

Rechten voorbehouden

Van interne verslagen zijn nadruk of aanhalingen
slechts toegestaan met uitdrukkelijke toestemming
van het NIOZ.

Verschillen in gedrag tussen beide seksen van de zeekoet
(Uria aalge (Pontopp.))

door

J. van der Steen

Intern verslag

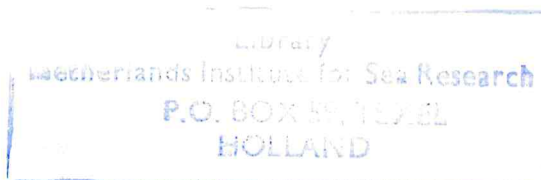
over

werkzaamheden verricht als doctorale studie
in het tijdvak maart 1974 - september 1974

aan

het NIOZ te Texel

voor



afgeleverd aan Prof. Dr. J.P. Kruijt

Zoölogisch Laboratorium

Rijksuniversiteit Groningen

onder supervisie van

C. Swennen

NEDERLANDS INSTITUUT VOOR ONDERZOEK DER ZEE

PUBLICATIES EN VERSLAGEN:

nummer 1975 - 12

Verschillen in gedrag tussen beide seksen van de zeekoet
(Uria aalge (Pontopp.))

door

J. van der Steen

Intern verslag

Inhoud:

I. Summary	2
Samenvatting	2
II. Inleiding	3
III. Materiaal en Methode	3
IV. Resultaten	5
V. Discussie	13
VI. Literatuur	17

Tabel

Figuren

I SUMMARY

Guillemots (*Uria aalge*) do not show any external sexual dimorphism.

In the present research in a colony of captive guillemots the differences in behaviour between male and female birds have been studied. The birds were sexed before with the aid of gaschromatographic analyses of blood plasma. The following differences in behaviour have been observed:

- The male guillemots occupy the eventual nesting territory before the females.
- In the greeting ceremony the males show dominant aggressive components in their behaviour, the females show submissive behaviour.
- Generally speaking the male is the first bird to show courtship-display as an introduction to copulation.
- The male is promiscuous, the female partner less so or not at all.
In promiscuous situations a male guillemot tends to approach a female while showing aggressive display, after which the male makes a special appeasement gesture: the "pole-attitude".
- In conflicts between partners the female shows submissive behaviour.

SAMENVATTING

Zeekoeten (*Uria aalge*) vertonen geen uitwendige sexuele dimorfie. In mijn onderzoek heb ik aan de hand van een in gevangenschap levende kolonie zeekoeten gekeken welke verschillen in gedrag bestaan tussen de mannelijke en vrouwelijke dieren.

De volgende gedragsverschillen zijn waargenomen:

- De mannelijke zeekoeten komen eerder op het uiteindelijk nestterritorium voor dan de vrouwelijke.
- Bij de begroetingsceremonie vertonen de mannetjes in hun gedrag dominante agressieve componenten. De vrouwtjes vertonen submissief gedrag.
- In het algemeen vertoont het mannetje als inleiding tot de copulatie als eerste "courtship-display".
- Het mannetje gedraagt zich promiscue. De vrouwelijke partner vertoont dit gedrag minder of helemaal niet.
- In overspelige situaties benadert in het algemeen een mannelijke zeekoet een vrouwtje in een agressieve houding, waarna het mannetje een speciaal appeasement-gebaar maakt: de paalhouding.
- Bij conflicten tussen partners treedt submissief gedrag van het vrouwtje op.

II INLEIDING

Bij veel vogelsoorten bestaat een duidelijk morfologisch onderscheid tussen de mannetjes en vrouwtjes. Er kunnen verschillen bestaan in verenkleed, grootte en snavellengte. Bij eenden en kemphanen, bijvoorbeeld, hebben de mannetjes een opvallender verenkleed dan de vrouwtjes, bij de franjepoten is het omgekeerde het geval.

In de familie der alcidae bestaan bij de Alk (BEDARD, 1969) en bij de Papegaaiduiker (LOCKLEY, 1953; CORKHILL, 1972) mogelijk grootteverschillen en kleurverschillen tussen de mannetjes en de vrouwtjes.

De Zeekoet (*Uria aalge*) vertoont geen uitwendige seksuele dimorfie op grond waarvan men de beide seksen zou kunnen onderscheiden (STORER, 1952; PETHON, 1967).

De mannelijke en vrouwelijke zeekoeten zullen, willen ze elkaar herkennen, in andere opzichten verschillen moeten vertonen. Bij mijn onderzoek heb ik gekeken welke verschillen in gedrag tussen de beide seksen van de zeekoet bestaan.

III MATERIAAL EN METHODE

Op het Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee op Texel worden vierenvestig zeekoeten in gevangenschap gehouden, verdeeld over twee bassins gevuld met zeewater (SWENNEN, 1973). Van deze vierenvestig vogels zijn eind juni 1972 vierendertig exemplaren als kuiken en twee als adult ingevoerd uit Schotland. De overige acht vogels zijn als stookolie-slachtoffer op het NIOZ aangebracht en aldaar gerehabiliteerd. Alle vogels zijn individueel herkenbaar aan de hand van kleurringcombinaties en een genummerde aluminiumring (Tabel I).

Deze zeekoeten zijn door mij geobserveerd van begin april tot begin juli 1974. De totale waarnemingstijd bedraagt ongeveer honderd uur. De waarnemingen werden door mij voor de kooi direct op schrift gesteld, of wanneer dit door de snelheid van de opeenvolgende handelingen niet mogelijk was, met behulp van een recorder (Grundig En-30) op de band vastgelegd. Van een aantal handelingen zijn foto's gemaakt. Verder zijn verschillende geluiden op de band vastgelegd.

Voorafgaand aan het gedragsonderzoek is aan de hand van gas-chromatografisch onderzoek van het plasma van alle zeekoeten het geslacht bepaald (Steen, 1975). De gedragswaarnemingen zijn uit praktische overwegingen alle verricht aan de vogels in bassin II. In deze kooi bevonden zich twintig jonge uit Schotland afkomstige exemplaren, die dit jaar in hun derde kalenderjaar waren, het jaar waarin ze voor het eerst seksueel actief zouden worden. De vogels hadden zich bij het begin van de waarnemingen al vertrouwd gemaakt met de imitatie-rots die in het bassin was aangebracht (fig. 1 en 2). Deze "rots" was vervaardigd van polyester en zodanig in één van de hoeken van het bassin bevestigd, dat de onderste richel zich een paar centimeter boven de waterspiegel bevond. De beide bakhelften werden door mij onderverdeeld in zeven kwadranten (fig. 1 en 2). De imitatie-rots had een bovenrichel, met in totaal zes dwarsschotjes, en een onderrichel. Met gebruik van deze indeling is in dit verslag de positie van de vogels aangegeven. Achtereenvolgens zijn bestudeerd:

1. Verschillen in plaatsbinding.

Van 1 april tot en met 3 juli zijn in totaal 88 momentopnamen gemaakt van de plaats waar elke vogel zich op de imitatierots bevond. Op grond van deze gegevens zijn van elke vogel in totaal zes kaartjes gemaakt van elk een halfmaandelijke periode. Voor elk tijdvak is tenslotte een grafiek gemaakt, waarop voor alle vogels bij benadering het gebied is aangegeven waar ze het meest voorkwamen.

2. Interacties binnen een paar.

3. Paarband aan de hand van copulaties.

Tijdens observaties is gedurende de hele waarnemingsperiode bij alle copulaties genoteerd waar, wanneer en tussen welke vogels ze plaatsvonden.

4. Verschillen in agressief gedrag tussen mannetjes en vrouwtjes.

Tijdens de waarnemingen werd genoteerd welke vogels agressief gedrag vertoonden, op welke plaats dit voorkwam en op welke wijze de agressie beëindigd werd.

IV RESULTATEN

1. Verschillen in plaatsbinding.

Het dagritme van de zeekoeten kent perioden met betrekkelijk geringe activiteit. De nacht brengen de vogels veelal op het water door. Gedurende de dag houden de vogels zich hoofdzakelijk op de imitatie-rots op. In fig. 3a t/m f is voor telkens een periode van een halve maand aangegeven in welke kwadranten iedere vogel het meest voorkwam. Op de horizontale as is uitgezet:

De imitatie-rots, onderverdeeld in kwadranten. De verdeling van de bak in onder- en bovenrichel wordt aangeduid door de horizontale lijn te laten verspringen. De dikte van de lijn geeft de frequentie aan, waarmee een vogel op een bepaalde plaats voorkomt. Vijf millimeter komt overeen met 100 procent.

Op de verticale as is uitgezet:

Alle vogels, waarbij de gepaarde vogels bij elkaar gegroepeerd staan en als zodanig zijn aangegeven.

Uit fig. 3a blijkt dat de vogels zich aanvankelijk nog vrij willekeurig over de imitatie-rots verplaatsen. Er is nog geen duidelijke voorkeursplaats aan te wijzen voor de later als paar optredende vogels.

In fig. 3b is te zien dat van de vijf paren de mannetjes al regelmatig op hun uiteindelijke voorkeursplaats te vinden zijn, terwijl hun vrouwelijke partner daar beduidend minder wordt aangetroffen. De uitzondering wordt gevormd door het paar WWA en WRRa, waar de situatie precies omgekeerd is. In figuren 3c, d en e is te zien dat alle gepaarde vogels een duidelijke voorkeursplaats innemen. Deze situatie is het duidelijkst waarneembaar in fig. 3d. Deze plaats is als een territorium te beschouwen, want hij wordt tegen andere vogels verdedigd (zie agressie). De ongepaarde vogels hebben een veel minder vastomlijnde plaats. Zij houden zich veelal ook op de onderste richel op. De uitzondering wordt hier gevormd door de mannetjes RWRA en WGWA, die elk een territorium op de bovenste richel bezetten. In de tweede helft van juni (fig. 3f) neemt de plaatsbinding bij de gepaarde en ongepaarde vogels weer af. Dit komt overeen met de natuurlijke situatie bij vrij levende vogels, die hun broedplaats in de maand juli verlaten en overgaan tot hun pelagische levenswijze (SWENNEN, pers. comm.).

Conclusies:

- Alle paren hadden een territorium gevestigd.
- Dit territorium lag op de bovenste richel, met uitzondering van het paar WWA x WRRR, bij wie het territorium rechts op de onderste richel gelegen was.
- De mannetjes werden eerder in het seizoen op het uiteindelijk territorium aangetroffen dan hun vrouwelijke partner.
- Ongepaarde vogels vestigden geen duidelijk afgebakerd territorium. Zij bevonden zich meer op de onderste richel dan de gepaarde vogels, met uitzondering van twee ongepaarde mannetjes, die een territorium op de bovenrichel hadden, dat zij ook duidelijk verdedigden.

2. Interacties binnen een paar.

Voor het begin van de copulatie-periode van 1 mei t/m 20 juni hadden zich al paren gevormd. De gezamenlijke handelingen beperken zich vooreerst nog tot:

a. het samen rusten (fig. 4)

De vogels liggen dan tegen elkaar aan, met de voorzijde naar het water gericht of zijdelings op de rots. Zij doen dit op één van hun voorkeursplaatsen.

b. inspectie van de grond.

Bij deze handeling staan de vogels naast elkaar, of min of meer naar elkaar toegericht. De vogels bewegen hun snavel in de richting van de grond. Vaak geven ze in deze houding kleine voorwerpjes over. Ook indien deze niet aanwezig zijn, bewegen ze de snavelpunten naar elkaar toe (fig. 5a). Soms maken de vogels hierbij kleine geluiden. Tschanz (1959) spreekt van "Kontaktlaut".

c. allopreening (fig. 5b)

De vogels poetsen bij elkaar voornamelijk de kop, de halsstreek en de borst.

d. billing

Hierbij proberen de vogels elkaars geopende snavel te pakken, of, minder intens, nibbelen ze aan elkaars snavel (fig. 5c). De vogels staan hierbij of naar elkaar gericht, of min of meer naast elkaar, in welk geval ze hun kop naar elkaar toegericht hebben (ANON, 1972: 12).

Bovengenoemde handelingen komen niet specifiek tussen partners voor. De indruk bestaat echter dat de frequentie bij vaste partners hoger ligt dan bij niet met elkaar gepaarde vogels (LAMBECK, pers. comm.). In een wat later stadium treden duidelijke indicaties op voor een vaste paarbinding. Dit zijn de begroetingsceremonie en de copulatie. Hierin bestaan duidelijke verschillen tussen mannetje en vrouwtje.

De begroetingsceremonie.

Twee partners verkeren niet voortdurend in elkaars gezelschap. Wanneer ze elkaar echter weer ontmoeten, herkennen ze elkaar duidelijk. Hierbij benadert het mannetje het vrouwtje, waarbij hij een luide kreet slaakt; het "Empfangskrähen" (TSCHANZ, 1960). Terwijl hij dit doet houdt hij zijn nek eerst omhoog gestrekt, vervolgens strekt hij zijn nek onder een hoek van 45° naar voren. In deze houding brengt hij zijn snavel in contact met die van het vrouwtje. Het vrouwtje heeft haar kop omhooggericht naar die van het mannetje. Vervolgens trekt zij haar nek ineen en beweegt haar kop naar opzij. Zij produceert hierbij zachte "uh-uh" geluiden. Na de begroeting volgen meestal verschillende andere gezamenlijke activiteiten. In vele gevallen was dit allopreeing of grondinspectie (fig. 5a, b).

De begroetingsceremonie is in totaal 14 keer waargenomen. In alle gevallen was het het mannetje dat de begroeting begon. De begroetingsceremonie was altijd op de rots, maar daarbij niet territorium gebonden.

De copulatie.

Bij de zeekoet zijn verschillende inleidingen tot de copulatie waargenomen. Bij vaste partners zijn de volgende twee mogelijkheden gezien:

- a. Het mannetje loopt met de nek omhooggestrekt op zijn vrouwelijke partner toe. Hij heeft het lichaam op de tenen geheven en houdt zijn half geopende snavel horizontaal. Het vrouwtje richt haar kop omhoog naar die van het mannetje, waarna de vogels hun snavelpunten met elkaar in contact brengen. In deze houding nibbelen of pikken de vogels heftig naar elkaars snavelpunten. Dit gaat gepaard met "blaffende" geluiden van zowel het mannetje als het

vrouwtje; "bellen" (TSCHANZ, 1960). Het vrouwtje kan vervolgens de copulatiehouding aannemen.

- b. Het gebeurt ook dat het vrouwtje de snavel van het mannetje met een zijdelingse beweging van de kop ontwijkt. De vogels cirkelen een tijdje om elkaar heen, terwijl het mannetje zijn nek achter om die van het vrouwtje probeert te leggen, en zijn snavel in contact met de hare probeert te brengen. Na een tijdje gaat het vrouwtje zitten.

Zodra het vrouwtje zit, heft zij haar staart op, laat haar vleugels iets afhangen en gooit met een snelle beweging haar kop in de nek. Met wijd opengesperde snavel laat zij de copulatieschreeuw horen (fig. 6c). Onmiddellijk daarna laat zij haar kop weer zakken. Zodra het vrouwtje de copulatieschreeuw laat horen, stapt het mannetje schuin van achteren op de rug van het vrouwtje, waarna de eigenlijke copulatie begint. De duur van de inleiding variëerde van enkele seconden tot een halve minuut. Tijdens de copulatie staat het mannetje boven op de rug van het vrouwtje en kan herhaaldelijk zijn snavel in contact met die van het vrouwtje brengen. Het vrouwtje heft regelmatig haar kop op en laat daarbij de copulatieschreeuw horen. De frequentie hiervan tijdens één copulatie variëerde van enkele malen tot ongeveer dertig keer. Op een door mij gemaakte bandopname was te horen dat het mannetje tijdens een copulatie een zacht geluid produceerde. Tijdens de copulatie laat het mannetje zijn vleugeltoppen afhangen, zodat ze op de grond steunen. Ook komt het voor dat het mannetje tijdens de copulatie heftig met zijn vleugels slaat (fig. 6c).

De spermaoverdracht vindt plaats doordat het vrouwtje haar staart optilt en haar cloaca uitstulpt, en het mannetje zijn staartpunt naar beneden richt en deze, met zijn cloaca op die van het vrouwtje, in laterale richting heen en weer wrijft.

De waargenomen copulatie-duur variëerde van enkele seconden, waarbij geen cloacaal contact plaatsvond, tot 170 seconden waarbij herhaalde malen cloacaal contact plaatsvond. De copulaties zijn alle beëindigd doordat het vrouwtje opstond en het mannetje van haar rug afgleed (fig. 6d). Na de copulatie komt het wel voor dat beide vogels één of meerdere "bowing" bewegingen maken, waarbij door de vogels de snavel ver naar beneden wordt gebracht. Deze handeling noemt

PENNYCUICK (1956) "sexual bowing", welke hij onderscheidt van normaal "bowing", waarbij de snavel minder ver naar beneden wordt gebracht en die optreedt bij algemene verontrusting.

3. Paarband aan de hand van copulaties

In bassin II zijn in de periode van 1 mei t/m 20 juni in totaal 42 copulaties geobserveerd. 25 copulaties vonden plaats tussen gepaarde vogels, 17 copulaties vonden plaats tussen vogels die geen paarbinding met elkaar hadden. De copulaties van gepaarde vogels vonden plaats zowel binnen het territorium van beide vogels, als op andere plaatsen die de vogels regelmatig opzochten.

De copulaties tussen niet met elkaar gepaarde vogels vonden plaats buiten het territorium van het mannetje, soms op het gebied van het vrouwtje. Van de negen mannetjes zijn er acht sexueel actief geweest. Zij hebben alle gecopuleerd met meerdere vrouwtjes. De vijf gepaarde mannetjes copuleerden behalve met hun partner met ongepaarde vrouwtjes. Van de vier ongepaarde mannetjes zijn er drie sexueel actief geweest. Zij hebben gecopuleerd met ongepaarde vrouwtjes, met uitzondering van het mannetje WGRA, dat gecopuleerd heeft met het vrouwtje RGWA, dat gepaard was met het mannetje RGRA.

Het inleidend gedrag tot de copulatie was bij een ander dan de eigen partner verschillend van dat tussen vaste partners. Het mannetje loopt op zijn tenen, met omhooggestrekte nek, de geopende snavel horizontaal, soms iets naar boven wijzend, op het vrouwtje toe (fig. 6a). Dit is in wezen een agressieve houding. (zie discussie) Het vrouwtje neemt vaak dezelfde houding aan. Zodra dit gebeurt steekt het mannetje zijn snavel loodrecht omhoog, zodat hij één lijn vormt met het volkomen gestrekte lichaam, d.i. de paalhouding. Dit is een "appeasement-gesture" (NØRREVANG, 1958). Het vrouwtje staakt hierop haar agressieve houding, gaat zitten en vrijwel direct daarop bespringt het mannetje haar. In enkele gevallen ondernamen de mannetjes geen enkele inleidingsprocedure, maar probeerden direct een vogel te bespringen.

4. Verschillen in agressief gedrag tussen mannetjes en vrouwtjes.

Op de rots kwam regelmatig agressief gedrag voor. Onder agressief gedrag wordt hier verstaan dat twee vogels tegenover elkaar de dreighouding aannemen en eventueel pikacties uitvoeren (fig. 7a, b),

of wanneer één vogel het initiatief neemt door bijvoorbeeld een andere vogel weg te jagen.

De dreighouding.

Bij de dreighouding gaat de vogel op zijn tenen staan, laat de vleugels iets van het lichaam afhangen met de vleugelboeg naar voren, en strekt zijn nek naar omhoog (NØRREVANG, 1958: 61). De snavel is gesloten en wordt horizontaal of iets omhoog gehouden (fig. 7a).

De dreighouding kan overgaan in een gevechtsklare houding. Hierbij staan de vogels lateraal met de kop een kwartslag gedraaid, waarbij de snavels naar elkaar toewijzen. Afhankelijk van de intensiteit worden de vleugels meer of minder gespreid (fig. 7b). De vogels pikken naar elkaars snavel en maken klapperende bewegingen met de vleugels. Tijdens dit vechten kunnen de vogels een kraaiend geluid laten horen, het "Kampfkrähen" (TSCHANZ, 1960). Het gevecht kan in hevigheid zo toegenomen zijn, dat de overwinnaar de verliezer tot in het water achtervolgt.

De agressie tussen twee vogels kan echter ook door een bepaald gebaar worden afgebroken door een vlucht-reactie of een appeasement-gedrag (NØRREVANG, 1958: 61). Tijdens de observaties zijn agressieve gedragingen na de volgende gebaren beëindigd:

1. grondkijken (fig. 8c)
2. paalhouding (fig. 8b)
3. kopafwenden
4. autopreening (fig. 8a)
5. kop schudden
6. weglopen

Tijdens de observaties zijn in totaal 67 agressieve gedragingen gescoord. Om eventuele verschillen in agressief gedrag en appeasement-gebaren, gekoppeld aan het geslacht, te kunnen constateren, zijn deze in de volgende vier groepen ondergebracht.

A. Agressief gedrag van een mannetje tegenover een vrouwtje: 32 scores

De agressie werd gestaakt door:

- a. Het mannetje staakt dreighouding door middel van de "paalhouding": 10 scores.
- b. Het vrouwtje staakt dreighouding door middel van:
 1. Grondkijken: 8 scores.

Dit gebeurde buiten het territorium van beide vogels.

2. Weglopen: 4 scores.

Dit vond plaats op of buiten het territorium van het mannetje of het vrouwtje.

3. Paalhouding: 4 scores.

Dit gebeurde wanneer de agressie plaatsvond op het territorium van het vrouwtje.

4. Kop afwenden: 2 scores.

Dit was in beide gevallen tussen vaste partners, ook buiten hun territorium.

5. Kop schudden: 2 scores.

Dit vond plaats tussen burens, waarbij het vrouwtje het territorium bezat waar de agressie plaatsvond.

6. Autopreening: 2 scores.

In beide gevallen bezat het vrouwtje het territorium waar de agressie plaatsvond.

B. Agressief gedrag van mannetje tegenover mannetje: 14 scores.

De agressie werd gestaakt door:

1. Weglopen: 5 scores.

Een mannetje betreedt het gebied van een ander mannetje, wordt aangevallen en loopt zelf weg.

2. Grondkijken: 6 scores.

Een mannetje betreedt het gebied van een ander mannetje, wordt aangevallen, waarop het aangevallen mannetje naar de grond kijkt.

3. Autopreening: 2 scores.

In beide gevallen vond dit plaats buiten de territoria van beide mannetjes.

4. Kop schudden: 1 score.

In dit geval betrad een mannetje het gebied van een ander mannetje. Het eerstgenoemde mannetje begon de agressie en staakte de agressie.

C. Agressief gedrag van een vrouwtje tegenover een mannetje.

De agressie werd gestaakt door:

a. Het mannetje: 3 scores. Hij deed dit door middel van:

1. Paalhouding: 1 score.

Het betrof hier een niet gepaard mannetje, dat wilde copuleren met een gepaard vrouwtje.

2. Autopreening: 1 score.

Dit vond plaats buiten het territorium van beide niet met elkaar gepaarde vogels.

3. Grondkijken: 1 score.

Dit speelde zich af buiten het territorium van beide niet met elkaar gepaarde vogels.

b. Het vrouwtje. Zij deed dit door middel van:

1. Kop afwenden: 5 scores.

Dit vond plaats bij met elkaar gepaarde vogels.

2. Grondkijken: 1 score.

Dit gebeurde buiten het territorium van beide niet met elkaar gepaarde vogels.

D. Agressief gedrag van een vrouwtje tegenover een vrouwtje: 12 scores.

De agressie werd gestaakt door middel van:

1. Weglopen: 4 scores.

De agressie vond plaats buiten het territorium van beide vogels, waarbij het aangevallen vrouwtje wegliep.

2. Kop schudden: 5 scores.

De agressie vond plaats buiten het territorium van beide vogels. Het aangevallen vrouwtje schudde haar kop.

3. Grondkijken: 3 scores.

Een vrouwtje betreedt het territorium van een ander vrouwtje. Het eerste vrouwtje kijkt naar de grond, waarna het andere vrouwtje hetzelfde gebaar maakt.

Conclusies:

- Er bestaat een significante asymmetrie in de verhouding tussen de agressies die door een mannetje en die door een vrouwtje worden begonnen (46 : 21).
- De agressie van de mannelijke zeekoeten is in de meeste gevallen gericht op vrouwtjes (32 : 14).
- In de meeste gevallen maken bij agressies tussen mannetjes en vrouwtjes de vrouwtjes als eerste een appeasement gebaar ($\sigma' : \phi = 13 : 28$).

-- In verschillende situaties worden speciale appeasement-gebaren gebruikt. Deze zijn bij

- | | |
|-----------------------------------|------------------|
| 1. territorium-incidenten | a. paalhouding |
| | b. kop schudden |
| | c. autopreening |
| | d. grondkijken |
| 2. overspel-situaties | a. paalhouding |
| 3. agressie tussen vaste partners | a. kop afwenden. |

V DISCUSSIE

1. Verschillen in plaatsbinding.

Uit de resultaten van fig. 3a t/m f valt af te leiden dat het uiteindelijk territorium bij gepaarde vogels bepaald wordt door de mannetjes. Ook het feit dat twee ongepaarde mannetjes een duidelijk territorium gevestigd hadden, terwijl dit bij geen enkel ongepaard vrouwtje het geval was, wijst erop dat het territorium gesticht wordt door het mannetje. TUCK (1960: 113) zegt hierover dat hij niet heeft kunnen vaststellen welke vogels het eerst op de potentiële nestplaats arriveren, maar dat verzameling van enkele specimens erop wijst dat dit de mannetjes zijn.

De geobserveerde vogels zochten dit jaar voor de eerste keer een nestplaats. In het wild komen de vogels, wanneer zij eenmaal een nestplaats gevestigd hebben, daar elk jaar weer terug. (TUCK, 1960: 113). DRENT (1965: 104) heeft hetzelfde verschijnsel waargenomen bij *Cephus colomba*, een andere zeekoetensoort. Het zou daarom interessant zijn in volgende broedseizoenen te kijken welk territorium elke vogel weer inneemt.

Het feit dat er zowel ongepaarde mannetjes als vrouwtjes overbleven hoeft geen verwondering te wekken als men in ogenschouw neemt dat het niet precies bekend is wanneer de zeekoeten geslachtsrijp worden. Volgens MEAD (1974) lijkt het ongewoon dat alken voor het vijfde jaar broeden en beschouwt ze als "onvolwassen" tot het vijfde jaar. LLOYD (1974) beschouwt alken tot hun vierde jaar als onvolwassen. In navolging van LLOYD (1974) beschouwt BIRKHEAD (1974) zeekoeten tot hun vierde jaar als "onvolwassen". KARTASHEW (1960: 64) zegt dat sommige zeekoeten in het derde jaar broeden. Van de door mij geobserveerde vogels, die in hun derde kalenderjaar waren, heeft in elk

geval geen enkele vogel gebroed. In het andere bassin bevond zich echter wel een drie jaar oude zeekoet met broedvlekken. Deze vogel zat afwisselend met een volwassen vrouwtje te broeden op een ei dat door laatstgenoemde gelegd was.

2. Interacties binnen een paar.

In het begin wordt de paarbinding enkel door sociale gedragspatronen, dat wil zeggen gedragingen die ook in contacten met andere vogels dan de partner voorkomen, in stand gehouden. Een nieuw element vormt de begroetingsceremonie. Aangezien de begroetingsceremonie alleen tussen gepaarde vogels voorkomt, betekent dit dat de vogels elkaar herkennen. Mogelijkheden voor herkenning liggen in:

a. kleine uitwendige verschillen.

Bij de alk en de papegaaiduiker zijn deze verschillen aangetoond (BEDARD, 1969; LOCKLEY, 1953; CORKHILL, 1972). Bij de zeekoet echter nooit.

b. het geluid.

TSCHANZ (1960: 19) heeft spectrogrammen gemaakt van het geluid bij de zeekoet en er individuele verschillen in aangetoond. Bij de begroetingsceremonie zien we in met name de gestrekte nek een dominant agressief gedrag van het mannetje. Het kop afwenden van het vrouwtje is daarbij hetzelfde gebaar dat door haar gebruikt wordt als submissie bij vechtpartijen tussen partners. Ook bij de inleiding tot de copulatie zien wij agressieve componenten. Deze componenten zijn o.a. de gestrekte nek en het staan op de tenen. NØRREVANG (1958: 63) heeft het over "courtship-fighting". De geopende snavel kan echter weer als een verzoenende component opgevat worden. Deze wordt o.a. ook bij "billing" gebruikt.

In het algemeen kunnen we stellen dat het "courtship-display" (NØRREVANG, 1958: 58) een samenspel is van verschillende agonistische componenten, die de uiteindelijke copulatie mogelijk maken. Onmiddellijk na de copulatie treedt af en toe weer agonistisch gedrag op doordat het vrouwtje op de tenen gaat staan met gestrekte nek ("fight"-tendens) en de beide vogels een "bowing"-beweging maken ("flight"-tendens).

3. Paarband aan de hand van copulaties.

Promiscuïteit is een normaal voorkomend verschijnsel bij zeekoeten. Het is o.a. waargenomen door TUCK (1960: 114) en door NØRREVANG (1958).

TUCK (1960) zegt hierover dat het vooral voorkwam bij vrouwtjes die tijdelijk door hun partner in de steek waren gelaten. Maar bij de door mij geobserveerde vogels waren het vooral ongepaarde vrouwtjes die copuleerden met gepaarde mannetjes.

4. Verschillen in agressief gedrag tussen mannetjes en vrouwtjes.

De wijze van vechten bij de zeekoeten is aangepast aan hun levenswijze op de steile rotskliffen. Evenals bij de drieteenmeeuwen (CULLEN, 1957) is de snavel van de tegenstander het doelwit van de aanvallen. Bij vogelsoorten waar mannetje en vrouwtje hetzelfde verenkleed hebben, herkent het mannetje de sexe van een andere vogel in de eerste plaats door het gedrag (TINBERGEN, 1953: 121). Bij de zeekoeten spelen agressieve gedragingen samen met de verschillende verzoeningsgebaren een belangrijke rol bij de herkenning. Agressieve gedragingen komen voor in de volgende drie situaties:

1. territorium-conflicten.

Deze agressies komen zowel tussen mannetjes, als tussen vrouwtjes en tussen niet met elkaar gepaarde mannetjes en vrouwtjes voor. De vogel die het territorium bezit begint in de regel de agressie. De vogel die het territorium binnendringt maakt als eerste een verzoeningsgebaar. NØRREVANG (1958: 61) zegt dat bij territorium-conflicten vooral autopreening van de schouderveren als appeasement voorkomt. Ik vond echter dat de verschillende appeasements in dit geval alle gebruikt werden.

2. conflicten tussen partners.

De agressie kan zowel door het mannetje als het vrouwtje begonnen worden. Het vrouwtje maakt echter altijd als eerste een verzoeningsgebaar door haar kop af te wenden.

3. Sexuele avances van een mannetje tot een vrouwtje, waarmee hij niet gepaard is.

Het mannetje benadert in agressieve houding een vrouwtje, waarop deze ook een agressieve houding aanneemt. Om nu te voorkomen dat het vrouwtje wegloopt of gaat vechten, maakt het mannetje een specifiek appeasement-gebaar: de paalhouding.

Daarnaast kan ook agressie optreden tussen twee vogels die beide buiten hun territorium zijn. Een duidelijke aanleiding ontbreekt. In dit geval vlucht een van beide vogels of kijken beide vogels bij wijze van appeasement-gebaar naar de grond.

Het kopschudden dat ik in enkele gevallen heb waargenomen en als appeasement heb beschouwd bevat volgens Lambeck (pers. comm.) mogelijk een dreigement en zal derhalve geen echt appeasement gebaar zijn.

VI LITERATUUR

- BEDARD, J., 1969. Histoire naturelle du Gode, Aka torda L., dans le golfe Saint-Laurent, province de Quebec, Canada. Etude du service Canadien de la Fauna, no. 7.
- BIRKHEAD, T.R., 1974. Movements and Mortality Rates of British Guillemots. Bird Study 21 (4): 241-254.
- CORKHILL, P., 1972. Measurements of Puffins as criteria of sex and age. Bird Study 9: 193-202.
- CULLEN, E., 1957. Adaptations in the kittiwake to cliff-nesting. Ibis 99: 275-302.
- DRENT, R.H., 1965. Breeding Biology of the Pigeon Guillemot, Cepphus columba. Ardea 53: 99-159.
- KARTASCHEW, N.N., 1960. Die Alkenvögel des Nordatlantiks. Wittenberg.
- LLOYD, C.S., 1974. Movement and Survival of British Razorbills. Bird Study 21: 102-116.
- LOCKLEY, R.M., 1953. Puffins. Dent & Sons Ltd. London XI + 186 p.
- MEAD, C.J., 1974. The Results of Ringing Auks in Britain and Ireland. Bird Study 21(1): 45-86.
- NØRREVANG, A., 1958. On the Breeding Biology of the Guillemot (Uria aalge (Pont.)). Dansk Orn. Foren. Tidsski 52: 48-74.
- PENNYCUICK, C.J., 1956. Observations on a colony of Brünnich's Guillemots, Uria lomvia, in Spitsbergen. Ibis 98: 80-99.

- PETHON, P., 1967. The systematic position of the Norwegian Common Murre (*Uria aalge*) and Puffin (*Fratercula arctica*).
Nytt. Mag. for Zool. 14: 84-95.
- STEEN, J. van der, 1975. Geslachtsdeterminatie bij de zeekoet (*Uria aalge*) d.m.v. gaschromatografische analyse van het plasma.
- STORER, R., 1952. A comparison of Variation, Behaviour and Evolution in the Sea Bird genera *Uria* and *Cephus*. Univ. Calif. Publ. Zool. 52: 121-222.
- SWENNEN, C., 1973. Nieuwe mogelijkheden voor laboratoriumonderzoek aan zeevogels. Het Vogeljaar 21(2): 323-327.
- TINBERGEN, N., 1953. The Herring Gull's World. Collins, London, 255 p.
- TSCHANZ, B., 1960. Zur Brutbiologie der Trottellumme (*Uria aalge*).
Behaviour 14: 1-100.
- TUCK, L., 1960. The Murres. Canadian Wildlife series No. 1, Ottawa.
- ANONYMUS, 1973. Third annual Report, Advisory Committee on Oil pollution of the Sea Research Unit on the Rehabilitation of Oiled Seabirds. Dept. of Zoology, University of Newcastle upon Tyne.

Tabel I. Codering en geslacht van de zeekoeten in bassin II.

Codering				Geslacht	Geboortedatum	
Links	Links	Rechts	Rechts			
boven	onder	boven	onder			
A						
R	W	R	5028800	♂	juni 1972	
R	G	R	5015160	♂		
W	R	R	-- 161	♀		
W	W	R	-- 162	♂		
W	G	R	-- 163	♂		
G	R	R	-- 164	♀		
G	W	R	-- 165	♀		
G	G	R	-- 166	♀		
--	--	W	-- 167	♀		
--	W	W	-- 168	♂		
--	R	W	-- 169	♂		
--	G	W	-- 170	♀		
R	R	W	-- 171	♀		
R	W	W	-- 172	♂		
R	G	W	-- 173	♀		
W	W	W	-- 175	♀		
W	G	W	-- 176	♂		
G	R	W	-- 177	♀		
--	--	G	-- 180	♀		
--	G	G	-- 183	♀		

fig. 1. Imitatie - rots, bovenaanzicht.
Onderverdeling in kwadranten.

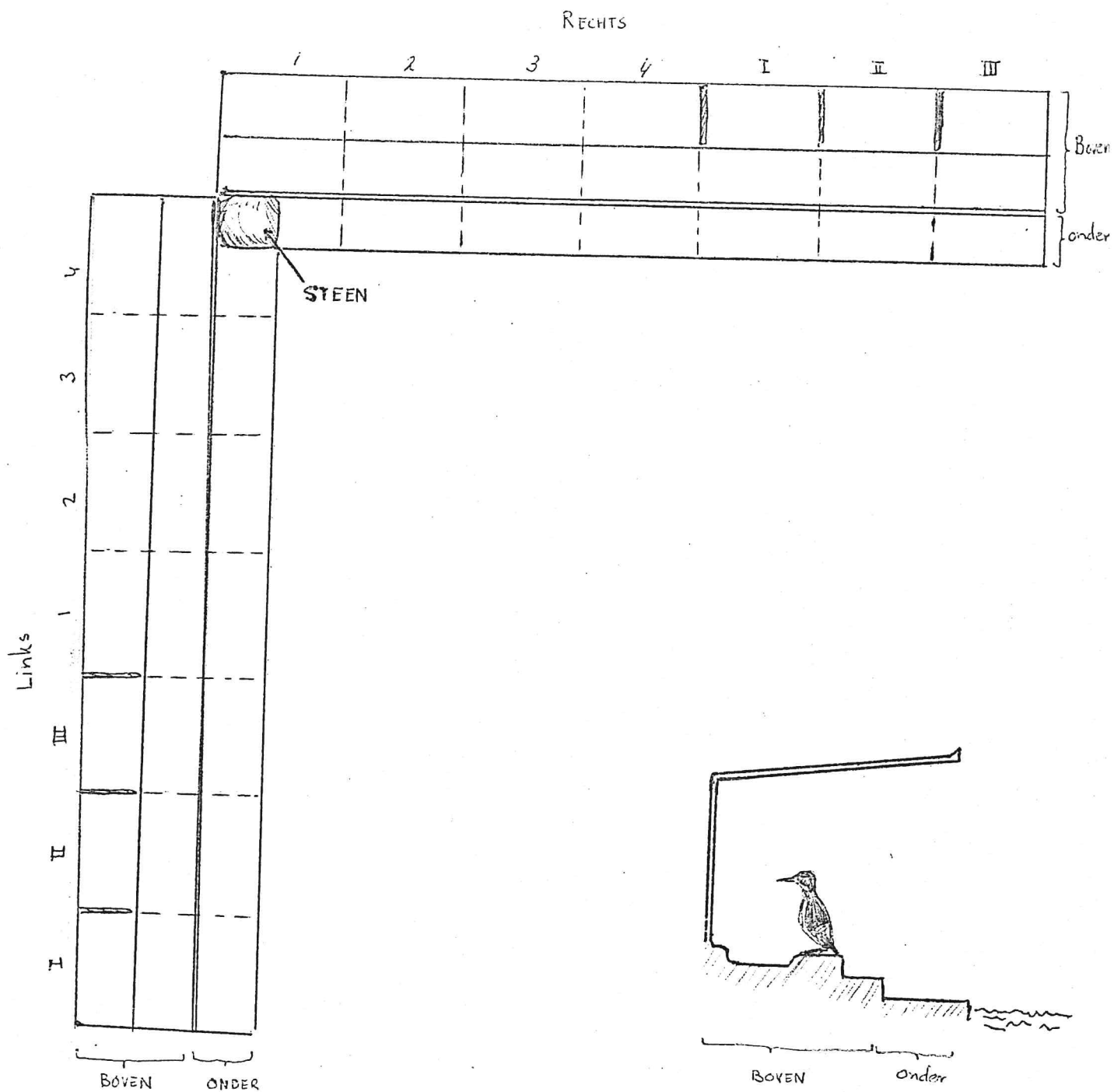


fig. 2. Zijaanzicht.

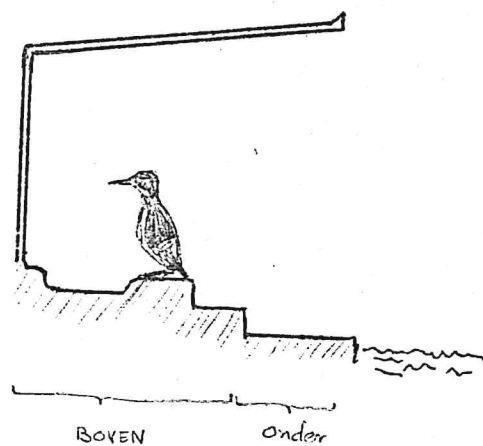


fig. 3 a. Plaatsbinding. periode 1-4 t/m 16-4-1974.

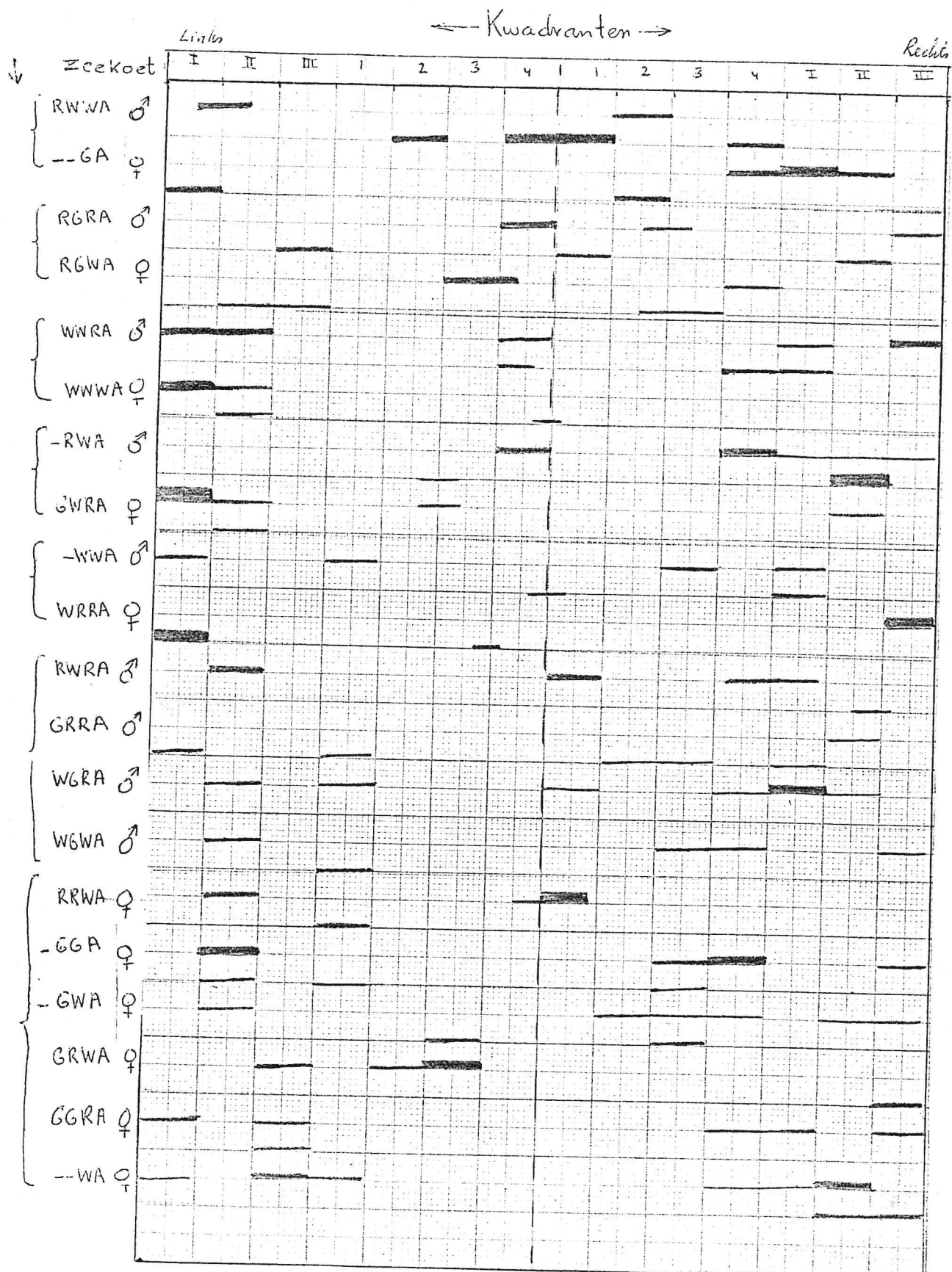


fig.

3 c

Platzbindung

periode 1-5 $\frac{1}{m}$ 15-5-1974

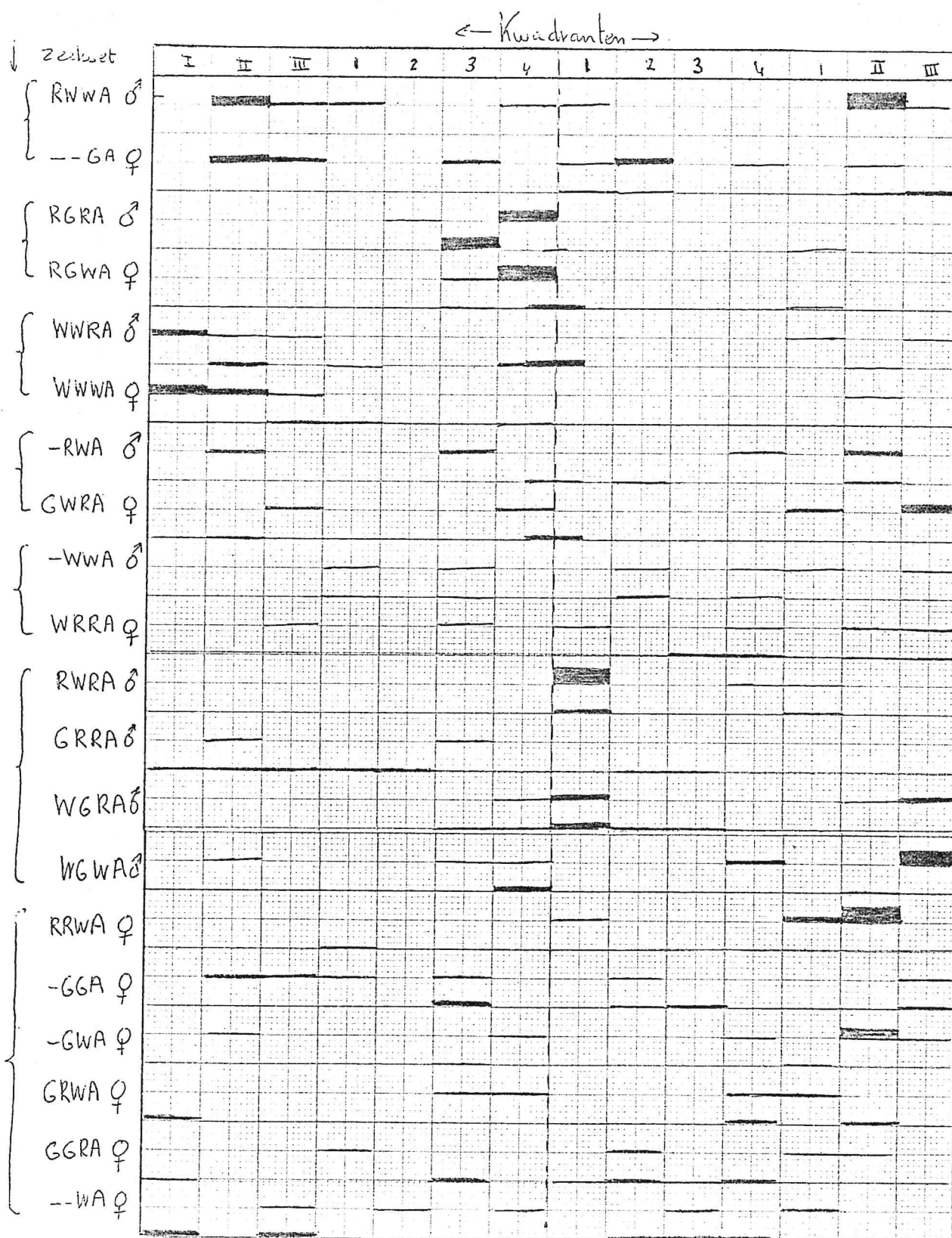
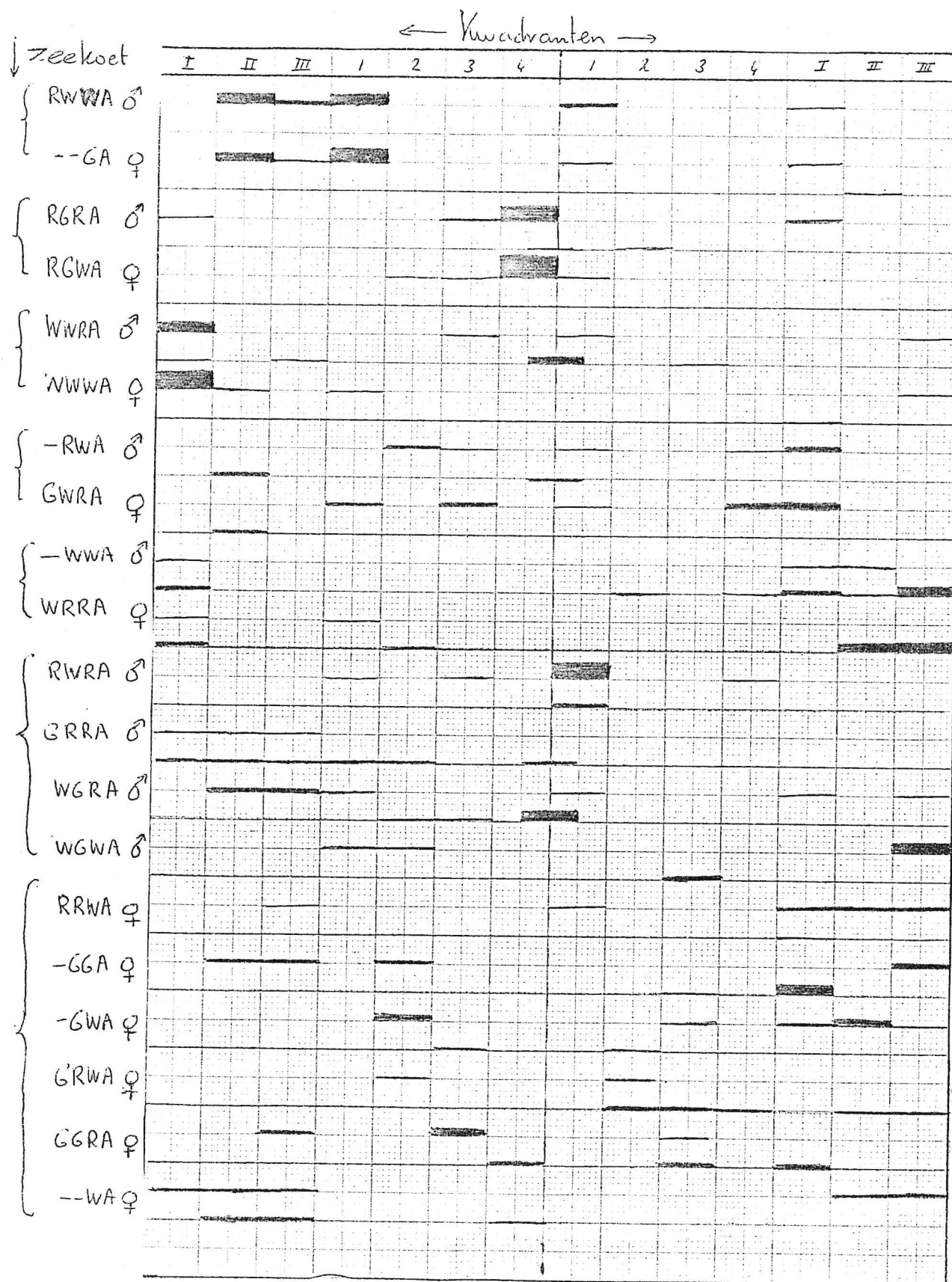


fig. 3 d

Plaatsbinding. Periode 16-5 t/m 31-5-1974



Plaatsbuiding Periode 1-6 t/m 15-6-'74

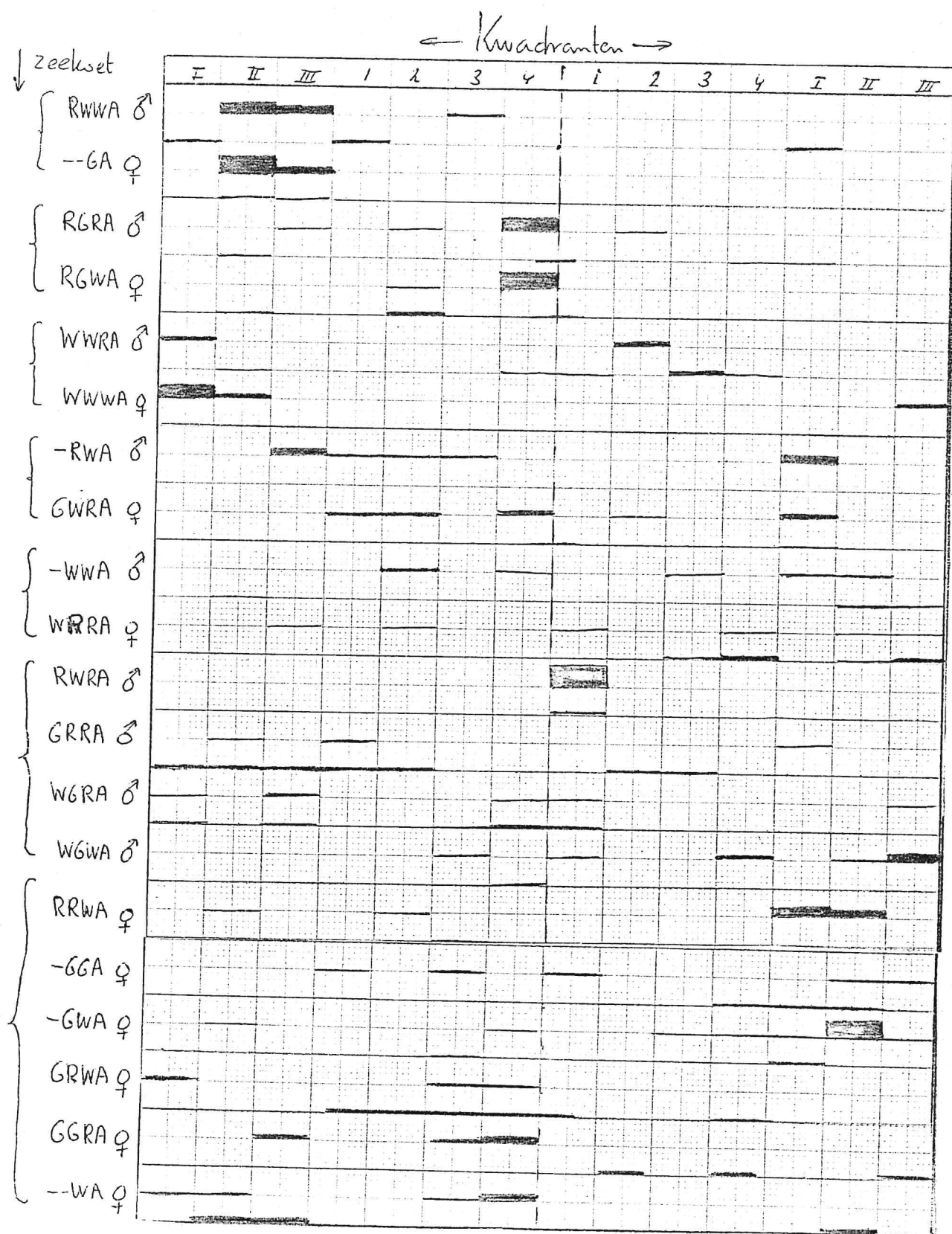
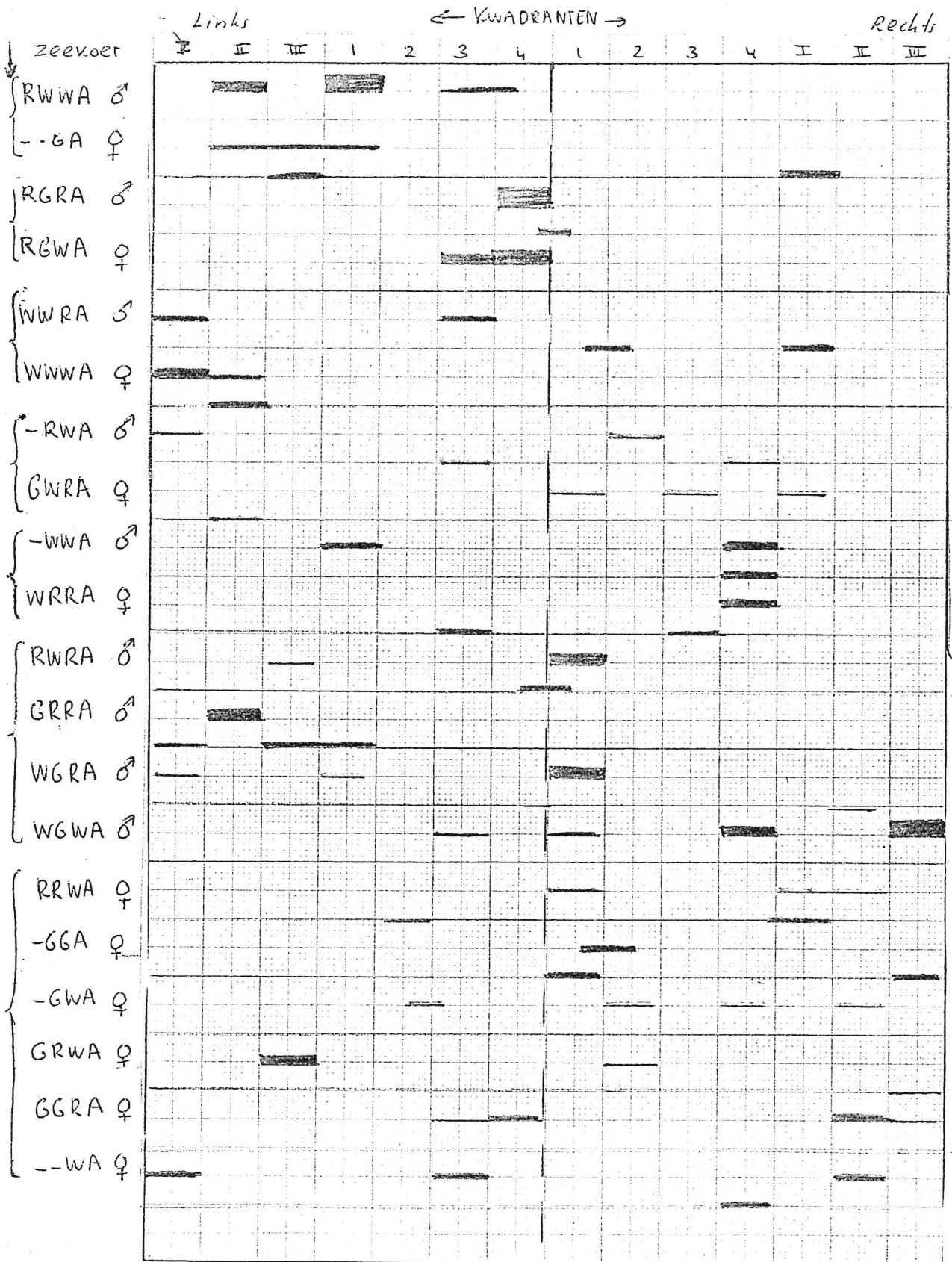


fig 3f

Plaatsbuiding

Periode 16-6⁺/m 30-6



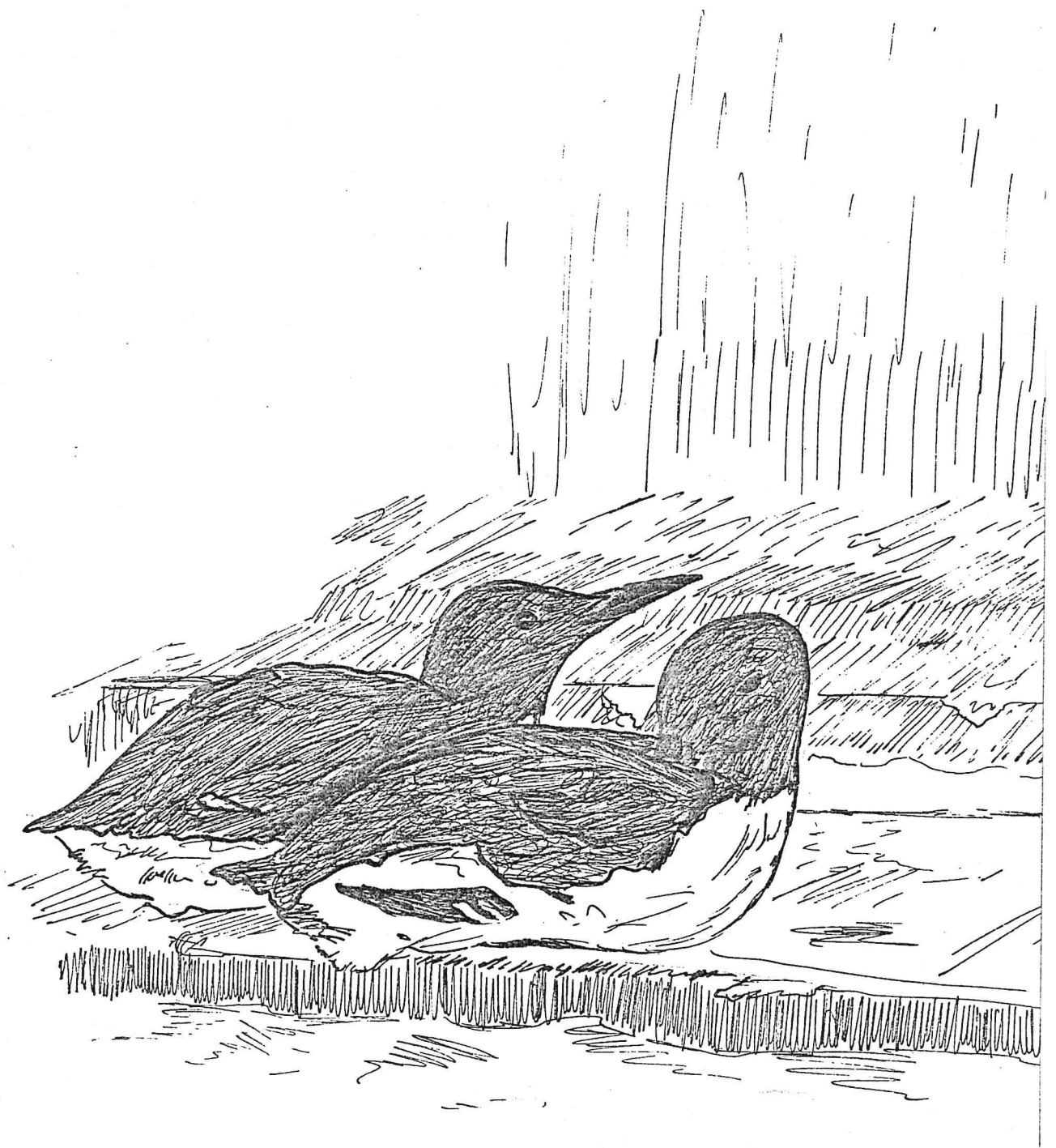
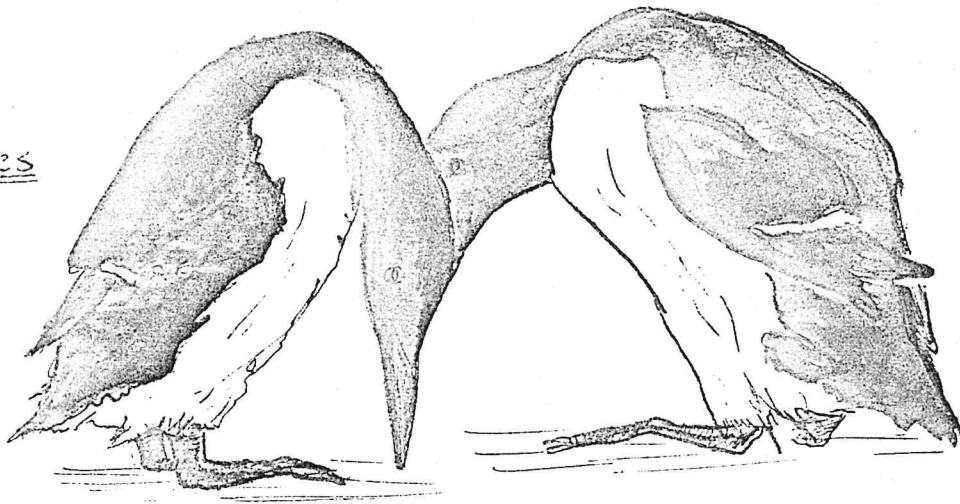
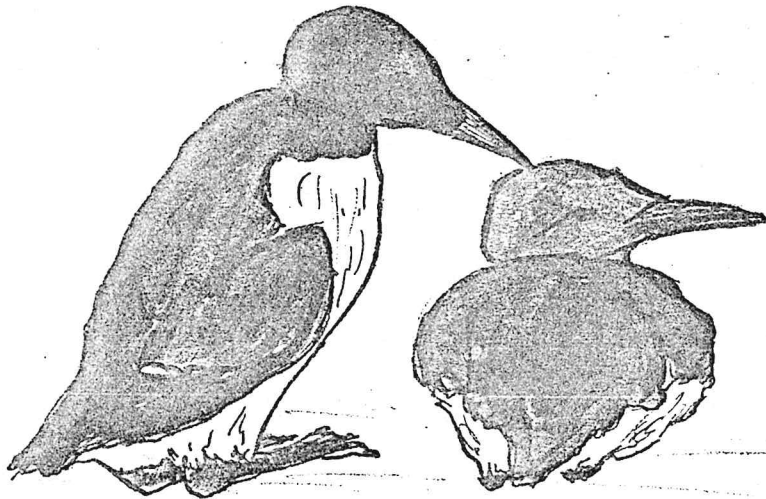


fig. 4 Het samen rusten.

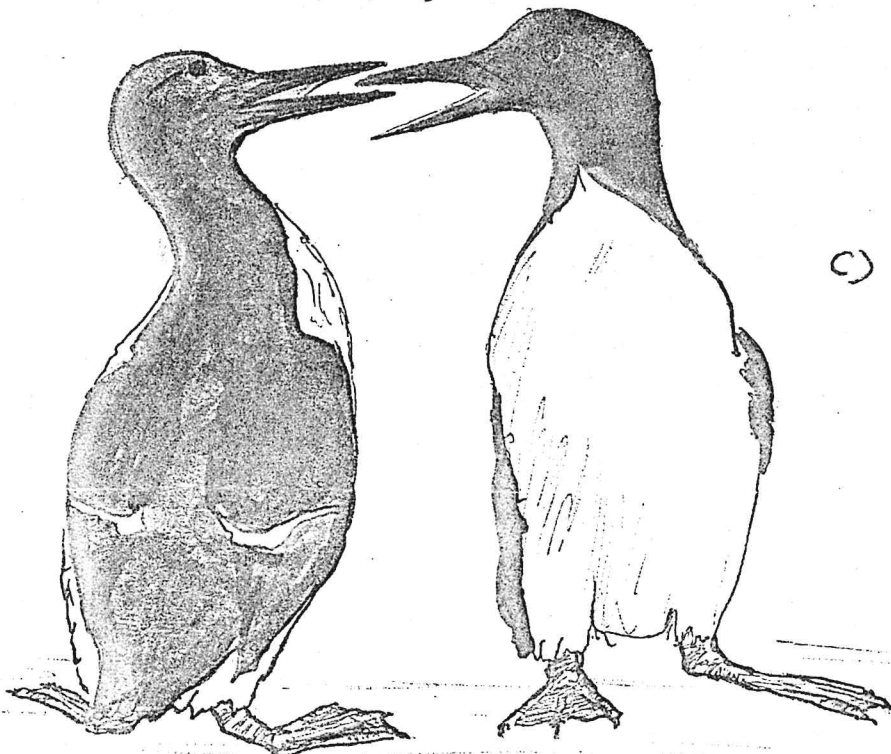
fig. 5
Interacties



a) grond inspectie



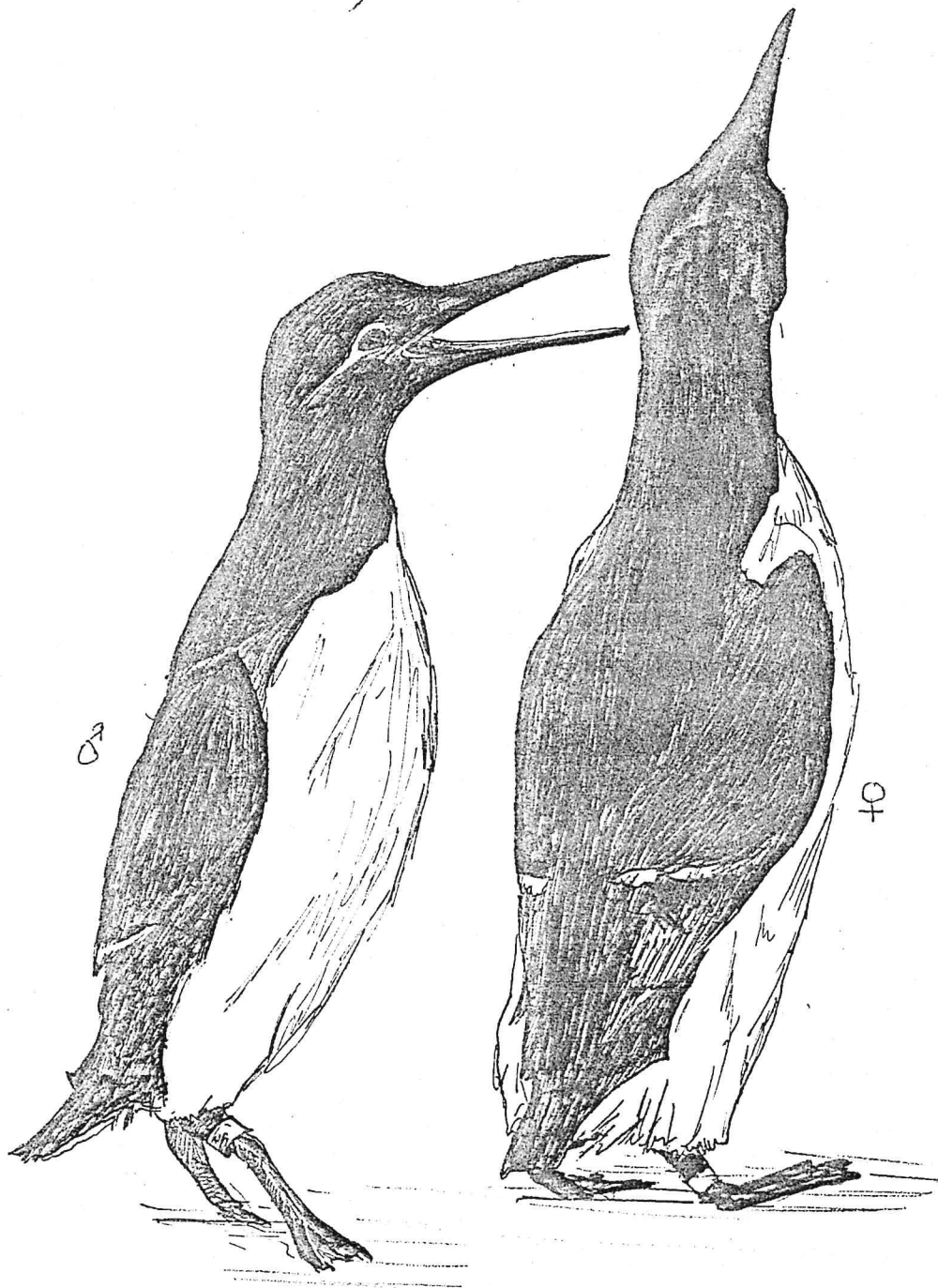
b) allopreening



c) billing.

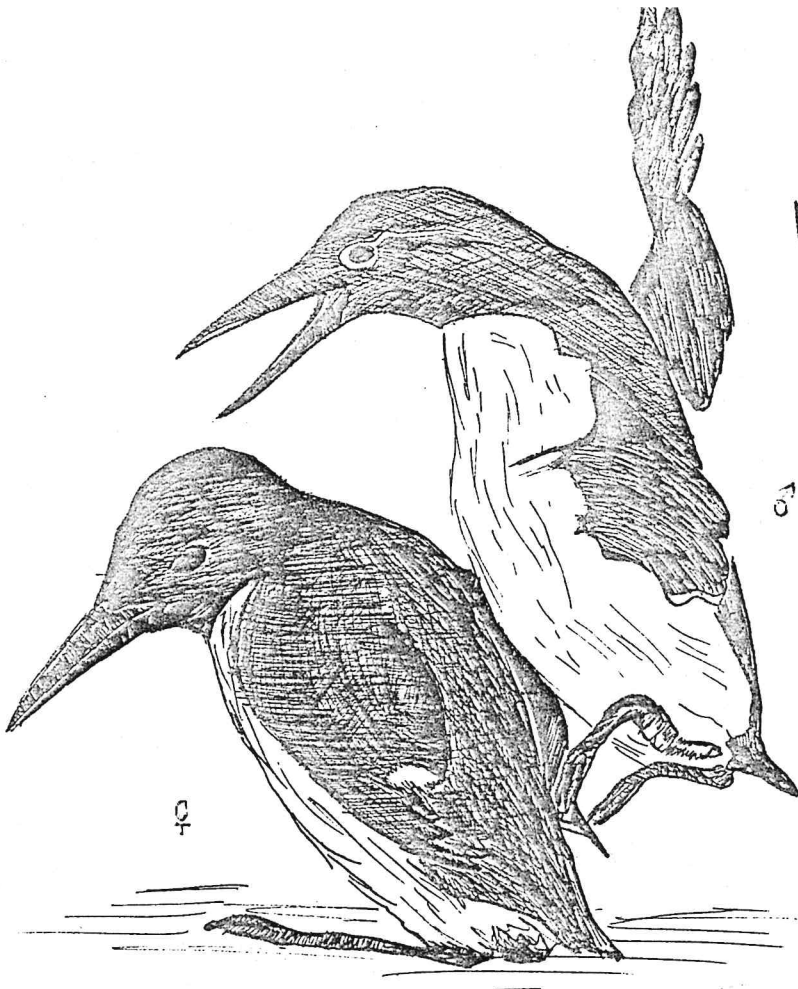
fig. 6 : Copulatie

a)

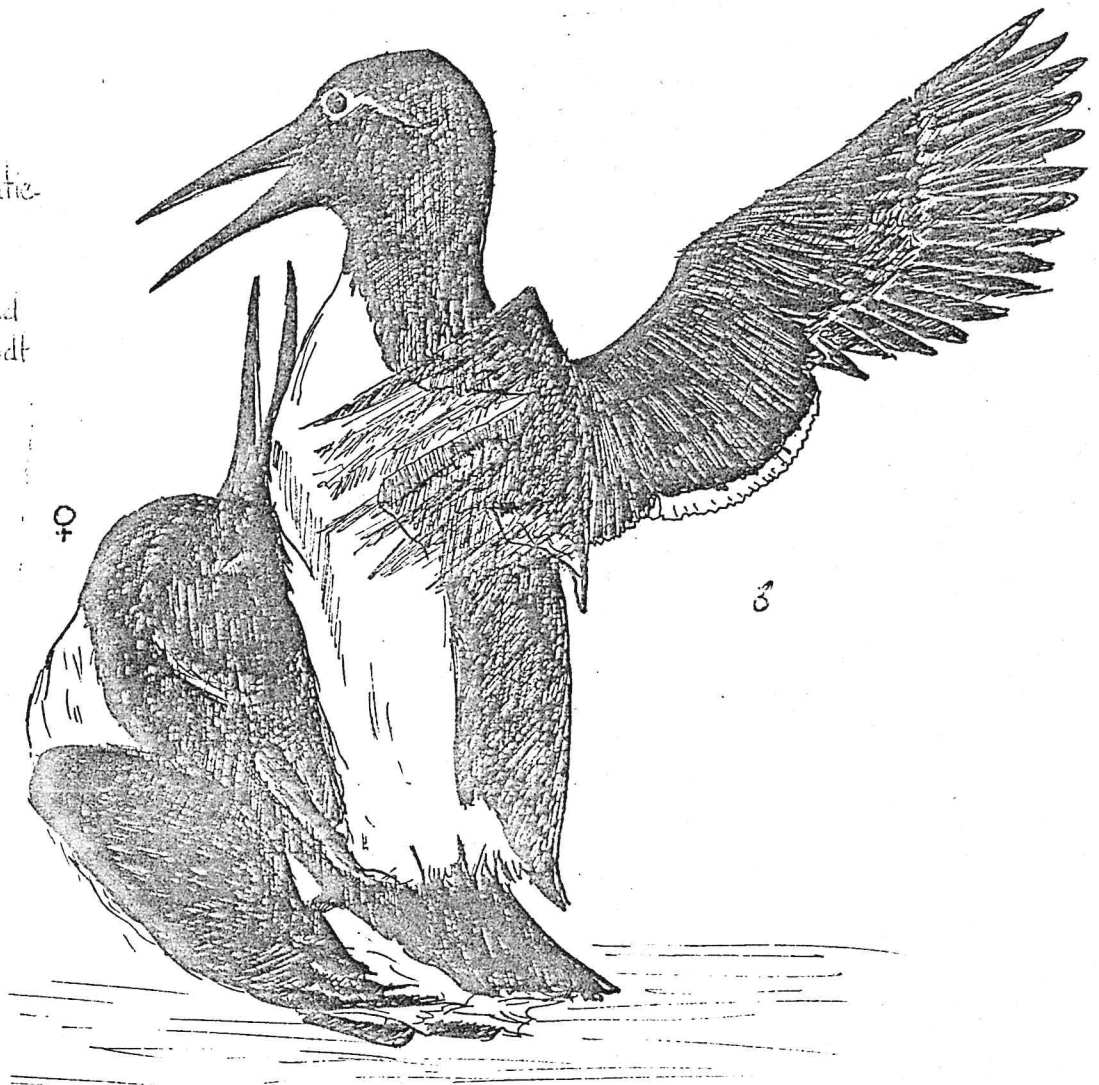


♂ benadert ♀, agressieve houding, echter de snavel is geopend.

b) Het mannetje springt op het vrouwtje.



c) Het vrouwtje slaakt de copulatie-roep, terwijl het mannetje zich vleugel klappend in evenwicht houdt



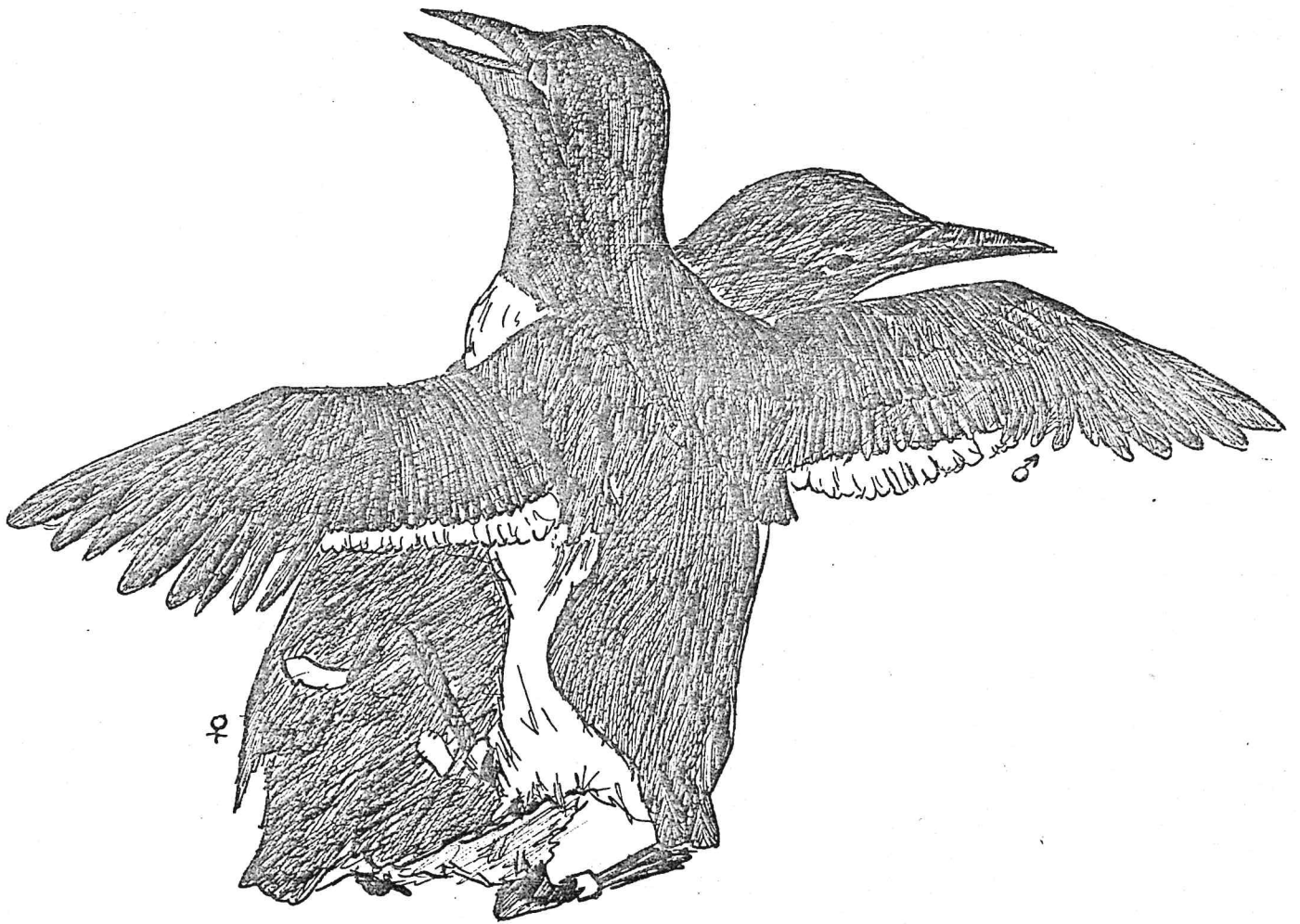
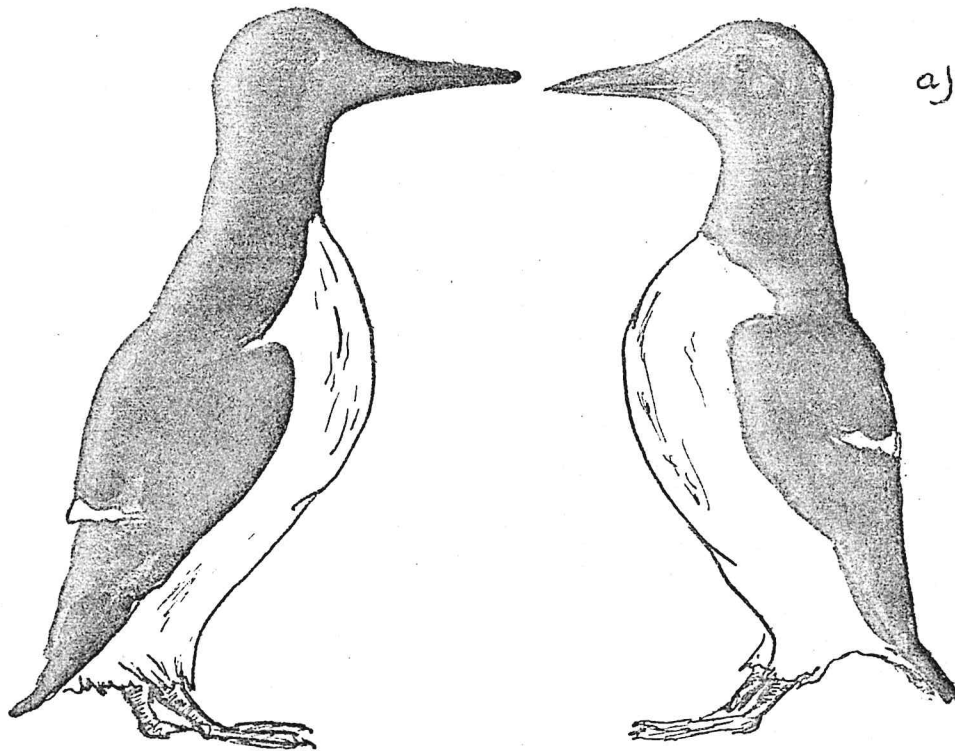
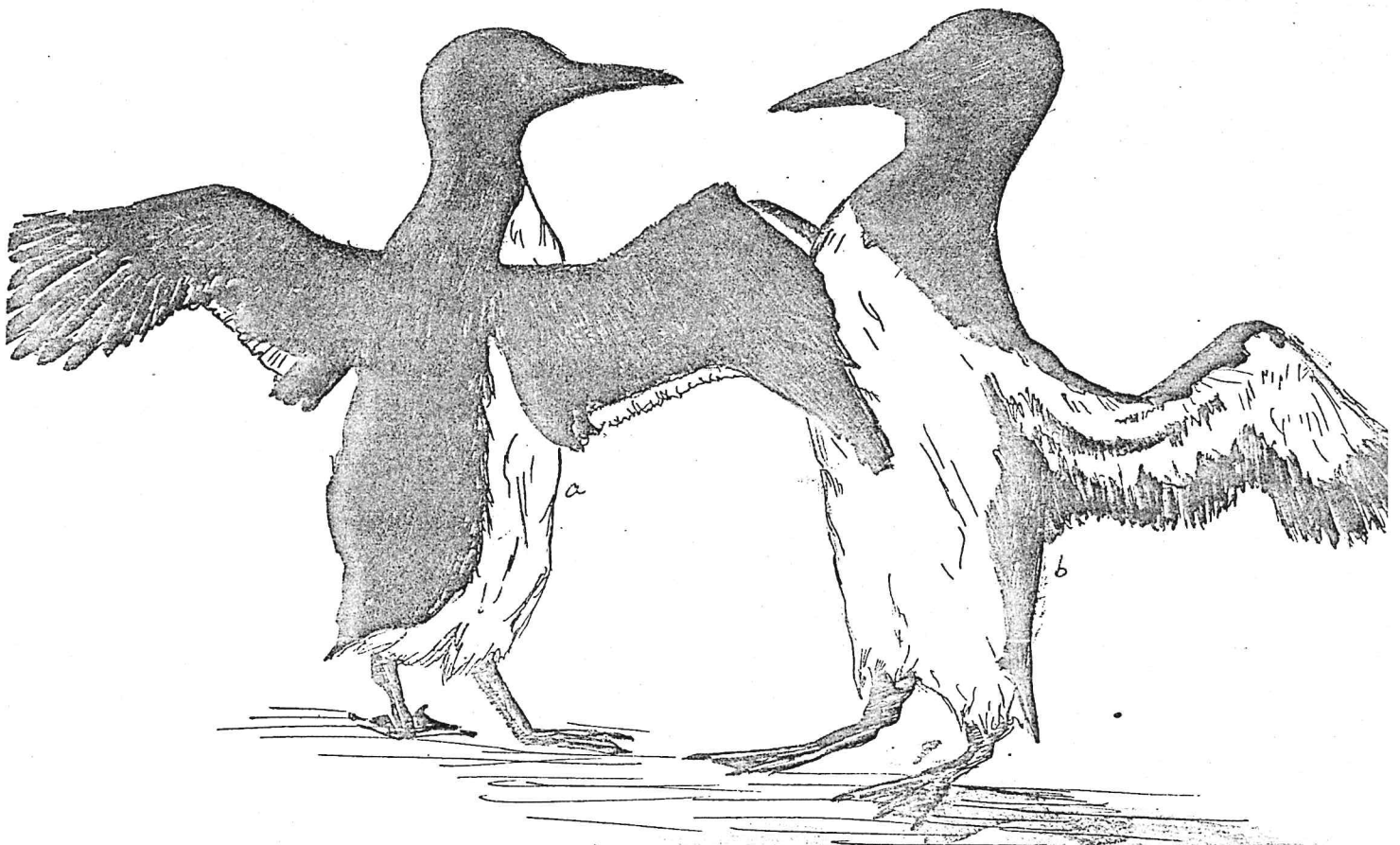


fig 6.d : Na afloop van de copulatie
staat het vrouwtje op en
werpt het mannetje van zich af.

fig 7 | Aggressive gedragingen.

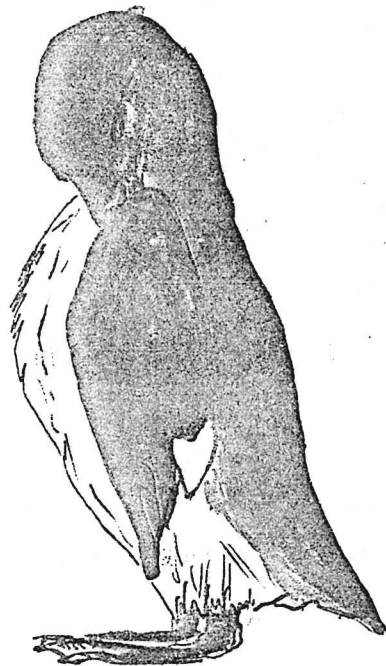


a) dreighoudin

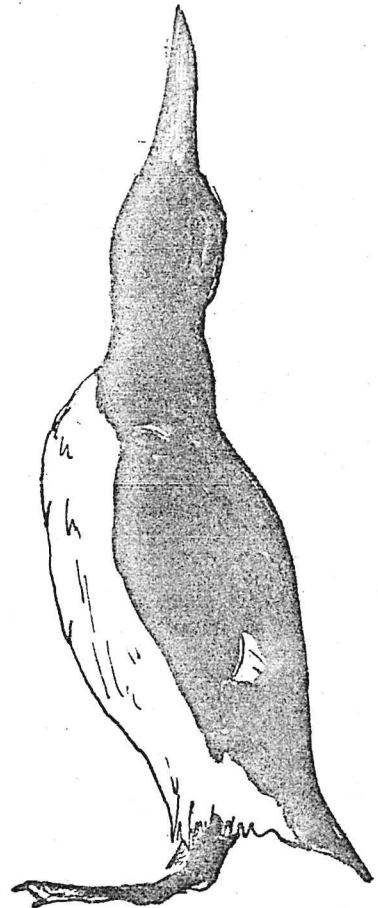


b) gerechtsklare houding

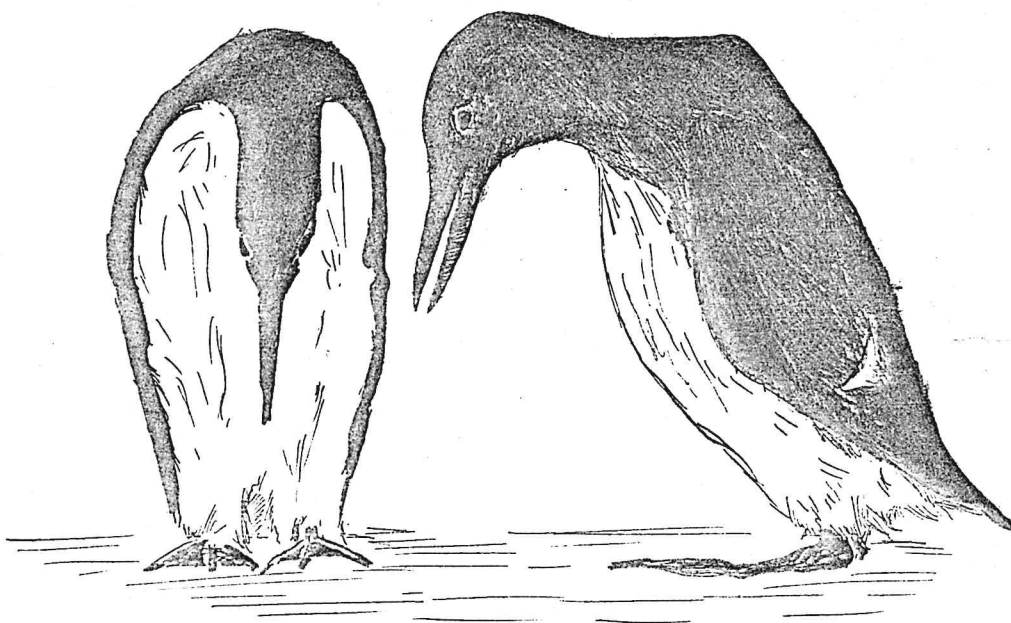
fig 8: Appeasement-gebaren.



a) autopreening



b) paalhouding



c) grondkyken