

All rights reserved

Internal reports are not to be reprinted or cited, it is only allowed by consent of the Netherlands Institute For Sea Research.

printed by  texel

PAARVORMING BIJ ZEEKOETEN
(URIA AALGE)*

door

DICK BRAND en BERT K. GLAZENBURG

INHOUD

1. Summary en Samenvatting	2
2. Inleiding	3
3. Werkwijze	5
3.1. Huisvesting van de zeekoeten	5
3.2. Herkenbaarheid van de zeekoeten	6
3.3. De observaties	7
3.4. Beschrijving van de copulatie en de door ons daarbij gehanteerde termen	7
4. De copulaties	9
4.1. Het aantal copulaties	12
4.2. De sekse	12
4.3. Het verband tussen het aantal en de mate van volledigheid van de copulaties	12
4.4. De paartjes	16
4.5. Verschillen in volledigheid van de copulaties tussen dieren die een voorkeur tot elkaar hebben en dieren die dat niet hebben	17
5. De voorkeur voor een plaats op de kunstrots	18
5.1. Rustplaatsen	19
5.1.1. Voorkeur van de groep voor de broedrichel	19
5.1.2. Voorkeurplaatsen van de groep op de broedrichel	19
5.1.3. Voorkeur van bepaalde individuen voor verblijfplaatsen op de kunstrots	22
5.1.4. Rustplaatsen van de voorkeurcombinaties	24
5.2. Copulatieplaatsen	24

* Intern verslag over werkzaamheden verricht in het kader van de studie aan de Stichting Opleiding Leraren, Utrecht. Op het NIOZ te Texel van april tot juli 1976, onder begeleiding van de hr. C. Swennen.

5.3. Relaties tussen voorkeurverblijfplaatsen en voorkeurecopulatieplaatsen	26
5.3.1. Een vergelijking van de v.v.p.'s van een zeekoet met zijn v.c.p.'s	26
5.3.2. v.v.p. van voorkeurecopulatiecombinaties .	27
5.3.3. v.v.p.'s en v.c.p.'s bij voorkeur- en niet voorkeurcombinaties	27
6. Voorkeurverblijfplaatsen, voorkeurecopulatieplaatsen en de broedplaatsen	30
6.1. De broedplaatsen	30
6.2. Nadere bijzonderheden over het broedgedrag . .	30
6.3. Broedplekken	31
7. Diskussie	31
7.1. Verschillen tussen de hier geobserveerde dieren in de vrije natuur	31
7.2. Mogen we de voorkeurecopulatiecombinaties een paar noemen?	33
7.3. Hebben zeekoeten een territorium?	35
7.4. Bepaling van de seksen	38
8. Literatuur	38

1. SUMMARY

Report of a research on the mating of Guillemots (*Uria aalge*) and their behaviour on the breeding ledge.

In 1976, from early May till half July, 37 animals were observed from which most were in the fifth year of life. These animals were kept in basins, covered by cages of gauze. Almost every animal showed to rest most of the time on the same place on the artificial cliff. Some animals had two such places. During the whole period they copulated. Most animals had a partner (and some more than one) with whom they copulated more frequently and more complete. These partners can be called pairs. Most of these pairs had at least one common resting place. Pairs copulate often on their common resting place or on the males resting place. Animals that are not pairs copulate often on the resting place of the female.

Two eggs are produced, both laid on a common resting place.

Defense of this resting place against intruders were sporadically noticed.

1. SAMENVATTING

Verslag van een onderzoek naar de paarband bij zeekoeten (*Uria aalge*) en hun gedrag op de broedplaats. In 1976, van begin mei tot half juli zijn 37 dieren, waarvan de meeste in het vijfde levensjaar, geobserveerd. Deze dieren werden in gevangenschap gehouden. Bijna ieder dier (op twee na) bleek meestal op dezelfde plaats op de aanwezige kunstrots te rusten. Een aantal dieren kende twee zulke plaatsen. Gedurende de hele periode zijn er copulaties waargenomen. De meeste dieren kenden een partner (en enkele zelfs meerdere) waarmee ze frequenter copuleerden, en waarmee de copulaties vollediger waren, dan met andere dieren. Deze koppels kunnen paartjes genoemd worden. De meeste van deze paartjes hadden tenminste één rustplaats gemeenschappelijk. Paartjes copuleren vaak op hun gemeenschappelijke rustplaats, of op de rustplaats van het mannetje. Copulaties tussen dieren die geen paartje zijn gebeuren juist vaak op de rustplaats van het vrouwtje. Twee eieren zijn er gelegd, beide op een gemeenschappelijke rustplaats van mannetje en vrouwtje. Verdediging van de rustplaats tegen vreemde dieren zijn niet of nauwelijks waargenomen.

2. INLEIDING

Sedert enkele jaren worden op het Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee (NIOZ), Texel, zeekoeten in gevangenschap gehouden. Naast onderzoek naar de mogelijkheid een groep

van deze dieren in goede konditie te houden (SWENNEN, 1973 en 1977) is er onderzoek gaande naar de rui, de fysiologie, het voedsel en het gedrag. Ook de kansen op revalidatie van stookolieslachtoffers worden onderzocht.

Zeekoeten vertonen geen uitwendige dimorfie, zodat het niet mogelijk is de dieren qua uiterlijk op sekse te onderscheiden (STORER, 1952). In 1975 heeft VAN DER STEEN twee methodes aangegeven om de seksen van elkaar te onderscheiden, namelijk door middel van gaschromatografische analyse van het bloedplasma en door middel van verschillen in het gedrag.

Dit onderzoek gaat door op het gedragsonderzoek en richtte zich op de paarband die bij zeekoeten verondersteld wordt (TSCHANZ, 1959). Doel was het beschrijven van de seksuele relaties tussen de zeekoeten. Hiervoor was het nodig eerst een algemeen beeld te krijgen van de gedragingen van de zeekoeten op de rots. Bij het opzetten van ons onderzoek hebben we ons laten leiden door een vijftal vragen:

1. Bestaat er partnervoorkeur bij de copulaties?
2. Bestaat er een plaatsvoorkeur voor de copulaties?
3. Bestaat er voorkeur voor een verblijfplaats op de rots?
4. Is er een verband tussen de plaats waar een dier bij voorkeur verblijft en de plaats waar de copulaties van het dier plaatsvinden?
5. Wordt de plaats waar de dieren verblijven en/of copuleren de latere broedplaats?

Wij willen de heer Swennen ervoor bedanken dat hij de mogelijkheid heeft gegeven om dit onderzoek te doen en tevens willen we de heren C. Swennen, J. Zuidewind en P. Duiven bedanken voor hun prettige samenwerking. De heer R. Pos bedanken we voor het met ons doornemen van het ontwerpverslag.

3. WERKWIJZE

3.1. Huisvesting van de zeekoeten

De zeekoeten zijn gehuisvest in twee bassins, 1 en 2 genoemd, waar tijdens het onderzoek respectievelijk 19 en 18 individuen aanwezig waren. Het grootste deel van het jaar verblijven de dieren op het water. Slechts in de broedtijd en in de tijd die daaraan voorafgaat is er een kunstmatige rots in een van de hoeken van ieder bassin. De kunstrots is door de zeekoeten zowel vliegend als door een trapje te bereiken (SWENNEN, 1977). Het hele achterste, hoge gedeelte van de rots wordt de broedrichel genoemd.

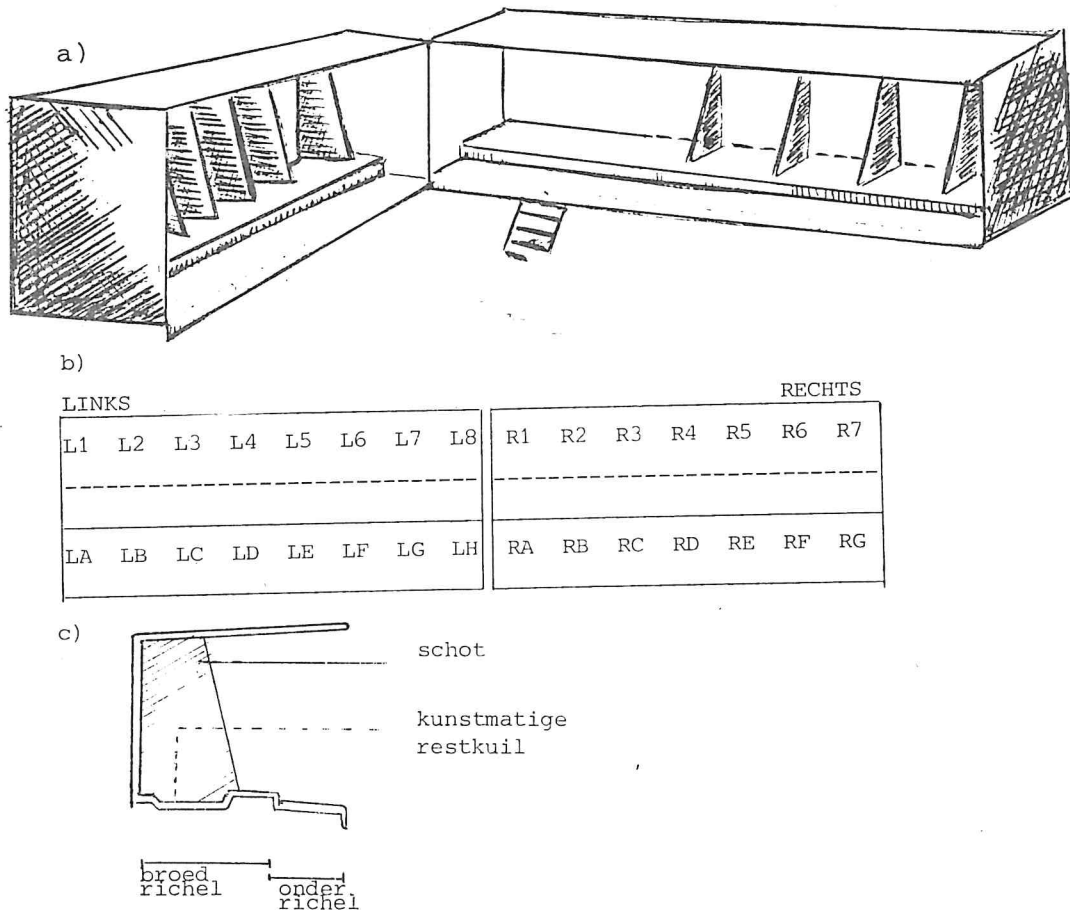


Fig. 1. a. schets van de kunstmatige rots; b. plattegrond en nummering van de gebieden op de kunstrots; c. dwarsdoorsnede van de kunstrots.

3.2. Herkenbaarheid van de zeekoeten

Elke individu is herkenbaar aan twee of drie gekleurde ringen (groen, rood of wit), waarvan er twee om de ene en een om de andere poot bevestigd zijn. Bovendien heeft elke zeekoet een aluminiumring van het Vogeltrekstation in Arnhem. In het verslag zullen de vogels met nummers worden aangeduid.

Bassin 1		Bassin 2	
Ringcombinatie	nummer	Ringcombinatie	nummer
-aRR	1. 1	WWRA	2. 1
GR-a	1. 2	GRWa	2. 2
-aGG	1. 3	RRWa	2. 3
-WGa	1. 4	GRRa	2. 4
RW-a	1. 5	-RWa	2. 5
GW-a	1. 6	-GGa	2. 6
--Ra	1. 7	RWWa	2. 7
RR-a	1. 8	WWWa	2. 8
WWGa	1. 9	--Ga	2. 9
-aWW	1.10	RGRa	2.10
--Wa	1.11	RGWa	2.11
-GRa	1.12	WGWa	2.12
-RGa	1.13	GGRa	2.13
WR-a	1.14	GWa	2.14
-R-a	1.15	RWRA	2.15
WGGa	1.16	-WWa	2.16
RRGa	1.17	WGRa	2.17
RG-a	1.18	-GWa	2.18
GGGa	1.19		

Fig. 2. Ringcombinaties en nummers van de dieren. Bijvoorbeeld dier nr. 1.1.: heeft om de linkerpoot alleen een aluminiumring, om de rechterpoot twee rode ringen; dier nummer 1.2: heeft om de linkerpoot een groene ring boven en daaronder een rode, om de rechterpoot alleen een aluminium ring.

3.3. De observaties

De observaties werden zó verricht dat de dieren zo min mogelijk in hun gedrag werden gestoord. Wanneer verstoring plaatsvond, door voeren of schoonmaakwerkzaamheden, werden de observaties gestaakt.

Voor de observaties was een hut beschikbaar zodat onder alle weersomstandigheden waargenomen kon worden.

De waarnemingsperiode duurde van 26 april tot en met 20 juli. In die tijd zijn er gedurende 300 uur nauwkeurige observaties gedaan. Deze vonden plaats op alle uren wanneer er daglicht was.

Na een korte inwerkperiode voorafgaand aan 26 april werd besloten de volgende waarnemingen te doen:

- Enkele malen per dag werden de dieren die zich op de kunstrots bevonden genoteerd met de plaats waar ze zich bevonden. Van elk bassin zijn zo bijna 100 opnames gemaakt. Deze opnames werden gemaakt wanneer vrijwel alle dieren zich op de rots bevonden en de meeste in rusthouding zaten of lagen.
- Van elke copulatie, geobserveerd tijdens de waarnemingsuren, werden tijdstip, duur, betrokken individuen en plaats genoteerd. Tevens werd beoordeeld of de copulatie als volledig kon worden beschouwd, als onvolledig, of dat er sprake was van een "verkrachting". Daarnaast hebben we gelet op het agressieve gedrag dat de dieren soms tegenover elkaar vertoonden.

3.4. Beschrijving van de copulatie en de daarbij gehanteerde termen

TUCK (1960) geeft een beschrijving van de copulatie bij

zeekoeten: "During the copulation, the female leans forward and elevates her rump. Her head and bill are stretched forwards and upwards. The male mounts from the side, using his wings to keep balance. When the male mounts, the female throws her head backwards and opens her bill wide and utters a hoarse "copulation call". Immediately after the copulation call, the head is moved forward into the plane of the body. The male stands half upright on her back, his neck bent and his bill pointing upwards. Sometimes he calls loudly during copulation and sometimes remains silent. Copulation is usually concluded by the female rising, so that the male glides off her back. In some instances, the male remains quietly on her back. In such cases, the female utters the copulation call, which usually revives the copulation movements of the male".

In tegenstelling tot TUCK namen wij meestal waar dat het mannetje op het vrouwtje stapt nádat zij de copulatieschreeuw heeft laten horen. Deze volgorde lazen we ook bij STEEN, 1975.

Bij de waarnemingen is speciaal gelet op drie fasen waarin de copulaties konden worden onderverdeeld. In de eerste fase laat de vrouwelijke partner de onmiskenbare copulatieroep horen en "hurkt" daarbij. In de tweede fase bestijgt de mannelijke partner het wijfje. In de derde fase worden de staarten zijwaarts gebogen en worden de cloaca's tegen elkaar gedrukt.

TUCK (1960) beschrijft al dat deze fase niet altijd te zien is. Wanneer deze derde fase ontbreekt word in dit verslag van een onvolledige copulatie gesproken. In STEEN (1975: 9) staat de copulatiepoging zonder een enkele inleidingsprocedure van het mannetje beschreven, waarbij dus ook de eerste fase ontbreekt, en het mannetje probeert direkt het vrouwtje te bespringen. Zo'n copulatiepoging wordt een "verkrachting" genoemd. Wordt er in het vervolg van copulaties gesproken,

dan kan die een van de drie bovengenoemde differentiaties inhouden. TUCK schrijft verder over het stimulerend effect dat de copulatie van een paartje op de andere dieren heeft zodat deze ook gaan copuleren. Voorts spreekt hij over veelvuldig promiscu gedrag. Dit hebben wij ook waargenomen. Zoals bekend copuleren papegaaiduikers altijd op het water. Van zeekoeten en alken wordt aangenomen dat ze op het land copuleren (CONDOR, 1950 en DRENT, 1965). Alleen TUCK (1960) vermeldt: "Copulation usually takes place on the actual nest site, rarely in the water or on the icefloes. It occurs most frequently when the male flies into the nest site and the female is in prone position, similar to that assumed during incubation".

Tijdens de waarnemingsperiode is in bassin 2 een bijzondere copulatie waargenomen. Op 26 mei zwommen RGRa en GRRa in het water. Er waren nog een aantal zeekoeten in het water. Zonder aanwijsbare aanleiding begon het vrouwtje GRRa te roepen (copulatieroep) en gooide daarbij de kop in de nek. RGRa, een mannetje en copulatiepartner van GRRa kwam aanzwemmen en zwom tegen de achterzijde van het wijfje aan. Met behulp van de vleugels probeerde hij haar te beklimmen. Dat lukte ook, maar hij gleed bijna meteen weer van haar af. Dit duurde vier seconden. Na afloop vond er nog enkele seconden "bowen" plaats. Die dag zijn ze niet meer copulerend waargenomen.

4. DE COPULATIES

Uit Tabel I kan de copulatiepartnervoorkeur worden afgeleid. Hierin staan het aantal copulaties, het al of niet geslaagd zijn, en het dier waarmee gecopuleerd is voor iedere zeekoet gedurende de hele waarnemingsperiode vermeld.

TABEL I

Horizontaal bovenaan de nummers van dieren die de vrouwelijke rol vervulden. Verticaal vooraan de nummers van dieren die de mannelijke rol vervulden. Eerste cijfer: het totaal aantal keren dat twee dieren met elkaar copuleerden, daarachter: onder elkaar achtereenvolgens het aantal volledige- en onvolledige copulaties en het aantal verkrachtingen. Geheel rechts en geheel onderaan: het totaal aantal copulaties van ieder dier. Dieren met een asterix vervulden zowel de mannelijke als de vrouwelijke rol.

a) bassin 1											
No.	7	1	5	12*	9*	13	8	18	6*	19	
	22: 6						7:4		2:0		10:31
	16						3		2		21
12*	0						0		0		0
	6: 1	16: 5		15:7			1:-		3:0		13:41
1	5	11		8			1		3		28
	0	0		0			0		0		0
	10: 0		16:6				1:0	5:2	1:1		9:33
4	7		8				1	2	-		18
	3		2				0	1	-		6
	1: 0					10:5					5:11
14	1					4					5
	0					1					1
	9: 3	1: 0	1:0								3:11
6*	6	0	1								7
	0	1	0								1
	5: 0					1:0		3:0			0:9
17	1					0		1			2
	4					1		2			7
	2: -		1:-						1:0	0:4	
16	1		1						0	2	
	1		-						1	2	
							1:0			0:1	
15							0			0	
							1			1	
				14:4							4:14
10				9							9
				1							1
	1: 0										0:1
9*	0										0
	1										1
TOTAAL	49:10	24: 5	17:6	16:7	14:4	11:5	9:4	9:2	6:1	1:0	44:156
	35	13	9	9	9	4	5	3	5	0	92
	4	6	2	0	1	2	0	4	0	1	20

b) bassin 2,

11

4.1. Het aantal copulaties

Twee dieren in bassin 1 komen niet in Tabel I voor, ze zijn geen enkele keer bij een copulatie betrokken geweest. Het zijn de nummers 1.3 en 1.11. In het tweede bassin hebben veel meer copulaties plaatsgevonden dan in het eerste bassin. De oorzaak voor de geringere aktiviteit in bassin 1 moet gezocht worden in het feit dat een aantal dieren uit dit bassin blootgesteld is geweest aan laboratoriumproeven, wat gevolgen heeft gehad voor de voortplantingskonditie.

4.2. De sekse

Op grond van de gegevens van de copulaties van de zee-koeten is het mogelijk een lijst van mannetjes en vrouwtjes te maken. De dieren 1.12 en 1.6 worden ondanks het aantal keren dat ze in de vrouwelijke rol aan copulaties deelnamen beschouwd als mannetjes. Het andere rolgedrag van 2.1, 2.7 en 1.9 is een incidentele gebeurtenis geweest. Van de dieren 1.11 en 1.3 kan uit het gedrag niet hun sekse worden afgeleid.

4.3. Het verband tussen het aantal en de mate van volledigheid van de copulaties

Dit mogelijke verband is onderzocht door de volledige en onvolledige copulaties van de dieren tesamen in beschouwing te nemen. De gegevens van bassin 1 en 2 zijn hiervoor samen genomen, met dien verstande dat slechts gegevens gebruikt werden van zeekoeten die bij minimaal acht copulaties betrokken waren en waarvan er minstens een volledig was. (Dit was nodig om het effect van de inaktieve dieren zo klein te maken).

Fig. 3. a) mannetjes

aantal volledige
copulaties

$$y = 0,357 x$$

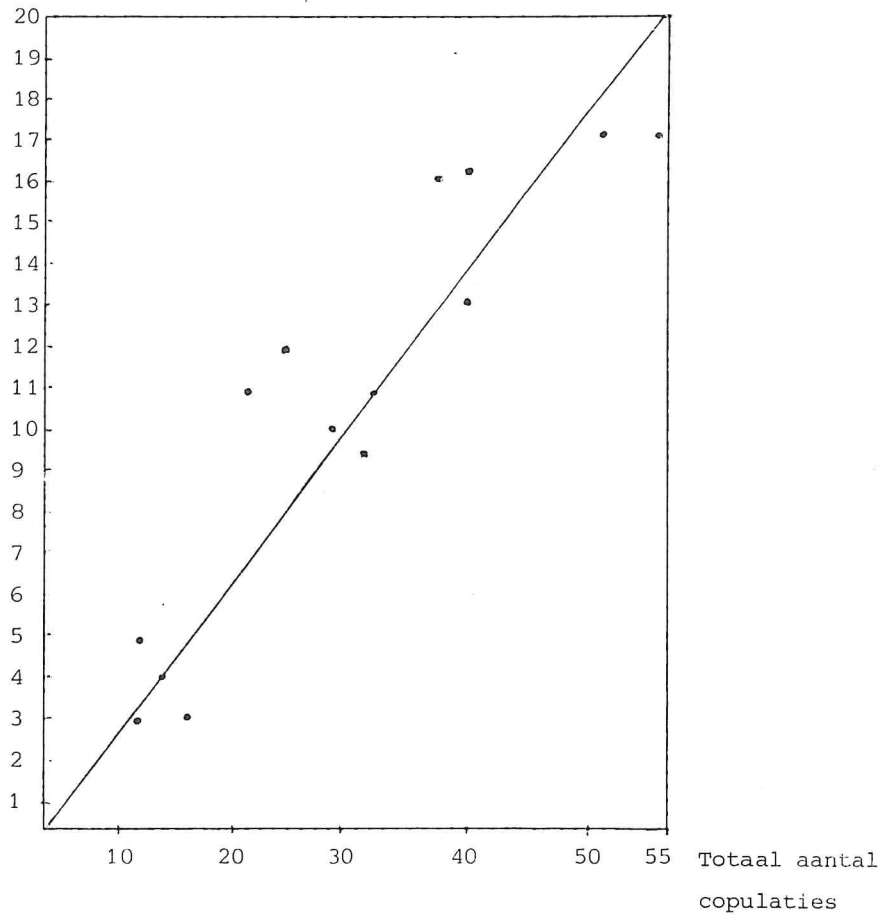


Fig. 3. De mate van volledigheid van de copulatie als functie van het aantal volledige en niet-volledige copulaties.

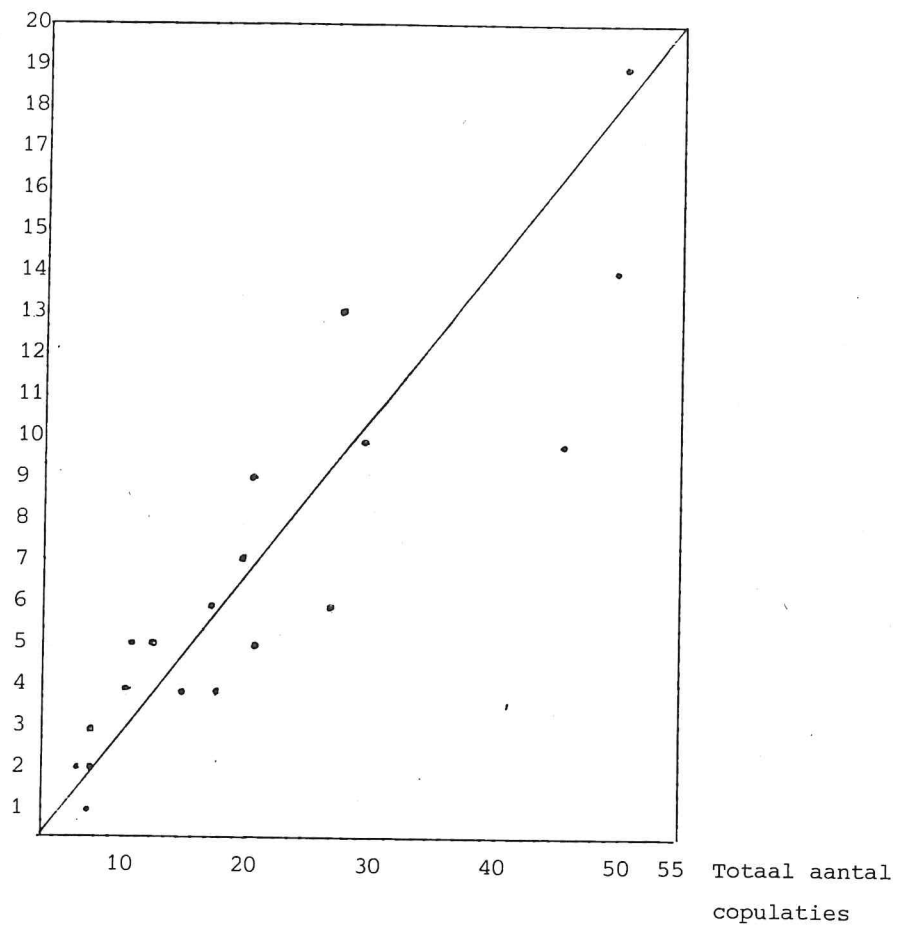
Zowel wat betreft de mannetjes als de vrouwtjes blijkt er geen verschil te zijn in de mate van volledigheid van de copulaties tussen dieren die veel gecopuleerd en dieren die weinig gecopuleerd hebben.

De gegevens van alle zeekoeten die vaker dan acht keer ge-

Fig. 3. b) vrouwtjes

aantal volledige
copulaties

$$y = 0,315 x$$



copuleerd hebben staan in Figuur 3 weergegeven, waarbij het totaal aantal copulatie en het aantal volledige copulaties tegen elkaar zijn afgezet.

TABEL II

Het verwachte aantal copulaties tussen de dieren bij at random copulatie. De getallen zijn berekend als het produkt van het totale aantal copulaties van twee dieren, gedeeld door het aantal keren dat er in totaal in het bassin gecopuleerd is.

a) bassin 1

No.	7	1	5	12*	9*	13	8	18	6*	19
12*	9,7	4,8	3,4	3,2	2,8	2,2	1,8	1,8	1,2	0,2
2	12,8	6,3	4,5	4,2	3,7	2,7	2,4	2,4	1,6	0,3
4	10,4	5,1	3,6	3,4	3	2,3	1,9	1,9	1,3	0,2
14	3,5	1,7	1,2	1,1	1	0,8	0,6	0,6	0,4	0,07
6*	3,5	1,7	1,2	1,1	1	0,8	0,6	0,6	0,4	0,07
17	2,8	1,4	1	0,7	0,8	0,6	0,5	0,5	0,4	0,06
16	1,3	0,6	0,4	0,4	0,4	0,3	0,2	0,2	0,15	0,03
15	0,3	0,2	0,1	0,1	0,1	0,07	0,06	0,06	0,04	0,00
10	4,4	2,1	1,5	1,4	1,3	1	0,8	0,8	0,5	0,09
9*	0,3	0,2	0,1	0,1	0,1	0,07	0,06	0,06	0,04	0,00

b) bassin 2

No.	11	8	4	6	18	16	3	9	2	14	1*	7*
13	10,3	10,1	5,2	5,7	5,4	3,6	2,4	2,1	1	4,8		
1*	11,9	11,7	6	6,7	6,2	4,1	2,8	2,5	1,1	5,4		
10	6,2	6,1	3,1	3,5	3,3	2,2	1,4	1,3	0,6	2,9		
5	5,1	5	2,5	2,8	2,6	1,8	1,2	1,1	0,5	2,3		
7*	8,3	8,1	4,1	4,6	4,3	2,9	1,9	1,7	0,8	3,8		
17	4,5	4,4	2,2	2,5	2,3	1,5	1	0,9	0,4	2,1		
12	1,4	1,4	0,7	0,8	0,7	0,5	0,3	0,3	0,1	0,7		
15	4,2	4,2	2,1	2,4	2,2	1,5	1	0,9	0,4	2		

4.4. De paartjes

Om de seksuele relaties te onderzoeken kunnen we berekenen of de dieren een "voorkeur" voor een partner bij de copulaties hebben. Hiertoe moeten we eerst berekenen hoe de copulatiefrequenties van elk dier zijn wanneer er at random gecopuleerd zou worden. Rekening houdend met het verschil in aktiviteit komen we dan tot verwachtingen voor het aantal copulaties tussen de verschillende individuen. Deze verwachte copulaties zijn te vinden in Tabel II.

Vergelijken we nu Tabel II met de waargenomen aantallen copulaties uit Tabel II, en passen we hierbij de χ^2 -toets toe, dan vinden we in beide bassins een aantal koppels die een duidelijke "voorkeur" tot elkaar hebben. De zo gevonden voorkeurocopulatiecombinaties staan in Tabel III.

Tabel III

Voorkeurocopulatiecombinaties (paartjes) van bassin 1 en 2, in afnemende mate van significantie (Copulatiefrequentie), met daarachter de χ^2 -waarden

a. bassin 1 (9 vrijheidsgraden)				b. bassin 2 (7 vrijheidsgraden)			
mannelijke partner No.	vrouwelijke partner No.	χ^2	p	mannelijke partner No.	vrouwelijke partner No.	χ^2	p
10	9	124,1	<0,05	15	14	180,5	<0,05
14	13	105,8	"	5	6	160,5	"
4	5	42,7	"	17	16	160,2	"
2	12	27,8	"	10	4	154,7	"
12	7	15,6	<0,1	13	11	153	"
12	8	15	"	1	8	112,6	"
2	1	14,9	"	12	3	108,3	"
				7	18	81,3	"
				10	9	17	"
				7	2	12,8	<0,1

In bassin 2, waar ook de copulatiefrequentie veel hoger lag, is ook de paarband van de eerste vijf partners veel duidelijker. In dat bassin zijn ook meer koppels. Opvallend zijn de drie relaties van dier 1.12. Dit dier gedraagt zich als mannetje en als vrouwtje. Verder hebben de dieren 1.2, 2.10 en 2.7 twee voorkeurcombinaties, alle drie zijn het mannetjes. Op grond van deze uitkomsten spreken we nu van voorkeurcombinaties en niet- voorkeurcombinaties.

4.5. Verschillen in volledigheid van de copulaties tussen dieren die een voorkeur tot elkaar hebben en dieren die dat niet hebben

Er zijn 17 koppels als voorkeurcombinaties te beschouwen, er zijn 40 andere koppels die met elkaar gecopuleerd hebben.

De koppels uit de eerste groep hebben 324 keer gecopuleerd gedurende onze waarnemingen, de tweede groep 89. In Tabel IV zijn deze copulaties uitgesplitst naar volledig, onvolledig en verkrachting.

Tabel IV

Een vergelijking van copulaties van voorkeurcombinaties met copulaties van niet-voorkeurcombinaties.

bassin	volledig	niet-volledig	verkrachting	totaal
Met voorkeur				
bassin 1	37	59	4	100
bassin 2	74	128	22	224
1 en 2 samen	111	187	26	324
zonder voorkeur				
bassin 1	7	33	16	56
bassin 2	10	16	7	33
1 en 2 samen	17	49	23	89

Voor bassin 1 en 2 samen betekent dit dat 34% van alle copulaties tussen voorkeurcombinaties volledige zijn. Bij de niet-voorkeurcombinaties is dat 19.1%. Het percentage onvolledige copulaties is bij de voorkeurcombinaties 57.7, en bij de niet-voorkeurcombinaties 55.1. Voor de verkrachtingen is het percentage bij de voorkeurcombinaties 8, en bij de niet-voorkeurcombinaties 25.8.

Konklusies: Bij dieren waartussen een copulatievoorkeur bestaat slagen meer copulaties en zijn er minder verkrachtingen dan bij dieren waartussen geen copulatievoorkeur bestaat.

Verschillen tussen bassin 1 en bassin 2: Opvallend is dat onder de voorkeurcombinaties in bassin 1 veel minder verkrachtingen hebben plaats gevonden dan in bassin 2. Verder valt bij de niet-voorkeurcombinaties het kleinere aantal volledige copulaties en het veel grotere aantal verkrachtingen in bassin 1 op. Dit kan te maken hebben met de slechtere voortplantingskonditie van sommige dieren in bassin 1.

5. DE VOORKEUR VOOR EEN PLAATS OP DE KUNSTROTS

In de ± 100 opnamen komt niet elke zeekoet in iedere opname voor daar hij ook op het water kon verblijven of zo op de kunstrots kon zitten dat zijn kleurringen niet af te lezen waren. In beide bassins komt ieder zeekoet in minstens 75 % van de gevallen in de opname voor. De gemiddelde aanwezigheid bedraagt 84 % voor beide bassins tezamen. (Alle gegevens over de verblijfsfrequentie van de zeekoeten op de beschikbare plaatsen op de rots zijn weergegeven in Tabel V).

5.1. Rustplaatsen

5.1.1. De voorkeur van de groep voor de broedrichel

Van de 1618 keer dat er een zeekoet in rust op de rots in bassin 1 werd aangetroffen zat deze 1267 keer op de broedrichel en 351 keer op de onderrichel. Het verschil is significant (χ^2 -toets, $p < 0,001$). In bassin 2 werd van de 1310 keer 889 keer een zeekoet op de broedrichel aangetroffen in rust en 421 keer op de onderrichel.

Conclusie: Gedurende de waarnemingsperiode rustten de zeekoeten meer op de broedrichel dan op de onderrichel; er is dus een voorkeur voor de broedrichel. Bovendien is deze voorkeur voor een plaats op de broedrichel groter in bassin 1 dan in bassin 2.

In bassin 1 zaten enkele gerevalideerde stookolie slachtoffers en dieren die proeven hadden ondergaan, in bassin 2 gezonde dieren van gelijke leeftijden. Deze uitkomst komt overeen met beschrijvingen van rotsbezettingen door zeekoeten in de vrije natuur. Aan de achterzijde van de broedrichel worden eieren gelegd. Hier rusten de dieren ook meestal. De ruimte ervoor blijft vrij om te kunnen passeren (TSCHANZ, 1959).

5.1.2. Voorkeurplaatsen van de groep op de broedrichel

Het zou kunnen zijn dat de groep zeekoeten in zijn geheel voorkeur heeft voor bepaalde verblijfplaatsen, bijvoorbeeld plaatsen waar de zon het meest schijnt. Dit is voor de broedrichel onderzocht. In bassin 1 waren twee van zulke plaatsen aan te wijzen, namelijk L2 en L3. In bassin 2 is dit voor geen enkele plaats het geval. De voorkeur is berekend over alle broedrichelplaatsen (χ^2 -toets, $p < 0.05$).

ticaal de lijst van de aanwezige zeekoeten.

Plaats		a) bassin 1																			L A-H To- R A-G taal	niet (in de opname)		
		L 1	L 2	L 3	L 4	L 5	L 6	L 7	L 8	L 9	L 10	L 11	L 12	L 13	L 14	L 15	L 16	L 17	L 18	L 19				
1	69	4	.	.	.	.	1	.	74	1	5	4	.	.	.	.	.	10	84	2	5	7	91	9
2	22	.	.	.	.	.	3	4	29	3	29	17	2	2	.	.	.	53	82	1	1	2	84	16
3	10	3	7	8	2	5	1	.	36	1	10	8	3	5	.	.	.	27	63	12	15	27	90	10
4	1	58	1	5	3	11	2	.	81	.	.	2	.	.	.	.	.	2	83	5	3	8	91	9
5	5	59	1	1	8	6	1	.	81	.	.	1	.	1	.	4	6	87	87	5	3	8	95	5
6	.	5	71	3	.	.	.	.	79	.	1	.	.	1	.	.	2	81	81	4	2	6	87	13
7	.	54	4	.	1	.	.	.	59	1	1	.	.	.	.	.	2	61	21	4	2	25	86	14
8	2	.	3	27	4	4	2	.	42	20	1	1	2	.	.	.	24	66	5	6	11	77	23	
9	1	.	1	.	2	4	4	26	38	.	1	.	1	.	16	18	56	56	15	18	33	89	11	
10	.	.	.	.	1	4	2	3	10	.	2	.	2	.	3	37	44	54	9	24	33	87	13	
11	1	.	.	.	.	4	.	.	5	.	1	2	31	9	11	11	65	70	4	16	20	90	10	
12	1	.	7	15	15	3	2	1	44	5	.	3	3	2	.	.	13	57	12	11	23	80	20	
13	1	1	.	.	2	2	.	.	6	1	1	1	2	41	11	4	61	67	10	11	21	88	12	
14	.	.	.	.	3	1	.	.	4	2	.	5	9	48	2	1	67	71	4	3	7	78	22	
15	1	.	.	1	2	2	1	.	7	30	17	.	1	.	1	.	49	56	15	18	33	89	11	
16	.	1	.	3	13	14	.	.	31	1	2	.	3	1	25	4	36	67	4	10	14	81	19	
17	.	.	.	3	1	5	49	1	59	.	.	.	.	.	.	1	1	60	60	14	15	29	89	11
18	.	.	1	1	.	21	11	.	34	.	1	2	.	1	.	.	4	38	7	9	16	54	46	
19	.	.	.	5	4	4	4	.	17	.	.	2	.	2	31	12	47	64	11	17	28	92	8	
		114	131	145	68	52	69	107	50	736	65	72	48	59	113	84	90	531	1267	160	191	351	1618	282

b) bassin 2

Plaats		L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L
--------	--	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---

a) bassin 1														
links								rechts						
1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7
1	4	6	8	12			17	9	15	15	2	11	14	19
2	5	7	12				18	18	8	2			13	16
													10	

A	B	C	D	E	F	G	H	A	B	C	D	E	F	G

b) bassin 2														
links								rechts						
1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7
8	4	10	10	18	13	13		15			17	16	7	6
1	5	9	9	7	11	11		14				17	18	5
	6					12								

3														

A	B	C	D	E	F	G	H	A	B	C	D	E	F	G

Fig. 4. Voorkeurverblijfplaatsen op de broedrichel. Nummers van de koeten staan op plaatsen op de plattegrond van de rots waar de frequent rustend worden aangetroffen (χ^2 - toets, $p < 0,05$).

5.1.3. De voorkeur van bepaalde individuen voor verblijfplaatsen op de kunstrots

Omdat de koeten meestal rustend op de broedrichel werden waargenomen is bij het onderzoek naar de voorkeurplaatsen alleen op de bezetting van deze broedrichel gelet. Een voorkeurplaats wordt omschreven als een plaats op de broedrichel waar

a) bassin 1

links								rechts						
1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7
2	4	6	12		4					2		14	10	
1	5		7									13	9	

A	B	C	D	E	F	G	H	A	B	C	D	E	F	G
---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---

b) bassin 2

links								rechts						
1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7
1			10		13	13		15		17	16	17	5	5
8			4		11	11		14		16			7	
													6	
													18	

A	B	C	D	E	F	G	H	A	B	C	D	E	F	G
---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---

Fig. 5. Voorkeurcopulatieplaatsen van de zeekoeten, berekend met de χ^2 -toets (p 0,05) uit het quotient van het aantal copulaties en het aantal plaatsen op de kunstrots en de keren dat een dier op een plaats copulerend is gezien.

een dier een significant groter aantal keren wordt aangetroffen dan op een van de overige plaatsen op de broedrichel. De bezetting van de plaatsen op de broedrichel is voor iedere zeekoet afzonderlijk berekend als het aan al keren dat een bepaalde plaats op de broedrichel bezet werd, gedeeld door het aantal plaatsen op de broedrichel. Voor het enkele geval waarin een zeekoet vaker op de onderrichel zat hebben we de verwachting berekend over alle mogelijke plaatsen van de rots.

In beide bassins is een zeekoet die geen voorkeurverblijfplaats (vvp) heeft, in bassin 1 is dat nummer 3, in bassin 2 nummer 2.

Vvp's van een dier die direkt naast elkaar liggen, in viergevallen zelfs zonder een tussenschot, zijn nauwelijks als aparte plaatsen te beschouwen. Ze zijn wel als zodanig verwerkt.

5.1.4. Rustplaatsen van de voorkeurcombinaties

Van de 17 combinaties rusten de partners in 12 gevallen meestal op dezelfde plaats. In twee van de overige gevallen gaat het om een 2^e keus combinatie. Vergelijk hiervoor de Tabel III met figuur 4.

5.2. Copulatieplaatsen

Er is onderzocht of de koeten op een vaste plaats copuleren. Bij de waarnemingen is genoteerd op welke plaats de dieren copuleerden. Door het quotient uit het aantal copulaties en het aantal vakjes waarin broedrichel en onderrichel zijn verdeeld te vergelijken met het aantal keren dat een individu geregistreerd kon worden als copulatiepartner in een bepaald vakje vinden we de voorkeurcopulatieplaatsen (vcp). De zo gevonden voorkeurcopulatieplaatsen staan in figuur 5.

Een aantal dieren bleek twee voorkeurcopulatieplaatsen te hebben. Dit zijn: 1.2, 2.13, 2.11, 1.4, 2.17, 2.16, 2.5. Negen vrouwtjes en vier mannetjes hadden geen voorkeurcopulatieplaats, namelijk 1.17, 1.16, 1.15, 1.8, 1.19, 1.11, 1.3, 2.12, 2-3, 2.9, en 2.2. De vrouwtjes 1.19, 1.11 en 1.3 zijn zelfs geheel niet sexueel actief geweest.

Verder bleek dat geen van de dieren een voorkeurcopulatie-

plaats op de onderrichel had.

De voorkeurcopulatieplaatsen van 2.13 en 2.11 zijn naast elke gelegen en niet gescheiden door een schot. Het zijn dus

Tabel VI

Voorkeurverblijfplaatsen en voorkeurcopulatieplaatsen van elk mannetje en vrouwtje. Heeft een dier meerdere voorkeuren, dan staat de grootste voorkeur voorop.

a) bassin 1

b) bassin 2

mnl.	vvp	vcp	mnl.	vvp	vcp
2	L1 R3 R2	L1 R3	1	L1	L1
12	L4 L5	L4	13	L6 L7	L6 L7
4	L2	L2 L6	7	L5 R6	R6
10	R7	R6	10	L3 L4	L4
14	R5	R5	5	L2 R7	R6 R7
6	L3	L3	17	R4 R5	R5 R3
17	L7		15	R1	R1
16	R6		12	L7	
15	R1 R2				
vrl.	vvp	vcp	vrl.	vvp	vcp
7	L3	L4	11	L6 L7	L6 L7
1	L1	L1	8	L1	L1
5	L2	L2	6	L2 R7	R6
9	L8 L7	R6	18	L5 R6	R6
13	R5	R5	4	L2	L4
8	L4 R1		14	R1	R1
18	L7 L8		16	R5	R3 R4
19	R6		3	LH	
			9	L3 L4	
			2		
seks?					
11	R4				
3					

mnl. = mannelijk

vrl. = vrouwelijk

niet werkelijk twee aparte vcp's. Dit geldt in mindere mate ook voor andere naast elkaar gelegen vcp's van een dier. Ze worden wel door ons verder verwerkt als twee verschillende vcp's.

5.3. Relaties tussen voorkeurverblijfplaatsen en voorkeurocopulatieplaatsen

5.3.1. Een vergelijking van de vvp's van een zeekoet met zijn vcp's

Met de gegevens uit Tabel VI kunnen mannetjes en vrouwtjes met elkaar vergeleken worden.

- 17 mannetjes hebben samen 26 vvp's en 18 vcp's.
 - 18 vrouwtjes hebben samen 24 vvp's en 14 vcp's.
- de mannetjes.
- alle mannetjes hebben één of meer vvp's.
 - 14 mannetjes hebben één of meer vcp's.
 - 13 mannetjes hebben een vcp die samenvalt met hun vvp. Alleen -aWW heeft een vcp die niet samenvalt met zijn vvp. Ze liggen wel vlak naast elkaar. Twee mannelijke zeekoeten hebben elke twee vcp's, die in alle gevallen ook hun vvp is. In een geval liggen die plaatsen vlak naast elkaar; in het andere geval zijn ze ver uit elkaar verwijderd.

Nog drie andere mannetjes hebben twee vcp's. Een daarvan valt samen met hun vvp, de andere vcp ligt of ver verwijderd of er vlak bij.

de vrouwtjes.

- 17 van de 18 vrouwtjes hebben één of meer vvp's.
- 12 vrouwtjes hebben één of meer vcp's.
- 7 vrouwtjes hebben een vcp die samenvalt met hun vvp. Bij 5 vrouwtjes is dat niet zo. Een vrouwtje heeft twee vcp's

die in beide gevallen samenvallen met haar vvp's, die naast elkaar liggen.

Bij de mannetjes vallen de 18 vcp's in 14 gevallen samen met de vvp van het dier. Bij de vrouwtjes vallen van de 14 vcp's er 8 samen met de vvp van het dier.

Konklusie: In de meeste gevallen vallen vvp en vcp samen bij mannetjes, bij vrouwtjes minder. Mannelijke zeekoeten copuleren meer op een vaste plaats dan vrouwelijke zeekoeten.

5.3.2. vvp en vcp van voorkeurcopulatiecombinaties.

Bij de koppels 1.10 en 1.9 en 2.5 en 2.6 gaat het om een bijna precies dezelfde situatie. Mannetjes en vrouwtjes hebben naast plaatsen elders een vvp op R7 en een vcp op R6 (alleen 2.5 heeft nog een vcp op R7).

Het koppel 2-17 en 2.16 bestrijkt een gebied op de broedrichel van R3 tot en met R5. Deze dieren copuleren meer aan de kant van R3 en rusten meer aan de kant van R5.

De dieren 1-7 en 2.4 hebben hun vcp niet ver van hun vvp. Hun vcp valt samen met de vcp van hun mannelijke voorkeurcopulatiepartner. Vvp en vcp van de partner vallen echter wel samen.

Het mannetje 1-4 heeft twee vcp's waarvan er een niet samenvalt met zijn vvp, en een heel stuk verderop ligt. Het dier copuleert daar zowel met voorkeurpartner als met andere dieren.
Konklusie:

De niet aan een vvp gekoppelde vcp's van de vrouwtjes vallen op één uitzondering na samen met de vcp van de mannelijke partner.

5.3.3. vvp's en vcp's bij voorkeur- en niet-voorkeur-combinaties

In het vorige onderdeel is nagegaan waar copulaties plaatsvinden aan de hand van vcp's. Daarbij zijn de verschillen tussen mannetjes en vrouwtjes besproken.

TABEL VII

Aantallen waargenomen copulaties van voorkeur- en niet-voorkeurcombinaties op vcp's en op andere plaatsen.

a) Copulaties tussen voorkeurcombinaties

	bassin 1,	2	totaal
Vcp man en vcp vrouw samenvallend.	42	+ 97	= 139
Vcp's niet samenvallend, alleen op vcp man.	13	+ 14	= 27
Vcp's niet samenvallend, alleen op vcp vrouw.	0	+ 1	= 1
Op geen enkele vcp.	45	+ 112	= 157
TOTAAL	100	+ 224	= 324

b) Copulaties tussen partners die geen voorkeur voor elkaar hebben

	bassin 1,	2	totaal
Vcp man en vcp vrouw samenvallend.	0	+ 0	= 0
Vcp's niet samenvallend, alleen op vcp man.	17	+ 3	= 20
Vcp's niet samenvallend, alleen op vcp vrouw.	5	+ 4	= 9
Op geen enkele vcp.	34	+ 26	= 60
TOTAAL	56	+ 33	= 89

TABEL VIII

Aantallen waargenomen copulaties van voorkeur- en niet-voorkeurcombinaties op vvp's en op andere plaatsen.

a) Copulaties tussen voorkeurpartners

	bassin 1,	2	totaal
Vvp man en vvp vrouw samenvallend.	29	+ 102	= 131
Vvp's niet samenvallend, alleen op vvp man.	20	+ 13	= 33
Vvp's niet samenvallend, alleen op vvp vrouw.	3	+ 3	= 6
Op geen enkele vvp.	48	+ 106	= 154
TOTAAL	100	+ 224	= 324

b) Copulaties tussen partners die geen voorkeur voor elkaar hebben

	bassin 1,	2	totaal
Vvp man en vvp vrouw samenvallend.	10	+ 0	= 10
Vvp's niet samenvallend, alleen vvp man.	2	+ 5	= 7
Vvp's niet samenvallend, alleen vvp vrouw.	9	+ 4	= 13
Op geen enkele vvp.	35	+ 24	= 59
TOTAAL	56	+ 33	= 89

In dit onderdeel wordt gelet op de plaats waar de copulaties plaatsvinden en er wordt onderzocht of er verschillen zijn

op te merken tussen voorkeurcombinaties en niet-voorkeurcombinaties.

Hoewel al aangetoond is dat voorkeurocopulatieplaatsen vaak samenvallen met de voorkeurverblijfplaats van het dier gaven we ook een schema van de copulaties verdeeld over de vvp's van de copulatiepartners.

Uit Tabel VII en VIII kan het volgende afgeleid worden:

- Zowel bij copulaties tussen voorkeurpartners als tussen niet-voorkeurpartners zagen we de meeste copulaties op een plaats die van beide dieren geen vcp is.
- Vaak namen we copulaties tussen voorkeurpartners waar op een plek die vcp is van beide dieren. Bij niet-voorkeurpartners zagen we dit nooit.
- Copulaties tussen voorkeurpartners en niet-voorkeurpartners vonden meer plaats op de vcp van het mannetje dan op de vcp van het vrouwtje.
- Bij niet-voorkeurpartners vinden naar verhouding meer copulaties plaats op de vcp van het mannetje dan bij voorkeurpartners.
- De gegevens van de copulaties op de vvp van alleen het vrouwtje en op de vvp van alleen het mannetje lopen niet parallel met die van de copulaties op de vcp's. Bij copulaties tussen niet-voorkeurocopulatiepartners is het zo dat copulaties juist veel vaker plaatsvinden op de vvp van het vrouwtje dan op die van het mannetje.

Konklusie:

Over het algemeen delen de zeekoeten hun rust plaats met hun voorkeurpartner, en copuleren ze ook frequenter met elkaar op deze plaats dan op een van de overige plaatsen.

Hebben de dieren niet een dergelijke gemenschappelijke plaats, dan copuleren vooral de mannetjes op een "eigen plek".

Dit sluit aan bij onze waarneming dat in veel gevallen vóór een copulatie het mannetje het vrouwtje voor zich uit drijft. Hij zou het vrouwtje dan maar zijn eigen plek drijven. Vermoedelijk is dit bij de andere paartjes de gemeenschappelijke rust- en copulatieplaats geworden.

Bij niet-voorkeurpartners zien we dat het mannetje juist naar de plaats van het vrouwtje gaat. Deze eerste ontmoetingsfase zou aan de andere situaties vooraf kunnen zijn gegaan.

6. VOORKEURVERBLIJFPLAATSEN, VOORKEURCOPULATIEPLAATSEN EN DE BROEDPLAATSEN

6.1. De broedplaatsen

Slechts twee dieren hebben een ei gelegd. De broedende vrouwtjes waren 1.5 en 1.1. Het ei van 1.5 werd gelegd op plaats L2. Het broedende paartje op L2 had daar ook vvp en vcp. Het ei van 1.1 werd gelegd op L1. Vrouwtje 1.1 heeft alleen gebroed, vrouwtje 1.5 werd afgelost door 1.4. Het broedende vrouwtje op L1 had daar samen met mannetje 1.2 een vvp en vcp. In beide gevallen vallen dus vvp, vcp en broedplaats samen.

6.2. Nadere bijzonderheden over het broedgedrag.

- L2 - De tijd dat een dier zonder onderbreking broedde varieerde van 30 minuten tot 10 uur. Beide dieren broedden in totaal ongeveer even lang en een bepaalde dagindeling konden we niet ontdekken. Vooral 1.4 bleef voordat en nadat hij broedde lang bij 1.5 op L2 zitten. Andere dieren die ook tijdens het broeden op L2 kwamen zitten waren 1.6 (vaak en lang achtereen), 1.7, 1.12, 1.15, 1.19 en 1.8.

Het ei van L2 is van eind mei tot en met begin juli vijf weken bebroed geweest. Omdat de tijd voor het uitkomen verstreken was (KARTASCHEW, 1960 geeft 33 dagen op voor de broedduur) hebben we het ei in de eerste week van juli weggenomen. Het ei

was al aangepikt, maar het jong bleek uitgedroogd.

- L1 - Het ei is gelegd in de nacht van 3 op 4 juni. Op 4 juni is het beroed geweest door 1.1; op 5 juni lag het ei in het water. In de gehele periode dat het ei op L1 bebroed werd hebben we ook het gedrag van 1.1 genoteerd, het dier zat vrijwel voortdurend op L1.

CONDOR (1950) nam in de door hem bestudeerde kolonie waar dat gedurende één uur een ei bebroed werd door drie verschillende vogels. Iets dergelijks hebben wij niet waargenomen.

6.3. Broedplekken

Dieren die in voortplantingskonditie zijn ontwikkelen in de broedtijd een broedplek, dit is een kale plek op de buik waardoor tijdens het broeden intensief contact mogelijk is tussen het dier en het te verwarmen ei. Tijdens een periodieke controle werd door C. Swennen ook op de aanwezigheid van broedplekken gelet.

1.5 had een volledige broedplek, die geheel kaal was. 1.4 had een volledige broedplek, die geheel kaal was. 1.1 had een niet-volledige broedplek, die donzig was. 1.2 had een niet-volledige broedplek, die klein en donzig was. 1.6 had een volledige broedplek, die kaal was.

De andere dieren die frequent bij L2 te vinden waren, hadden geen broedplek. Zowel in bassin 1 als 2 waren nog enkele andere dieren met een volledige ontwikkelde broedplek.

7. DISKUSSIE

7.1. Verschillen tussen de hier geobserveerde dieren en dieren in de vrije natuur

De kooisituatie van de door ons bekeken groep zeekoeten verschilt aanmerkelijk met levensomstandigheden van zeekoeten in een natuurlijk leefmilieu op een klifkust:

- het voedsel: In de kooien hoeven de dieren weinig moeite te doen om voedsel te vergaren aangezien ze twee keer per dag dode vis van de bodem van het bassin kunnen halen. In verhouding met de natuurlijke situatie zullen onze dieren minder tijd aan voedselvergaren besteden.
- de ruimte: De dieren bevinden zich op een beperkt wateroppervlak, en de kunstrots bestaat uit slechts een horizontaal doorlopend vlak. In vergelijking met de natuurlijke situatie zullen partners minder lange tijd van elkaar gescheiden zijn en de begroetingsceremonies zouden daarom minder vaak en minder uitgebreid plaats kunnen vinden.
- de leeftijdsamenstelling: Een ander verschilpunt is de leeftijdsamenstelling van de groep. Het merendeel van de zeekoeten uit bassin 1 en alle uit bassin 2 waren in hun vijfde kalenderjaar. Normaal is de leeftijdsamenstelling veel gevarieerder en dit zou het gedrag van de dieren kunnen beïnvloeden. Voor het broedrijp zijn van zeekoeten en en alken geeft MEAD (1974) aan dat alken meestal niet voor het vijfde levensjaar broeden. LLOYD (1974) beschouwt alken tot hun vierde jaar als onvolwassen. KARTASCHEW (1960) stelt dat een aantal zeekoeten al in het derde levensjaar broeden. Gezien de hoge leeftijd die de dieren bereiken tot 12 à 15 jaar, (KARTASCHEW) hoeven de dieren slechts weinig jongen groot te brengen om het bestand op peil te houden. De 37 dieren hebben in 1976 slechts twee eieren geproduceerd en geen van de eieren werd uitgebroed. Mogelijk is deze onnatuurlijke situatie hierbij van invloed geweest.
- de konditie van de dieren. In bassin 1 bevonden zich een aantal dieren van onbekende leeftijd die als stookolieslachtoffer gerevalideerd zijn. Van dat bassin zijn ook een aantal dieren aan koudeproeven blootgesteld geweest: 1.3,

1.11, 1.19, 1.9 en 1.15. Zij hebben dan ook niet of nauwelijks gecopuleerd. Voor uitgebreide beschrijving van voeding, ruimte en konditie van de dieren, zie SWENNEN (1977).

We konkluderen dat het gedrag van onze groep zeekoeten in zekere mate beïnvloed zal zijn geworden door de bovengenoemde onnatuurlijke omstandigheden. De resultaten van ons onderzoek kunnen daarom alleen met enig voorbehoud als een beschrijving van het gedrag in een natuurlijke biotoop gelden.

7.2. Mogen we de voorkeurcopulatiecombinaties een paar noemen?

Een handzame beschrijving van een "paar" geeft LACK (1968:4):

"In most birds, one male and one female form a pair and raise a brood together, and they are conventionally termed monogamous, even if paired for only one brood. In fact, most of them pair for a whole breeding season and some for life.

In het hoofdstuk "Significance of pair-bond, and sexual selection" gaat LACK onder het hoofdje "Pair Formation" er dieper op in. LACK stelt (Blz. 159) dat er bij de paarvorming twee typen voorkomen. "In one, the male (or in a few species the female) isolates itself in a territory, and in the other the pairs form in the winter flocks and the male and female keep continuously near each other. The first method is found in territorial passerine, limicoline and many other birds, and also in many colonial species in which each male defends a small nesting territory. The second method is found in cardueline finches, some tits, other limicoline birds, various Lari-
dae, most Anatidae, various Phasianidae, and others. In these latter groups, it is evidently advantageous for the birds to

remain in flocks until breeding commences, presumably because this assists either the finding of food or the avoidance of enemies. Both types of pairformation are found in monogamous species. In many polygynous and promiscuous species, the males are likewise isolated in territories, but the polygynous pheasants and the promiscuous ducks perhaps mate when in flocks."

LACK stelt vast (1968:7) dat alle zeevogels normaliter monogaam zijn en beide oudervogels bij het voeden van de jongen helpen. Deze beschrijvingen kunnen vergeleken worden met onze waarnemingen. Wij zijn ons onderzoek begonnen toen het broedseizoen (bedoelt is de periode vanaf het moment dat er in het voorjaar seksuele activiteiten plaatsvinden) al geruime tijd begonnen was. Gevolg hiervan is dat we weinig kunnen zeggen over de vraag hoe de voorkeurpartnerkeuze (paarvorming?) verloopt. Wel hebben we kunnen konstaten dat gedurende de hele broedperiode de mannetjes een grotere plaatsvoorkeur hebben dan de vrouwtjes. Gezien het abnormale uitblijven van de komst van eieren, en de lange copulatieperiode zou dit als een verlengde beginfase beschouwd kunnen worden en zou dit voor wat de zeekoeten betreft in de richting van het eerste type kunnen wijzen. (Het zou interessant zijn om hiernaar verder onderzoek te verrichten).

Sommige van de door ons waargenomen dieren hadden twee voorkeurcopulatiepartners, sommige dieren hadden geen enkele voorkeurcopulatiepartner, en dat maakt het spreken over paartjes moeilijk. De meeste dieren hadden echter toch één voorkeurpartner. Daarbij komt nog dat de copulaties tussen deze dieren vaker volledig zijn dan die tussen niet-voorkeurpartners, en dat de copulatieplaatsvoorkeur tussen voorkeurpartners anders is dan tussen niet-voorkeurpartners. Wel moet opgemerkt

worden dat de copulaties tussen niet-voorkeurpartners door hun grote aantal niet uitzonderingen genoemd kunnen worden.

Over de broedzorg kunnen we weinig zeggen, slechts twee vrouwtjes hebben een ei gelegd, slechts bij één ei is waargenomen dat mannetje en vrouwtje samen voor het broeden zorgden. Uit waarnemingen van anderen blijkt echter dat normaal mannetje en vrouwtje elkaar met broeden aflossen, en samen het jong voeren (TSCHANZ, 1959). Wat dat betreft zou dus van een paar gesproken kunnen worden.

Een vergelijking met de partnervoorkeuren die VAN DER STEEN twee jaar geleden noteerde laat zien dat in één geval een stel toen ook al een voorkeur tot elkaar had (WWRa en WWWa). Dit geringe aantal kan mede veroorzaakt zijn doordat sommige dieren stierven, en er een van kooi verwisseld is en er twee jaar gelden een groot aantal dieren nog niet geslachtsrijp was. Deze dieren doen voor het eerst mee en kunnen oude relaties verstoord hebben. In ieder geval geven onze waarnemingen geen reden om bij zeekoeten van een "mating for life" te spreken. Alles bij elkaar dragen de gegevens er wel toe bij dat we bij voorkeurpartners van een "paar" kunnen spreken, en volgens LACK moeten deze dieren dan ook monogaam genoemd worden.

7.3. Hebben zeekoeten een territorium?

Een territorium wordt o.a. gedefinieerd (o.a. onder Territory van N. Tinbergen in "The New Dictionary of Birds" van A. Landsborough Thomson) als een "defended area". In dit geval kunnen de volgende vragen gesteld worden: Hoe vindt de territoriumafpaling plaats en hoe wordt het verdedigd? Welke functies heeft het territorium voor de zeekoet?

Door het late tijdstip waarop de waarnemingen begonnen,

kon vanaf het begin al een duidelijke plaatsvoorkeur vastgesteld worden. Daarom kunnen we over de territoriumafpaling van onze groep dieren weinig zeggen. Wel weten we dat elk jaar wordt waargenomen, als de kunstrots weer in het bassin bevestigd wordt, dat eerst één zeekoet de rots betreedt die alle andere zeekoeten op agressieve manier van de rots afhoudt. Later komen er meer dieren op de rots, die dan door de eerste getolereerd worden. De agressiviteit in de groep neemt af zodat na enige tijd alle dieren de rots kunnen betreden.

Wat betreft het instandhouden van een territorium kan het volgende opgemerkt worden. Tijdens de waarnemingsperiode zijn gegevens verzameld van agressieve interacties, zij het niet stelselmatig. De indruk daarbij is dat agressieve interacties niet alleen plaatsvinden op de vvp van een van de combattanten. Ook werd waargenomen dat tijdens de rustperioden de dieren dicht bij elkaar kropen op slechts enkele broerichelplaatsen. Dit wijst niet op een territorium dat verdedigd wordt. Alleen als een territorium zou worden opgevat als een gebied waar een dier vaak verblijft zou van een territorium gesproken kunnen worden. Als extra argument daarvoor zou het feit kunnen dienen dat de twee vrouwtjes die een ei gelegd hebben, dat op zo'n vvp gedaan hebben. Maar zelfs als we de naast elkaar gelegen vvp's als één zouden beschouwen zien we nog dat sommige dieren meer dan één vvp hebben. Zeekoeten hebben soms een vvp op de linker- en een vvp op de rechterkant van de kunstrots (bovendien hebben ze soms nog een aparte vcp). Wellicht moeten we dan de ene plaats opvatten als het territorium van het mannetje en de andere als die van het vrouwtje van een "paartje", waarbij de dieren elkaar vaak opzoeken. Later wordt dat dan normaal misschien tot één territorium beperkt. (Een voorbeeld hiervan zou 2.7 en 2.18 op L5 en R6, en 2.5 en 2.6 op L2 en R7 kunnen zijn).

Zeekoeten zijn "offshore feeders" en leven in tegenstelling tot de meeste andere Alcidae (en andere offshore feeders) in vrij grote, dichte kolonies. Deze kolonievorming zou ontstaan kunnen zijn uit gebrek aan veilige broedplaatsen. Dan moeten de territoria kleiner worden, en dit zou het kontakt tussen de dieren hebben kunnen vergroten, wat promiscuïteit mogelijk maakt. Dit kan de bevruchtungskans vergroten en zodoende de reproductie. De functie van territoria lijkt daardoor bij zeekoeten sterk te zijn afgenomen.

Tabel IX

Geslachtsdeterminaties (m = mannelijk; v = vrouwelijk) van Steen (1974), Brand en Glazenburg.

bassin 1				bassin 2			
no.	plasma	gedrag	gedrag	no.	plasma	gedrag	gedrag
	1974	1974	1976		1974	1974	1976
2	v	v	m	1	m	m	m
4	v	v?	m*	13	v	v	m
12	v	v?	m*	7	m	m	m
10	m	m	m	10	m	m	m
14	m	v	m*	5	m	m	m
6	m	m	m*	17	m	m	m
17	m	v	m	15	m	m?	m
16	-	-	m	12	m	m	m
15	m	v?	m?x	11	m	v	v
7	v	v	v	8	v	v	v
1	v	v	v	6	v	v	v
5	v	v	v	18	v	v	v
9	v	v	v	4	v	v	v
13	m	v	v	14	v	v	v
8	?	v?	v	16	m	m	v
18	v	v	v	3	v	?	v
19	-	-	v?x	9	m	v	v
11	v	v	?	2	v	v	v
3	?	?	?				

* deze dieren worden door ons als mannetjes beschouwd; ze hebben echter in de vrouwelijke rol een aantal keren aan de copulaties deelgenomen

x waarschijnlijke sekse op grond van één copulatie.

7.4. Bepaling van de seksen

Bij de bepaling van de seksen is uitsluitend gelet op het gedrag van de dieren tijdens onze eigen waarnemingen. In 1974 is echter ook al van deze dieren een seksedeterminatie gemaakt. STEEN maakte toen een sekseindeling aan de hand van plasma-onderzoek en het gedrag van de dieren. In Tabel IX zijn deze bepalingen naast elkaar geplaatst. Er blijkt dat de geslachten van de dieren in lang niet alle gevallen overeen komen.

8. LITERATUUR

- CONDOR, P.J., 1950. On the Courtship and social displays of three species of auk. *British Birds* 43 (3): 56-69.
- CROOK, J.H., 1965. The adaptive significance of avian social organisations. *Symp. Zool. Soc., London*.
- DRENT, R.H., 1965. Breeding Biology of the Pigeon Guillemot, *Cepphus colimba*. *Ardea*, 53: 99-159.
- GREENWOOD, J.J.D., 1964. The fledging of the Guillemot *Uria Aalge* with notes on the Razorbill *Alca Torda*. *Ibis*, 106: 469-481.
- KARTASCHEW, N.N., 1960. Die Alkenvögel des Nordatlantiks, Die neue Brehm-Bücherei, Stuttgart.
- LACK, D., 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen & Co Ltd, London.
- LANDSBOROUGH, Thomson ed., A., 1964. A new dictionary of birds, Nelson, London.
- LLOYD, C.S., 1974. Movement and Survival of British Razorbills. *Bird Study* 21: 102-116.
- MEAD, C.J., 1974. The results of ringing Auks in Britain and Ireland. *Bird Study* 21: (1) 45-86.
- STEEN, J. VAN DER, 1975. Verschillen in gedrag tussen de seksen van de zeekoet (*Uria Aalge* (Pontopp.)), intern verslag NIOZ nr. 12, Texel.
- _____, 1975. Geslachtsdeterminatie bij de zeekoet (*Uria Aalge*) d.m.v. gaschromatografische analyse van het plasma, Intern Verslag NIOZ no. 14, Texel.
- STORER, R., 1952. A comparison of Variation, Behaviour and Evolution in the Seabird genera *Uria* and *Cepphus*. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 52: 121-222.
- SWENNEN, C., 1973. Nieuwe mogelijkheden voor laboratoriumonderzoek aan zeevogels. *Het vogeljaar*, 21: 323-327.
- _____, 1975. Laboratoriumonderzoek aan zeevogels. *Het Vogeljaar*, 23 (5): 196-198.
- _____, 1977. Laboratory Research on sea-birds. Netherlands Institute for Sea Research, Texel.
- TSCHANZ, B., 1959. Zur Brutbiologie der Trottellumme (*Uria Aalge*). *Behaviour*, 14: 1-100.
- TUCK, L., 1960. The Murres, their distribution, populations and biology, a study of the genus *Uria*. Canadian Wildlife series no. 1. Ottawa.

