollington 1997).

Tenslotte de vraag hoeveel van deze faren er zijn? Afhankelijk van de manier waarop en waar dit wordt gemeten, beslaat het percentage satellieten 16% (voornamelijk Nederlandse baltsplaatsen, van Rhijn 1991), 4% (arctische baltsplaatsen, Piersma 1995) of 3-15% (gemiddeld 8% tijdens doortrek in Friesland, Jukema *et al.* 1998, 2001a) van de aanwezige mannetjes. Evolutionair geïnspireerde computermodellen voorspellen percentages van 17-18% (Hugie & Lank 1997). Het percentage faren is in elk geval veel kleiner. We houden het voorlopig op minder dan één procent van de in Friesland doortrekkende mannetjes. We moeten ons echter wel bedenken dat er een groot verschil is in de trekstrategie van de geslachten, waarbij de vrouwtjes pas laat aankomen en eind april het hoogste aandeel van 20-30% van de dan gevangen vogels bereiken (Jukema *et al.* 2001b). Ringgegevens suggereren dat vrouwtjes een oostelijker trekroute kiezen (Wymenga 1999). Mocht dit sekseverschil in timing en trekroute een gevolg zijn van verschillen in biotoopkeuze door verschillen in morfologie (waarbij de kleinere vrouwtjes voor nattere biotopen kiezen waar ze kleinere prooien eten dan mannetjes; Jukema *et al.* 2001b, Verkuil & de Goeij 2004), dan verwachten we een groter percentage faren in meer oostelijk gelegen doortrekgebieden. Het is ook denkbaar dat sommige faren even groot zijn als vrouwtjes. Zulke faren hebben we dus niet kunnen ontdekken met de gebruikte methoden en dan is er natuurlijk sprake van een onderschatting van hun voorkomen. We zijn bezig om een verzameling bloedmonsters van 'vrouwtjes' aan te leggen om te controleren of er zich binnen die categorie nog meer cryptische mannetjes bevinden.

Epiloog en vooruitblik

Het is opvallend dat bij een vogelsoort waaraan al zo veel en zulk goed fundamenteel onderzoek is verricht zo'n opzienbarende ontdekking kon worden gedaan. Waarom is er in de literatuur zo weinig discussie over de overlap tussen de afmetingen van mannetjes en vrouwtjes? Waren de museumcollecties te klein om de vrij zeldzame cryptische mannetjes aan het licht te brengen of heeft men bij de weinige, maar verwarrende, intermediaire datapunten gedacht



Terwijl een honkman copuleert vertoont een andere hen ook bereidheid tot copulatie. Een faar (bijvoorbeeld het van links naderende individu) zou van die situatie gebruik kunnen maken en zich op die wijze kunnen voortplanten (J. Brinkkemper). *Whilst a 'resident' male copulates, it also attracts a second female. Faæders sneaking around (e.g. the individual approaching from the left) could use this opportunity to copulate with the second female.*

dat het om meetfouten ging? Hebben museum-preparateurs bij de vaststelling van het geslacht van zulke intermediaire Kemphanen wellicht gedacht dat ze een fout hadden gemaakt? Zo vermeldt C.S. Roselaar in Cramp & Simmons (1983) het bestaan in de museumcollecties in Leiden en Amsterdam van twee uitzonderlijk grote vrouwtjes met vleugellengten van respectievelijk 170 en 172 mm. Hoewel in de vloeivelden van het Duitse Münster van slechts vier van de 2476 gevangen Kemphanen op grond van vleugellengte de sexe niet kon worden bepaald, had c. 2% van wat zij mannetjes noemden een vleugellengte kleiner dan 180 mm (OAG Münster 1990).

Het is voor ons een hele belevenis om met nieuwe ogen naar de 'oude' hypothesen van Johan van Rhijn over de evolutie van het baltsgedrag van Kemphanen te kijken, gedachtenlijnen die in zijn boek uit 1991 zijn samengevat. Van Rhijn suggereerde dat vanuit het bij steltlopers meest algemeen voorkomende sociale systeem van twee-ouderlijke zorg, een systeem van double clutching ontstaan kan zijn, waarbij de vrouwtjes eerst een broedsel produceren dat verder door het mannetje wordt verzorgd, en dan een broedsel waarvan ze zelf de verzorging op zich nemen. Slimme vrouwtjes zouden het voor het eerste broedsel moeten aanleggen met een zorgzame vader, maar voor de bevruchting van het tweede legsel zouden ze beter sperma kunnen gebruiken van een competitief blits type dat bij de vrouwen in de smaak valt ongeacht of hij in staat is tot ouderlijke zorg. De eerste keuze zorgt er voor dat de eerste vier eieren de beste

kansen hebben om zich te ontwikkelen tot vliegvlugge jongen, de tweede vervolgens dat er ook sexy zonen worden geboren die relatief succesvol aan het paringsspel van de volgende generaties kunnen deelnemen.

Het is dus misschien zelfs denkbaar dat Kemphennen eerst paren met een zorgzaam type dat mogelijk door de faar wordt belichaamd, en vervolgens met een door grootte en een prachtig verenkleed uitblinkende (maar weinig 'geëmancipeerde') man, types die nu bij ons bekend staan onder de namen honk- en satellietmannetjes. Het is duidelijk dat door de ontdekking van de faar nieuwe studies naar de sociale organisatie en het voorplantingsgedrag van Kemphanen noodzakelijk zijn. In de eerste plaats zullen we nog het bewijs moeten leveren dat faren werkelijk in staat zijn tot bevruchtingen, hetzij door het aantonen van spermacellen, of door het verzamelen van moleculaire bewijzen voor nageslacht (met behulp van DNA-fingerprinting). Naast het op grote schaal uitvoeren van DNA-seksedeterminaties van 'vrouwtjes' tijdens de doortrek, ligt het in de rede om opnieuw de sekse van 'kemphennen' op arena's en met nesten of kuikens te onderzoeken. Om de voortplantingsstrategie van eventuele in de broedgebieden ontdekte faren te achterhalen zouden ze met behulp van radiozenders kunnen worden gevolgd.

Dankwoord

Dank aan de leden van de Wilsterwerkgroep (coördinatie door Ulbe Rijjma) en Friese

Steltloper Flappers (coördinatie door Fokke Tuinstra) voor de gegevens van de door hen gevangen Kemphanen en het melden van verdachte gevallen, en aan Phil Battley en Anne Dekinga voor hun hulp bij de dissecties. De faren werden verzameld onder dekking van een Vogelvergunning F op naam van de tweede auteur. Johannes Fokkema arrangeerde het opzetten van de verschillende typen Kemphanen, Dick Visser verzorgde de foto van de veertjes en de vogels, Anneke Bol van het NIOZ verrichtte de moleculaire geslachtsbepalingen, Sue Moore verzorgde de twee faren in de zomer van 2002 en ontdekte dat ze aggressief werden, Jan Drent suggereerde de parallel met zeeleguanen, Rienk de Haan (Fryske Akademy) hielp ons bij het zoeken naar een naam, Rodney West kwam met een boek over Old-English op de proppen en Johan van Rhijn, Christiaan Both, Joop Brinkkemper, Hans Schekkerman en Jeroen Reneerkens leverden andere waardevolle suggesties. De 12 verzamelde faren zijn als balgen ondergebracht in de collecties van respectievelijk het Fries Natuurmuseum in Leeuwarden (collectienummer FNM 2003-00003) en het Nationaal Natuurhistorisch Museum in Leiden (collectie nummers RMNH 92632 tot RMNH 92642).

Literatuur

- Bachman G. & F. Widemo 1999. Relationships between body composition, body size and alternative reproductive tactics in a lekking sandpiper, the Ruff (*Philomachus pugnax*). *Functional Ecology* 13: 411-416.
- Baker A.J., T. Piersma & A.D. Greenslade 1999. Molecular versus phenotypic sexing in Red Knots. *Condor* 101: 887-893.
- Beintema A.J., O. Moedt & D. Ellinger 1995. Ecologische atlas van de Nederlandse weidevogels. Schuyt & Co, Haarlem.
- Brinkkemper J. 1979. De Kemphaan in Nederland. Wetenschappelijke Medeling KNNV 137, Hoogwoud.
- Cramp S. & K.E.L. Simmons (red.) 1983. Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. Vol. III. Oxford University Press, Oxford.
- Eenhuisstra O. 1973. Goudplevier en wilstervangst. Fryske Akademy, Leeuwarden.
- Engelmoer M., C.S. Roselaar, G.C. Boere & E. Nieboer 1983. Post-mortem changes in measurements of some waders. *Ringings & Migration* 4: 245-249.
- Gill J.A., J. Clark, N. Clark & W.J. Sutherland 1995. Sex differences in the migration, moult and wintering areas of British-ringed Ruff. *Ringings & Migration* 16: 159-167.
- Höglund J. & R.V. Alatalo 1995. Leks. Princeton University Press, Princeton.
- Höglund J. & A. Lundberg 1989. Plumage color correlates with body size in the Ruff (*Philomachus pugnax*). *Auk* 106: 336-338.
- Höglund J., R. Montgomerie & F. Widemo 1993. Costs and consequences of variation in the size of Ruff leks. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 32: 31-39.
- Hogan-Warburg A.J. 1966. Social behavior of the Ruff, *Philomachus pugnax* (L.). *Ardea* 54: 109-229.
- Hugie D.M. & D.B. Lank 1997. The resident's dilemma: a female choice model for the evolution of alternative mating strategies in lekking male Ruffs (*Philomachus pugnax*). *Behavioral Ecology* 8: 218-225.
- Jukema J. 1984. Vrouwtje Kemphaan *Philomachus pugnax* met lange vleugels. *Limosa* 57: 153-154.
- Jukema J. & T. Piersma 2000. Contour feather moult of Ruffs *Philomachus pugnax* during northward migration, with notes on homology of nuptial plumages in scolopacid waders. *Ibis* 142: 289-296.
- Jukema J., T. Piersma, L. Louwsma, C. Monkel, U. Rijpmma, K. Visser & D. van der Zee 1995. Rui en gewichtsveranderingen van doortrekkende Kemphanen in Friesland in 1993 en 1994. *Vanellus* 48: 55-61.
- Jukema J., T. Piersma, D. van der Zee, C. Monkel, K. Visser, P. Vlas & U. Rijpmma 1998. Sterk wisselende percentages 'satellieten' bij in Friesland doortrekkende Kemphanen (1994-1998). *Vanellus* 51: 139-143.
- Jukema J., T. Piersma, J.B. Hulscher, E.J. Bunschoke, A. Koolhaas & A. Veenstra 2001a. Goudplevieren en wilsterflappers: eeuwenoude fascinatie voor trekvogels. Fryske Akademy & KNNV Uitgeverij, Leeuwarden / Utrecht.
- Jukema J., E. Wymenga & T. Piersma 2001b. Opvetten en rui in de Zuidwesthoek: Kemphanen *Philomachus pugnax* op voorjaarsstrek in Friesland. *Limosa* 74: 17-26.
- Koopman K. 1986. Primary moult and weight changes of Ruffs in The Netherlands in relation to migration. *Ardea* 74: 69-77.
- Lank D.B. & J. Dale 2001. Visual signals for individual identification: the silent 'song' of ruffs. *Auk* 118: 759-765.
- Lank D.B. & C.M. Smith 1987. Conditional lekking in Ruff (*Philomachus pugnax*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 20: 137-145.
- Lank D.B. & C.M. Smith 1992. Females prefer larger leks: field experiments with Ruffs (*Philomachus pugnax*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 30: 323-329.
- Lank D.B., M. Coupe & K.E. Wynne-Edwards, 1999. Testosterone-induced male traits in female Ruffs (*Philomachus pugnax*): autosomal inheritance and gender differentiation. *Proceedings of the Royal Society of London B* 266: 2323-2330.
- Lank D.B., C.M. Smith, O. Hanotte, T. Burke & F. Cooke 1995. Genetic polymorphism for alternative mating behaviour in lekking male Ruff, *Philomachus pugnax*. *Nature* 378: 59-62.
- van Oordt G.J. & G.C.A. Junge 1936. Die hormonale Wirkung der Gonaden auf Sommer- und Prachtkleid. III. Der Einfluss der Kastration auf männliche Kampfläufer (*Philomachus pugnax*).

- Wilhelm Roux' Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen 123: 112-121.
- OAG Münster 1990. Zur Biometrie des Kampfläufers *Philomachus pugnax* während beider Zugphasen. Vogelwelt 111: 2-18.
- Pearson D.J. 1981. The wintering and moult of Ruffs *Philomachus pugnax* in the Kenyan Rift Valley. Ibis 123: 158-182.
- Piersma T. 1995. Morph and sex composition of Ruffs on Russian tundra in June 1994: are satellite males more prone to migrate northwards than resident males? Wader Study Group Bulletin 78: 31-32.
- Pollington S. 1997. First steps in Old English. Anglo-Saxon Books, Hockwold-cum-Wilton, Norfolk.
- Prater A.J., J.H. Marchant & J. Vuorinen 1977. Guide to the identification and ageing of Holarctic waders. British Trust for Ornithology, Tring.
- van Rhijn J.G. 1991. The Ruff. Individuality in a gregarious wading bird. Poyser, London.
- Schmitt M.B. & P.J. Whitehouse 1976. Moults and mensural data of Ruff on the Witwatersrand. Ostrich 47: 179-190.
- Sinervo B. 2000. Selection in local neighborhoods, graininess of social environments, and the ecology of alternative strategies. In: L. Dugatkin (red), Model systems in behavioral ecology. Princeton University Press, Princeton.
- Verkuil Y. & P. de Goeij 2004. Kempennnen willen wat anders: weilandkeuze van doortrekkende Kempennnen in het voorjaar in Zuidwest Friesland. Limosa: 76:157-168.
- Wenink P.W., C.J. Smit, M.G.J. Tilanus, W.B. van Muiswinkel & A.J. Baker 1992. DNA-analyse: achter de grenzen van de biometrie. Limosa 65: 109-115.
- Wikelski M., C. Carbone & F. Trillmich 1996. Lekking in marine iguanas: female grouping and male reproductive strategies. Animal Behaviour 52: 581-596.
- Wymenga E. 1999. Migrating Ruffs *Philomachus pugnax* through Europe, spring 1998. Wader Study Group Bulletin 88: 43-48.
- Joop Jukema, Haerdawei 62, 8854 AC Oosterbierum
- Theunis Piersma, Vakgroep Dierecologie, Centrum voor Ecologische en Evolutionaire Studies (CEES), Rijksuniversiteit Groningen, Postbus 14, 9750 AA Haren, en Afdeling Mariene Ecologie & Evolutie, Koninklijk Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee (NIOZ), Postbus 59, 1790 AB Den Burg, Texel; theunis@nioz.nl

Small male Ruffs *Philomachus pugnax* with feminine plumages: evidence for a third reproductive strategy, the fæder?

We describe the existence of small-sized male Ruffs *Philomachus pugnax* with a female-like breeding plumage that may represent a third reproductive strategy within the complex mating system of this enigmatic and highly sexually dimorphic shorebird species. Fourteen males with body dimensions intermediate between the males (the bigger sex) and the females were examined (12 were collected between 1984 and 2001 and dissected, of which one bird was an immature and all others in their second or subsequent calendar years, and two adult birds were brought in captivity in 2002; all birds were molecularly sexed). They were found to possess pairs of perfectly normally dimensioned testicles and were all found to represent the homogametic sex (unlike mammals, in birds these are the males). Their plumage, which gave these intermediate males a distinctly feminine appearance, contained many so-called 'striped' feathers typical of the first feather generation after the winter plumage in normal males. This feather type has been proposed to represent the original breeding plumage of less evolved forms of this sand-

piper. Being quite small and so female-like, the intermediate males are of a cryptic nature, which may help them to obtain matings on the leks. We reckon that less than 1% of the males stopping over in Friesland in spring belong to this category, but suggest that a female-like habitat choice will mean that higher percentage might be found at spring stopover sites further east.

We propose that these cryptic feminine males represent a perhaps less evolved form of maleness in Ruffs, representing (in addition to the 'resident' and 'satellite' strategies) a third male reproductive strategy that may even include parental caretaking. As a logical consequence of, but also dependent on, these suggestions, we like to propose to indicate the third category of males with the name fæder strategy, fæder being the Old-English equivalent of faar, a Frisian word meaning old- and arch-father. We were astonished to find evidence for the small feminine males in such a well-studied species, and are excited by the idea that a basic, 'less-evolved', mating strategy might have persisted over time at low frequency. We regard this as the first descriptive account upon which further investigations, and publications in the international literature, will be based.