# Een beschrijving van Gedragselementen van
# *Alca torda* (L.) - alk
# en
# *Fratercula arctica* (L.) - papegaaiduiker

door

Johannes K. Millenaar

Intern verslag

NEDERLANDS INSTITUUT VOOR ONDERZOEK DER ZEE

VERSLAGEN

nummer 1976 - 11

# Een beschrijving van Gedragselementen van
# *Alca torda* (L.) - alk
# en
# *Fratercula arctica* (L.) - papegaaiduiker

door

Johannes K. Millenaar
Vrije Universiteit
AMSTERDAM

werkzaamheden verricht als onderwerp in het tijdvak
van april tot oktober 1974

aan het
NIOZ te Texel

onder supervisie van
C. Swennen
en
Dr. H. Albrecht
Universiteit van Amsterdam
Afd. Diergedrag

en onder verantwoordelijkheid van
Prof. Dr. L. Vlijm
Vrije Universiteit
Afd. Dieroecologie
AMSTERDAM

NEDERLANDS INSTITUUT VOOR ONDERZOEK DER ZEE

VERSLAGEN

nummer 1976 - 11

Een beschrijving van Gedragselementen van

Alca torda (L.) - alk

en

Fratercula arctica (L.) - papegaaiduiker

door

Johannes K. Millenaar

Intern verslag

INHOUD:

## I. SUMMARY

A list of behavioral elements (action patterns, poses and vocalisations) was made in observing birds of two Alcidae-species, Alca torda (L.), Razorbill, and Fratercula arctica (L.), Puffin. The birds lived in a cage (with sea water basin) and had been caught as nestling two years earlier in Newburgh, Scotland. The behavioral elements observed could be categorized in : individual, agonistic and sexual behaviour. Pair formation took place for the first time during the year of observation. Descriptions and drawings after photographs were made. Quantitative information about some of the most conspicuous patterns was obtained.

## SAMENVATTING

Een inventarisatie van gedragselementen (een benadering van een ethogram) werd gemaakt door observeren van vogels van twee Alcidae-soorten : Alca torda (L.), Alk en Fratercula arctica (L), Papegaaiduiker. De vogels bevonden zich in een kooisituatie (met zeewater bassin) en waren twee jaar tevoren als kuiken gevangen in Newburgh, Schotland. De waargenomen gedragselementen konden in drie groepen worden verdeeld : individueel, agonistisch en sexueel gedrag. Paar vorming werd in het jaar van observatie voor het eerst waargenomen. Beschrijvingen en tekeningen naar foto's werden gemaakt. Kwantitatieve gegevens over enkele opvallende gedragingen werden verkregen.

## II. Inleiding

Tijdens dit doctoraalonderzoek werd ethologisch werk gedaan aan alken en papegaaiduikers, die op het terrein van het Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee (NIOZ) op Texel gehuisvest zijn.

De vogels bevinden zich een in vogelbassin dat 1 meter diep is, 10 meter lang en 10 breed. Het bassin is overdekt door afscheidingen van gaas, ongeveer 3 meter hoog. De oppervlaktespanning van het zeewater wordt streng gecontroleerd en op peil gehouden door circulatie en filtering. Hiertoe wordt de bovenste waterlaag "afgeroomd" door wegvloeien door vier goten in the wanden van het bassin en, na gefilterd te zijn, weer met kracht op het wateroppervlak gespoten.

De vogels worden gevoerd met zandspiering, sprot (en soms garnalen) die in diepvriestoestand in voorraad wordt gehouden.

In twee andere, precies gelijke, vogelbassins leven zeekoeten.

De meeste van deze vogels zijn in Juni '72 als nestjong uit Newburgh, Schotland meegenomen. Verder zijn er ook olieslachtoffers bij, die gereinigd zijn.

In maart dit jaar kregen de inmiddels 3$^{e}$ jaars vogel een broedruimte ter beschikking als imitatie van de rotsen. (zie voor vorn en afmeting fig. 49).

Na enige aarzeling werd dit grondgebied in de loop van maart en april steeds vaker en langduriger bezet. Verwacht werd, dat de vogels op deze leeftijd reeds geslachtsrijp zijn.

Dit jaar werd voor het eerst ethologisch onderzoek gedaan aan deze drie Alcidae species: aan de zeekoet door Drs. E.H.D. LAMBECK en door J. van der STEEN, en aan de alk en papegaaiduiker door mij. Besloten werd aan beide vogelsoorten tegelijk waar te nemen, vanwege de mogelijkheid tot vergelijken, hetgeen nog slechts ten dele gedaan werd, daar dit niet eenvoudig bleek te zijn.

Diepgaand beschrijvend gedragsonderzoek is, voor zover mij bekend, aan de alk en papegaaiduiker nog slechts ten dele verricht.

Bij de alk geeft BÉDARD (1969) een vrij uitgebreide opsomming van gedragselementen in een publicatie die verder vooral œcologisch van karakter is (slechts 18 van de 73 pagina's zijn aan gedrag gewijd). Echter, vele details ontbreken, b.v. vanwege het feit dat de vogels niet individueel herkenbaar en de sexen isomorf zijn. Bovendien waren de omstandigheden waaronder waargenomen werd, niet altijd even gunstig (grote afstanden b.v.). BÉDARD deed observaties in het Canadese verspreidingsgebied van de alk vanuit een schuilhut.

Bij de papegaaiduiker is voornamelijk het sexueel gedrag vrij goed kwalitatief beschreven door o.a. LOCKLEY (1933, 1953) en MYRBERGET (1962). Behalve deze beschrijvingen is aan de alk enig experimenteel onderzoek gedaan, b.v. over de communicatie tussen ouders en jongen voor en na uitkomen van het ei door INGOLD (1972), een leerling van TSCHANZ, die vergelijkbaar onderzoek deed aan een andere Alcidae species, de zeekoet (1968). De meeste onderzoekers zijn vooral oecologisch geinteresseerd en vermelden gedragsgegevens meer als neven-informatie verkregen bij broedbiologisch onderzoek betreffende b.v. eigrootte, broedtijd, duur van het verblijf van het kuiken op het nest, groei en voedsel van het kuiken, etc. (b.v. PLUMB, 1965; LOCKLEY, 1969; GRANT & NETTLESHIP, 1971).

Het doel van het huidige onderzoek is in de eerste plaats het zo nauwkeurig mogelijk beschrijven van die gedragselementen die hiertoe in het seizoen van observatie voldoende frequent en duidelijk zijn waargenomen. Onder gedragselementen wordt verstaan stereotiepe bewegingen, houdingen en vocalisaties, die elk individu vertoont of kan vertonen, tenzij het dier b.v. juveniel is of, bij sex-gebonden gedrag, van het geslacht dat het gedrag niet vertoont. Als synoniemen van gedragselement

worden de volgende termen beschouwd: gedragspatroon, gedrag(ing), "fixed action pattern" (een term die door o.a. MANNING (1972 p. 29-33) wordt gehanteerd), en "Erb-koordination" (door LORENZ ingevoerd, volgens M.'t HART in zijn college "Inleiding i.d. ethologie" 1975). Deze beschriving dient zo ondubbelzinnig mogelijk te zijn, zodat een eventuele volgende waarnemer van de vogels op Texel hiermee "uit de voeten kan".

Het uiteindelijk doel is te komen tot een volledig ethogram, zodanig dat de drie Alcidae species onderling vergelijkbaar worden. Om dit doel te benaderen werd getracht de beschreven gedragingen in categoeieën onder te brengen. De wijze van categoriseren wordt in Materiaal en methode uiteengezet.

Woord van dank. – Hier is m.i. op z'n plaats een woord van dank aan de volgende personen:

Dhr. C. SWENNEN en Drs. R.H.D. LAMBECK voor hun stimulerende informatie tijdens de waarnemingen.

Dr. H. ALBRECHT voor z'n ethologisch commentaar gedurende z'n bezoeken aan Texel en bovenal op het "ethologisch thuisfront".

De vogelverzorgers PIET DUIVEN, JAAP ZUIDEWIND en RUUD BAKKER voor hun "inside information" over de vogels en hun instructies tijdens het schoonmaken van het bassin, waar elke student niet onderuit kwam! (fotografisch bewijs beschikbaar).

## III. Materiaal en methode

Er werden waarnemingen gedaan aan een zestal alken en een zestal papegaaiduikers. In de kooi bevonden zich eveneens 2, 3 of 4 zeekoeten die geen speciale aandacht kregen.

De vogels waren geringd in een bepaalde kleurencombinatie, naast de genummerde ring. (zie Tabel I), zodat ze individueel herkenbaar werden, een duidelijk voordeel boven vele veldwaarnemingen, b.v. die van BÉDARD (1969).

In totaal werd van 1 april tot eind oktober 296,0 uur waargenomen in de volgende verdeling:

| maand | uren | in % van totaal |
|---|---|---|
| april | 45,5 | 15,4 |
| mei | 99,5 | 33,7 |
| juni | 47,5 | 16,0 |
| juli | 32,0 | 10,8 |
| augustus | 27,5 | 9,3 |
| september | 20,0 | 6,8 |
| oktober | 24,0 | 8,0 |
| totaal | 296,0 | 100 % |

Van elke waarnemingsdag werd de periode van waarnemen genoteerd. (in fig. 45 vermeld). In deze fig. is samengevat:

De frequentie van waarnemen in elk halfuur-interval van het etmaal gedurende de gehele waarnemingsperiode. Deze vertoont geen regelmatig verloop. De tijden van waarnemen werden enigszins naar de vogels gerekend. Gedurende de tijd dat de vogels gewoonlijk actiever waren werd vaker waargenomen dan in de tijd waarin weinig activiteit verwacht werd, b.v. tussen ca. 12 en 14 uur. Deze verwachting kwam echter lang niet altijd uit. Voor een betrouwbare statistische verwerking van resultaten in het, achteraf bezien, waarschijnlijk beter de waarnemingstijden anders te kiezen, b.v. random verspreid of bepaalde vaste uren. Achteraf bezien

was het beter geweest, als meer waarnemingen in de vroege morgenuren verricht waren, daar de vogels in deze tijd een der "activiteits-optima" vertoonden.

De methode van beschrijven was als volgt: afwisselend werden uren aan de alk en uren aan de papegaaiduiker besteed. Uiteindelijk zijn over de alk meer gegevens verkregen dan over de papegaaiduiker. Ligt dit aan de vogels zelf (meer gedifferentieerd gedrag bij de alk) of aan onbewuste persoonlijke voorkeur? Bij alle observaties werd tevens vermeld welk individu het gedrag vertoonde en op welk tijdstip. Met een draagbare tape-recorder werden gesproken beschrijvingen gemaakt van gedragingen op zichzelf en van gedragsvolgorden, die later op papier werden uitgewerkt. M.b.v. een UHER-4000 Report-L tape-recorder met microfoon in parabool werden geluidsopnamen gemaakt, waarvan m.b.v. een sonograaf sonogrammen werden gemaakt. Foto's van bepaalde houdingen werden gemaakt; hiervan zijn tekeningen vervaardigd (figs. 1 t/m 44).

Wijze van groeperen van de gedragselementen. — Ter argumentatie van de manier van groeperen van de beschreven gedragselementen het volgende:

In het huidige onderzoek staat het zo nauwkeurig mogelijk beschrijven van gedrag dat hiertoe voldoende frequent is waargenomen, op de voorgrond. Daarnaast werd het van belang geacht de gedragselementen in categorieën te verdelen om de beschrijving meer het karakter van een ethogram te geven. Dit categoriseren bleek echter op veel moeilijkheden te stuiten. Veel namen van categorieën blijken n.l. zonder duidelijk gedefinieerd te zijn veelvuldig gebruikt te worden, b.v. agressief, sexueel, sociaal gedrag, "courtship-behaviour", etc.

Besloten werd om de definities aan te houden, zoals deze door MANNING (1972) werden gehanteerd in zijn "Introduction to Animal Behaviour". Ook hij signaleert veel verschil van mening m.b.t. definities

De gebruikte categorieën zijn:

1. AGONISTISCH GEDRAG. Dit is een ruim begrip: het omvat alle typen acties en responsen bij vechten en territoriaal gedrag (MANNING, 1972, p. 100). Deze term is m.i. meer geschikt dan "agressief gedrag", daar een definitie voor agressie moeilijk te geven is (MANNING, 1972, p. 78-80). Belangrijke onderdelen van agonistisch gedrag zijn b.v. dreigen, aanval- en vluchtgedrag en ook reacties op abiotische bronnen van verontrusting, b.v. onweer.

2. SEXUEEL GEDRAG. Bij MANNING (1972, p. 234-235), is dit een onderdeel van SOCIAAL gedrag. Hij citeert hierbij TINBERGEN (1962), die onder sociaal gedrag verstaat: elke interactie tussen een individu van een soort en een ander individu. MANNING verstaat eronder alle gedrag dat van belang is voor een stabiele opbouw van een "animal society", dus een iets enger begrip. Sexueel gedrag is een onderdeel hiervan in die zin, dat de relatie tussen een paar en de moeder-kindrelatie slechts twee van de mogelijke interacties zijn. Achteraf bezien was het wellicht beter geweest de term sociaal gedrag te gebruiken, hoewel dan niet apart onderscheiden worden de specifieke gedragingen die bij een paring van belang zijn, en die men "courtship-behaviour" kan noemen (MANNING, 1972, p. 119-121): dit omvat "specialized behaviour patterns which form normal preliminaries to mating", zoals ook bij b.v. de papegaaiduiker werden waargenomen bij een gedrag als head-flicking. De zaak wordt nog gecompliceerder als men denkt, dat bepaald sociaal gedrag, b.v. "courtship-behaviour" duidelijke aanval- en vluchtelementen bevat. MANNING (1972, p. 111) citeert in dit verband LORENZ (1966) die het belang benadrukte van deze agressie voor de vorming van de paarband bij vele vertebraten.

INDIVIDUEEL GEDRAG. Het arsenaal van gedragingen dat nu nog niet ondergebracht is, betreft dat wat dient voor de handhaving van het individu, b.v. eten, drinken, poetsen (vogels) en likken (zoogdieren) ter verzorging van huidstructuren, slapen, zich verplaatsen, etc. Dit gedrag

dat het dier ook zonder aanwezigheid van andere dieren kan vertonen, wordt ook wel "comfortgedrag" genoemd (LAMBECK, mond. med.). Besloten werd de iets ruimere en meer neutrale term "individueel gedrag" te gebruiken.

Het zal duidelijk zijn dat dit groeperen slechts voorlopig kan zijn, totdat bij meer gedetailleerde analyse bepaalde gedragselementen beter "geplaatst" kunnen worden.

Het zal de lezer opvallen, dat bepaalde gedragingen, m.n. bij het individueel gedrag niet beschreven zijn. De oorzaak hiervan is, dat het sexueel gedrag vanaf het begin van observatie veel aandacht vroeg, daar dit gedrag begin april reeds in volle gang was. Alleen die gedragingen die voldoende frequent en nauwkeurig zijn waargenomen, werden beschreven.

Wanneer bij vergelijken van gedragselementen bij verschillende vogelsoorten het ene gedrag analoog wordt genoemd aan het andere, wordt daarmee bedoeld, dat van beide gedragingen in die bepaalde situatie wordt aangenomen, dat deze dezelfde functie voor het dier bezitten. Het woord analoog werd meer geschikt geacht dan de term homoloog, daar met het laatste eenovereenkomstige herkomst wordt gesuggereerd. Over de herkomst van gedrag is waarschijnlijk nog minder bekend dan over de functie.

Ethologische situatie.— Wanneer een gedrag in meerdere ethologische situaties is waargenomen, wordt daarmee bedoeld, dat er sprake was van aanwezigheid mét een bepaald gedrag van soortgenoten en/of niet-soortgenoten of juist van afwezigheid van een bepaald gedrag. B.V. vogel A kan gedrag a vertonen in de volgende situaties: in het bijzijn van de partner, vogel B, of in het bijzijn van de soortgenoot C, maar dan alleen als C ook het gedrag a laat zien, of ook als vogel A geheel solitair is, maar dan wel op zijn eigen nestplaats, of tenslotte, in het geval dat vogel A bedreigd wordt door een of meer niet-soortgenoten, etc. Als

beste adjectief voor dit type situaties werd de term "ethologische" beschouwd. Elk beter alternatief is echter welkom.

Wanneer een vogel de partner van een andere vogel genoemd wordt, is hiermee de sexuele partner bedoeld. Wanneer beweerd wordt, dat paar A een betere, hechtere paarband bezit dan paar B wordt dit afgemeten aan de verscheidenheid en frequentie van gedragingen die als sexueel betiteld zijn: hoe meer verschillend sexueel gedrag en hoe vaker dit waargenomen werd, des te hechter werd de paarband genoemd. Bij samenvatten van de waarnemingen aan sexueel gedrag werd dit begrip o.a. gehanteerd (zie discussie bij C. 9, alk en C. 5, papegaaiduiker).

Poging tot kwantitatieve uitwerking der gegevens. – Hoewel in het huidige onderzoek het kwalitatieve aspect van de gedragsbeschrijving op de voorgrond staat, daar het immers een eerste onderzoek betreft, werd achteraf bij een drietal gedragingen een eerste poging tot kwantitatieve analyse gedaan om de volgende redenen.

a) Eerdere studies aan de alk en de papegaaiduiker spreken vaak over frequentie-optima, die niet op kwantitatief onderzoek, maar meestal op slechts indrukken blijken te berusten: tabellen en grafieken ontbreken (b.v. MYRBERGET (1962), LOCKLEY (1953) en ook BÉDARD (1969)).

b) Een grove analyse van reeds verzamelde gegevens (frequenties, tijdstippen) kan uitmaken "of er iets inzit", m.a.w. of er perspectief zit in nadere kwantitatieve analyse, die in de kooisituatie zeer wel mogelijk is. Het is immers de kwantitatieve aanpak, vooral door het werk van TINBERGEN gestimuleerd, die de dierpsychologie van de vorige eeuw tot een natuurwetenschap de ethologie heeft verheven!

Aan het volgende gedrag werd enig kwantitatief werk gedaan: Roepen (C. 4), Dubbele roep (C. 5) bij de alk en Billing (C. 1) bij de papegaaiduiker. Van deze gedragingen werden veel gegevens verzameld t.b.v. de kwalitatieve beschrijving, die ook voor kwantitatieve verwerking geschikt bleken. Dat hiertoepas achteraf werd besloten, bleek wel enkele nadelen te hebben, die bij de discussies worden besproken.

Naast deze uitwerking achteraf werd bij het volgende gedrag vooraf een meetmethode bepaald: om vast te stellen in hoeverre de vogels vaste ligplaatsen bezetten op het grondgebied wanneer ze in rust zijn, alleen liggend of paargewijs, werd gedurende april t/m juli op bepaalde tijdstippen de "topografie" van de broedruimte met de vogels op een plattegrond aangegeven (zie gedrag C. 9 voor de verzamelde gegevens over de alk en gedrag C. 5 voor informatie over de papegaaiduiker).

## IV. GEDRAG VAN DE ALK

Bij de hierna volgende gedragsbeschrijvingen (ook van de papegaaiduiker) worden de volgende mogelijke vleugelstanden onderscheiden:

1. Normaal aangelegd; hierbij is de onderrand in de flankdekveren verborgen, zoals bij b.v. Dobberen (A. 3.1., fig. 4).
2. "Drooped" : naar beneden hangend, waarbij de onderrand de grond of het wateroppervlak raakt (fig. 3).
3. Enigszins van het lichaam afstaand; dit ziet men b.v. bij alert zwemmen (A. 3.3., fig. 12): de polsgewrichten zijn duidelijk zichtbaar.
4. Lateraal half uitgespreid; dit komt voor bij roeien op het water (A. 4.) en duiken (A. 6.).
5. Geheel uitgespreid, in latero-dorsale richting; bij b.v. vliegen (A. 7.) en vleugelklappen (A. 9.).

### A. INDIVIDUEEL GEDRAG

#### A. 1. Staan en lopen.

Hierbij is de houding van de vogel meer opgericht dan bij de meeste andere vogels. In rust steunt de alk op de tarso-metatarsus (loopbeen) en phalangi (tenen), evenals bij lopen over korte afstanden met lage snelheid (fig. 1, 2 en 22). Bij lopen met hogere snelheid wordt alleen op de phalangi gesteund. Ook bij verontrusting (fig. 9) en wennen aan een nieuwe situatie (bv. het vollopen van het bassin na een schoonmaakbeurt) ziet men de vogel zowel staan als lopen op de phalangi. In het wild blijkt de vogel op grotere afstanden vrijwel steeds op de metatarsus te lopen (volgens BÉDARD, 1969, p. 27).

#### A.2. Liggen op het land.

Tijdens liggen raakt de borst aan de grond en steunt de vogel op de gehele tarso-metatarsus en phalangi die vlak tegen het lichaam

aangelegd zijn (fig. 15 en 16).

Tijdens liggen in rust is de hals ingetrokken en kan een der poten in caudale richting vrij in de lucht gehouden worden of geheel teruggetrokken zijn in het verenkleed. De vleugels zijn aangelegd met de onderrand in de flankdekveren verborgen (fig. 15 en 16), of hangen naar beneden ("drooped"), waarbij de onderrand de grond raakt (fig. 3). Wanneer twee vogels samen liggen, blijkt er voorkeur voor bepaalde ligplaatsen te zijn. (zie gedrag C. 9).

A. 3. Zwemmen.

De alk zwemt uiteraard met verschillende snelheden. Om enkele hiervan te typeren met de bijbehorende houding, is de volgende indeling gemaakt:

1. Dobberen. (weining gerichte beweging). — Hierbij neemt de alk een rusthouding aan: de hals is geheel ingetrokken en de vleugels normaal aangelegd. De vogel zwemt met langzame pootbewegingen van één of beide poten afwisselend, in voorwaartse richting of met langzame wendingen (fig. 4.). Bij zwemmen met één poot ligt de alk soms scheef in het water, doordat het lichaam enigszins om z'n lengte as draait. Rustig dobberen geschiedt ook onder extreme weersomstandigheden met harde wind en regenval.
2. "Doelgericht zwemmen". — Hierbij is de zwemsnelheid hoger, meestal wordt met beide poten voorbewogen, de kop kijkt naar alle kanten en de vogel gaat vaak duidelijk opeen doel af, meestal in voorwaartse richting. De hals heeft een lengte tussen rusthouding en alarmhouding (gedrag B. 4.) (deze houding wordt in het vervolg "half-lang" genoemd). De vleugels zijn normaal aangelegd. Deze zwemwijze ziet men het meest. (fig. 8.) en kan daarme als de normale manier van zwemmen beschouwd worden.
3. Alert zwemmen. (zwemmen in alarmhouding). — De hals is hierbij

in alarmhouding: langgerekt (gedrag B. 1.). De kop draait naar alle kanten. De vleugels zijn soms aangelegd (fig. 10 en 11), maar staan vaker enigszins van het lichaam af (fig. 12). Bij deze zwemwijze is de snelheid het hoogst, met veel hoekige wendingen en zwemmen met beide poten (afwisselend). De vogel kan hierbij head-dipping (gedrag A. 6.) vertonen. In het geval dat de vogel tijdens zwemmen gaat duiken ziet men direct hiervoor de flanken slanker worden door een verminderd luchtvolume in de flankveren, waarbij de borst dieper in het water komt te liggen. Deze zwemwijze komt vaak bij meer dan één individu voor: deze kan een reactie zijn op een verontrusting, waarvan de aard voor de waarnemer niet altijd duidelijk is. Ook head-dipping en onderduiken ziet men soms tegelijkertijd bij meerdere vogels.

Deze indeling in zwemwijzen is enigszins kunstmatig, daar vele overgangen tussen de categorieën waargenomen zijn.

A. 4. Roeien

Bij deze tamelijk langzame manier van voortbewegen op het water worden de vogels lateraal half uitgespreid. Bij de neergaande vleugelslag, waarbij alleen de handpennen net onder water komen, wordt het lichaam enigszins uit het water opgericht en iets naar voren verplaatst. Bij de opgaande vleugelslag komt het lichaam weer dieper in het water. De voortbeweging geschiedt zo in korte voorwaartse "stappen". De voeten nemen niet duidelijk deel aan deze voortbeweging. De voortbewegingsnelheid wordt zelden zo hoog als bij het "lopen en vliegen tegelijk op het water" (gedrag A. 5.) en loopt ook niet uit in vliegen. De papegaaiduiker vertoont een soortgelijke voortbeweging (fig. 37). Het is niet duidelijk welke andere gedragingen frequent samen met dit roeien voorkomen. Een gedrag als duiken b.v. volgt er niet vaak op.

A. 5. Lopen en vliegen tegelijk op het water.

Dit gedrag ziet men o.m. vlak vóór een vlucht: om los te komen van het water, als de stuwing van de wind niet voldoende is. Hierbij verheft de vogel door vleugelklappen zich enigszins uit het water en loopt in snel tempo over het wateroppervlak tegelijk met vleugelklappen totdat de snelheid hoog genoeg is om te kunnen vliegen. Dit gedrag ziet men verder wanneer twee vogels zich snel voortbewegen tijdens een achtervolging, of ook bij één vogel zonder dat vliegen erop volgt.

A. 6. Head-dipping en duiken.

Bij head-dipping (onder water kijken) wordt de snavel vlak voor de borst in het water gestoken gedurende ca. 1-5 seconden, waarbij de ogen net onder het wateroppervlak reiken. Opvallend is dat de staartpennen tegelijkertijd vaak over het water slepen en weer opwippen als de vogel de kop weer opricht. Bij dit oprichten wordt het water met enkele korte laterale kopbewegingen afgeschud.

Head-dipping ziet men: bij alle drie beschreven zwemwijzen (A. 3.)

a) Bij rustig dobberen of doelgericht zwemmen. De vleugels zijn dan normaal aangelegd.

b) Bij alert zwemmen. De vleugels zijn dan enigszins van het lichaam afgezet en de flanken zijn slank (gedrag A. 3.). Op dit gedrag volgt in veel gevallen duiken.

Bij onderduiken (met of zonder voorafgaand head-dipping) wordt de kop onder water geduwd doordat beide poten een krachtige slag maken. Tegelijk nemen de vleugels de voorbewegingsfunctie over: deze zijn hierbij niet geheel uitgespreid zoals in de vlucht en maken vliegende bewegingen. Bij de neergaande vleugelslag, die de meeste stuwing lijkt te veroorzaken, worden de vleugels niet geheel tegen het lichaam aangelegd; ook van het opslaan van de vleugels gaat enige stuwing uit. De poten zijn van belang bij wendingen en afremmen. Vlak vóór het boven water komen worden de

vleugels stil gehouden (in half uitgespreide toestand); met een snelle glijdende beweging schuin naar boven komt de vogel boven water.

Discussie. — Head-dipping is in de eerste plaats van belang bij het onder water kijken naar prooidieren. Bij het voeren ziet men meerdere vogels tegelijk vlak vóór het duiken onder water kijken. Head-dipping en duiken kunnen ook een reactie zijn op verontrusting: duiken dan kan als vluchten beschouwd worden. Soms verlaten alle individuen (bij een knal b.v.) tegelijk het land, vertonen head-dipping en duiken tegelijk onder. Ook BÉDARD (1969), p. 41) beschrijft een dergelijke gemeenschappelijke agonistische vorm van dit gedrag in de door hem beschreven veldsituatie.

De term head-dipping, een eigen vondst, is een vertaling van kop-dompelen. Deze is eigenlijk niet geheel juist: slechts de ogen en de snavel worden ondergedompeld. Elke meer passende term mag deze direct vervangen!

A. 7. Vliegen en landen.

Uiteraard waren in de kooisituatie niet alle vliegeigenschappen, zoals vliegwijzen, wendbaarheid, manieren van landen op verschillend "substraat", waar te nemen. Tijdens fladderen door de kooi komt het lichaam bij zwakke wind niet geheel horizontaal in de lucht (fig. 26). De snavel wijst naar voren of iets naar beneden en de staartveren zijn lateraal uitgespreid; de poten wijzen in latero-caudale richting. De vleugels slaan in snel, min of meer constant tempo, zonder glijvluchten. De alk is niet in staat om snelle wendingen te maken, zoals bij bv. kapmeeuwen in dezelfde situatie is waargenomen. Het vleugeloppervlak is aanzienlijk kleiner dan dat van vele andere vogels (vergeleken met het lichaamsgewicht). Bij sterke wind wordt opvallend meer gevlogen dan bij weinig wing: de vogel kiest telkens de richting tegen de wind in, in een rechte lijn door de kooi. Het lichaam draait zich dan vrijwel horizontaal.

Het landen geschiedt zonder veel remmende vleugelslagen: het is een verticaal naar beneden vallen met de poten latero-caudaal uitgespreid en de snavel schuin naar beneden wijzend. Soms hangt de vogel na de vlucht nog enkele seconden met de poten aan het gaas (fig. 27) en valt dan in het water. Bij landen op het land komt het lichaam niet "voorzichtig" op de poten neer, maat tamelijk hard (hoorbaar), waarbij de vogel soms het evenwicht verliest en door fladderen weer overeind komt.

Discussie. – CONDOR (1950) en BÉDARD (1969, p. 36) maken melding van een vliegwijze, de "butterfly-flight", vanaf hoge rotsen richting zee: het is een glijvlucht vergezeld van kleine, snelle vleugelslagen. Dit gedrag kan in een kooisituatie niet tot uiting komen en werd dan ook niet waargenomen. Ook gegevens over wendbaarheid van de vogel in de lucht zijn in deze situatie niet te verkrijgen.

RÜPPELL (1969) vermeldt, dat de Alcidae bij landen een boog onderde landingsplaats maken ("das Ziel unterfliegen") en vervolgens neerkomen. Deze boog is bij de verschillende Alcidae verschillend; men zou volgens RÜPPELL een reeks op kunnen stellen: kleine alk, papegaaiduiker, alk, zeekoet en dikbekzeekoet, die een steeds grotere boog nodig zouden hebben om te kunnen landen.

De waargenomen "onbeholpen" lijkende landingswijze heeft waarschijnlijk niets met de kooisituatie te maken, en zal eveneens in het wild voorkomen. De vleugels vertonen een duidelijke adaptatie aan het leven op zee en de voortbeweging onder water, vandaar de geringe wendbaarheid in de lucht. Vliegen en landen zijn slechts in de broedtijd nodig. Naast landingen op horizontale oppervlakken kan de alk zich ook vastgrijpen aan verticale wanden, zoals in de kooisituatie bij landen op het gaas werd waargenomen.

A. 8. Poetsen en baden.

Veel tijd wijden de vogels aan de verzorging van het verenkleed. Bij het poetsen worden verschillende bewegingen gemaakt, zoals het "scharen" van de snavel langs het verenkleed, of het "uitkammen" van één veer van basis naar top. Poetsen ziet men zowel op het water als op land.

Tegenover dit "autopreening" staat "allopreening": hierbij poetsen twee vogels elkaar wederzijds (gedrag C. 3.) met waarschijnlijk een andere functie.

Bij poetsen van de staartveren en het caudale deel van de flanken wordt de kop in caudale richting gedraaid (fig. 5), waarbij de vleugels soms ook enigszins van het lichaam af worden gezet. Bij flankpoetsen neemt de vogel vaak een scheve stand aan in het water, waarbij een der poten in de lucht steekt.

Bij borstpoetsen ziet men vaak "scharende" snavelbewegingen: de snavel hapt langs het verenkleed, waarbij de laterale snavelzijde de veren raakt. Bij poetsen van de vleugelbinnenzijde wordt de vleugel normaal, dus latero-dorsaal opgetild, waarbij de snavel vanaf de mediane lichaamszijde onder de vleugel gebracht wordt (fig. 6), in het water soms in scheve stand. De wangen worden "afgeveegd" tegen de bovenzijde van de vleugels en vleugelboeg en soms ook bewerkt met de achterpoot, waarbij de snavel in het water gestoken wordt. Op dezelfde wijze wordt de kruin bewerkt. De arm- en handpennen worden door "uitkammen" van basis naar top afzonderlijk gereinigd.

Bij het baden lijkt de vogel een bepaalde handelingsvolgorde te vertonen met elementen zoals: vleugelslaan met korte snelle dorso-ventrale bewegingen, waarbij water op de rug gebracht wordt. De veren staan hierbij enigszins los van het lichaam. Af en toe wordt de kop tot de hals ondergedompeld.

Tijdens poetsen en baden vertoont de alk ook comfortgedrag zoals vleugelklappen, gapen, kop- en staartschudden (A. 9).

Uitgebreide volgordeanalyse is vereist om meer gegevens te verkrijgen over deze mogelijk stereotiepe gedragssequentie tijdens poetsen en baden.

A. 9. Vleugelklappen, gapen, in the lucht happen, staart- en kopschudden.

Deze comfortgedragingen ziet men tijdens baden of poetsen (op het land en op het water), waarbij ze samen kunnen voorkomen. Ook in andere situaties, zoals na een periode liggen op het land of direct na het aan land gaan, ziet men één of meer van deze gedragingen.

1. Bij vleugelklappen worden de vleugels latero-dorsaal uitgespreid; door "spannen" van het lichaam, waarbij de snavel vaak geheel verticaal, in één lijn met de lichaamsas wordt gebracht, richt de vogel zich duidelijk uit het water op; de vleugels worden snel op, en meer bewogen gedurende ± 2-5 seconden, vervolgens vaak lateraal vlak boven het wateroppervlak uitgespreid en weer opgevouwen. Op het land ziet men alleen het vleugelklappen; de vogel hoeft door z'n houding zich niet extra op te richten (fig. 7).
2. Bij gapen wordt de snavel wijd geopend gedurende 1-2 seconde en direct erna weer gesloten. De snavel staat in de normale horizontale stand. Dit gedrag duurt meestal langer dan:
3. In the lucht happen onderscheidt zich van gapen in een kop-beweging: de snavel wordt niet alleen wijd geopend, maar tegelijk schuin naar boven gestoken: tijdens het teruggaan in de uitgangspositie sluit de snavel zich weer. Op deze wijze wordt meestal meer dan éénmaal (soms 15 maal achtereen) in de lucht gehapt met een ritme van ± één per seconde.
4. Bij staartschudden maakt de staart snelle laterale bewegingen gedurende ± 1 - 3 seconden.

5. Laterale bewegingen ziet men ook bij kopschudden, waarbij vaak druppeltjes vanaf de snavel wegvliegen. Dit gedrag ziet men in verschillende situaties, bv. tijdens "bowing" (gedrag C. 2), bij de begroeting tussen twee vogels (C. 1.) of bij het rangschikken van nestmateriaal. (gedrag C. 7.) of zonder een bepaald begeleidend gedrag.

Discussie. – Deze comfortgedraging dienen waarschijnlijk voor het uitrekken van lichaamsdelen (BÉDARD, 1969, p. 28) en het schikken van de veren. Bij vleugelklappen is een mogelijke functie het afwerpen van water.

"In de lucht happen" lijkt soms ook in een andere ethologische situatie voor te komen, bv. bij verontrusting: het werd bij een achtervolging gezien. Behalve een comfortfunctie zou het dus ook uitdrukking van een andere motivatie toestand van de vogel kunnen zijn. Van dit gedrag zijn geen literatuurgegevens bekend.

De wegvliegende druppeltjes bij het kopschudden zijn waarschijnlijk een zout secreet dat in the nasale klier bij de snavelbasis gevormd wordt en naar de snavelpunt vloeit. Volgens BÉDARD (1969, p. 28) echter zijn de wegvliegende partikels ectoparasieten die zich tijdens poetsen aan de snavel hechten. Daar kopschudden frequent werd waargenomen, is het niet uitgesloten, dat dit gedrag ook in dienst staat van een dergelijke functie, al kan men zich afvragen hoe BÉDARD ectoparasieten van grote afstand met een telescoop herkennen kan!

A. 10. Defaeceren

Bij defaeceren ziet men het volgende gedrag: de vogel hurkt neer en de anus wordt zichtbaar, doordat de veren eromheen uiteengedrukt worden. Op het land worden de faeces in een straaltje ± 20 - 40 cm. weggespoten. Op het water worden de faeces onder water verwijderd. Direct na het defaeceren wordt de staart bewogen met laterale bewegingen.

Discussie. — Het over enige afstand wegspuiten van de faeces is volgens BÉDARD (1969, p. 28) van belang bij het broeden: op deze wijze worden de eieren niet verontreinigd.

A. 11. Insecten vangen.

Als er muggen in de lucht zijn maakt de alk hier soms jacht op. Op het land maakt de vogel hierbij met gestrekte hals happende bewegingen bij een muggenzwerm. Soms w rdt met één hap-beweging een insect gevangen, waarna wat kleinere snavelbewegingen volgen.

Op het water zwemt de vogel met beide poten in snel tempo met snelle, hoekige wendingen. De hals is geheel ingetrokken en de snavel verticaal gericht; de kop draait naar alle kanten. Af en toe opent de snavel zich met een korte opwaartse hapbeweging, waarna enkele kleinere happen volgen. De vogel richt zich enigszins op uit het water; het caudale deel van het lichaam ligt diep in het water. De vleugelranden zijn duidelijk zichbaar, maar staan niet zover van het lichaam af als bij de voorbereiding tot een duik. De vogel vertoont in deze situatie vaak ook regelmatig head-dipping, maar in tegenstelling tot andere situaties (bv. A. 6.) volgt meestal geen duiken.

B. AGONISTISCH GEDRAG.

B. 1. Alarmhouding (attention pose, Achtungshaltung).

Bij verontrusting van allerlei aard neemt de alk de volgende alarmhouding aan: de hals wordt geheel gestrekt en de kop wordt gedraaid in de richting waaruit de bron van verontrusting komt, terwijl de snavel iets opgericht wordt (deze blijft gesloten). De kop draait naar links en naar rechts (fig. 9, 10, 11 en 12). Soms is een zwakke, grommende vocalisatie hoorbaar lijkend op die welke bij begroeting (C. 1, fig. 53) wordt gehoord, vaak bij meerdere individuen binnen enkele sec. hierna.

Als de stimulus aanhoudt of groter wordt staat de alk, wanneer deze in liggende houding was, op en draait zich in de richting waaruit de stimulus komt. Vaak worden de vleugels van het lichaam afgezet (fig. 12), waarna een vogel op het land meestal het water op gaat. De vogel zwemt dan met beide poten met snelle, hoekige wendingen. In deze situatie wordt ook vaak head-dipping gezien, terwijl ook duiken volgen kan (zie ook "zwemmen", A. 3).

Discussie. — Dit gedrag is een duidelijk voorbeeld van een agonistisch gedrag: in dit geval een reactie op visuele, auditieve of andere prikkels afkomstig van een soortgenoot, een individu van andere soort (incl. de mens) of een voorwerp (bv. hevig gedreun door militaire oefeningen op zee.

De hier beschreven alarmhouding komt geheel overeen met de beschrijving van BÉDARD (1969, p. 28).

B. 2. Dreigen door snavel openen.

Bij dit gedrag wordt de snavel in de richting van een soortgenoot of individu van andere soort gedraaid en geopend, waarbij de lichtgele buccale holte zichtbaar wordt. De snavel kan op een kier of wijder geopen worden, echter nooit zover als bij gapen (gedrag A. 9). De kop draait duidelijk minder heen en weer dan bij de alarmhouding (B. 1).

Als de ene vogel de andere vanaf de caudale zijde nadert, draait de laatste de kop in caudale richting, vaak zonder zich om te keren. Blijkbaar is het tonen van de geopende snavel het belangrijkste element van dit gedrag. Soms is een grommende vocalisatie hoorbaar, die identiek klinkt aan die bij de alarmhouding (gedrag B. 1.). De vleugels staan meestal enigszins van het lichaam af (fig. 13 en 14). Meestal dreigt de vogel die benaderd wordt, het eerst, waarna ook de andere vogel een dreighouding kan aannemen. Zo kunnen twee vogels secondenlang op korte afstand van elkaar in stilstaande houding dreigen naar elkaar.

Uit Tabel II blijkt, dat zowel ♂♂ als ♀♀ dreigen, zowel tegenover sexe-genoten als tegenover de andere sexe en tegen andere vogels. Van de beide ♂ ♂ RR en GG werd het gedrag 88 maal genoteerd en van de ♀ ♀ W en G 18 maal (naast vele niet genoteerde waarnemingen).

Dreigen ziet men in de volgende situaties:

a) Als een vreemd ♂ een alkenpaar nadert. Hierbij dreigen vaak eerst de twee vogels en dan het ♂ (fig. 13).
b) Als twee vogels bij lopen op het land elkaar binnen een zekere minimum-afstand naderen (fig. 14).
c) Als twee vogels bij zwemmen "per ongeluk" lichaamscontact maken door b.v. bijeendrijven door de wind.

Op dreigen volgt meestal slechts uiteengaan van de vogels. Soms loopt dreigen in een schijngevecht uit (gedrag B.3.) of er volgt een stormloop, waarbij de naderende vogel verjaagd wordt (gedrag B. 4.).

Discussie.— Dit dreigen komt geheel overeen met het "bec entrouvert" van BÉDARD (1969, p. 30). De vocalisatie die bij dreigen soms hoorbaar is, zou volgens BÉDARD echter veel lijken op de roep ("appel"). De roep werd echter nooit in een agonistische situatie waargenomen en kan duidelijk onderscheiden worden van de vocalisatie bij dreigen (zie bij "Roepen" en "vocalisaties"). Hierover bestaat bijna volledige zekerheid.

Anders is het gesteld met de begroetingsvocalisatie en de geluiden bij de beschreven agonistische gedragingen: hiervan is het niet zeker of er sprake is van identieke vocalisaties.

Ook bij andere vogels blijkt dreigen tot uiting te kunnen komen in het tonen van de polsgewrichten, zoals b.v. bij de kleine mantelmeeuw gevonden werd door TINBERGEN (1959, gecit. door MANNING, 1972, p. 103).

Gedurende april t/m augustus werd tussen de paren ♂ GG en ♀ G en ♂ RR en ♀W nooit dreigen waargenomen. Bij nadering werd telkens de begroetingsvocalisatie gehoord (gedrag C.1.). Opvallend was, dat in de nazomer (september en oktober) deze vogels elkaar niet vaak meer begroetten, maar dreigend de snavel openden, vaak met hevige grommende vocalisaties.

Een suggestie voor verder onderzoek is, of er inderdaad een geslachtsgebonden verschil zou bestaan in het aantal malen dat een vogel de dreighouding aanneemt in verschillende ethologische situaties, zoals gesuggereerd wordt door de huidige observaties, waarbij dit gedrag ca. 5 maal zo vaak werd gezien bij een tweetal ♂♂ als bij tweetal ♀♀.

B. 3. Schijnvechten.

Tijdens dit gedrag, dat direct op dreigen volgen kan, steken beide vogels beurtelings de snavel in elkaars richting, terwijl de andere vogel de kop terugtrekt. De afstand tussen de snavel punten blijft ca. 5 - 10 cm; er is dus geen lichaamscontact. Deze afwisselende pikbewegingen (ca. 10 - 30 in totaal) kunnen vergezeld gaan van een grommende vocalisati van één van beide of beide vogels. Dit geluid klinkt identiek aan de vocalisatie bij dreigen en alarmhouding, maar duurt vaak langer en klinkt luider. Het is niet altijd duidelijk of de vocalisatie van de stotende of van de terugdeinzende vogel afkomstig is.

Op schijnvechten kan volgen:

a) Nog enige tijd dreigend tegenover elkaar staan (land), of liggen (water), waarna de vogels uiteengaan.

b) Een achtervolging op het land of water, eventueel met onderduiken en achtervolging onder water. Na bovenkomen kan een nieuw schijngevecht volgen. Zo zijn opeenvolgingen van vijf gevechten en achtervolgingen waargenomen.

Schijngevechten zijn waargenomen tussen (zie Tabel III):

a) Twee ♂ ♂

b) Een ♂ en een ♀

c) Een alk en een zeekoet: hierbij maakt de zeekoet dezelfde afwisselende pikbewegingen als de alk, met gesloten snavel.

d) Een alk en een papegaaiduiker: de laatste opent hierbij de snavel en ontwijkt de steken van de alk, maar maakt zelf geen pikbewegingen.

Discussie. — Deze vorm van schijnvechten lijkt veel op een soortgelijk gedrag bij de zeekoet (R. Lambeck, mond. med.). Dit komt ook tot uiting bij de besproken schijngevechten van een alk en een zeekoet.

Van dit gedrag zijn geen literatuurgegevens bekend.

Over de naamgeving : het werd schijnvechten genoemd, daar in geen der gevallen enig lichaamscontact werd waargenomen. Wellicht kan dit gedrag in waar vechten overgaan en kan daarme beter vechten genoemd worden, in een minder intensieve vorm, al werd vechten voortkomend uit schijnvechten door mij nooit waargenomen.

B. 4. Verjagen en vluchten.

Verjagen van een soortgenoot of andere vogel geschiedt door:

a) Nadering (zwemmend of lopend) met geopende of gesloten snavel, waarna de andere vogel de snavel opent en blijft staan of direct uit de weg gaat.

b) Een stormloop op de andere vogel. Hierbij zijn hals en kop horizontaal uitgestrekt en op de andere vogel gericht; de snavel is meestal geopend; de vleugels staan van het lichaam af of worden latero-dorsaal uitgespreid. De alk loopt of zwemt in snel tempo

naar de andere vogel en stort zich erop met een felle snavelstoot in het halsgebied. Vaak zijn hierbij grommende vocalisatie hoorbaar, afkomstig van één of beide vogels; deze klinken identiek aan die welke bij alarmhouding, dreigen en schijnvechten hoorbaar zijn. Kenmerkend voor de stormloop is het lichaamscontact.

Bloedige vertoningen zijn niet waargenomen. Meestal gaat de andere vogel na wat vleugelgeklap van beide vogels op de vlucht door weglopen, - wegzwemmen met of zonder onderduiken. Soms wordt de achtervolging voortgezet, op of onder water.

Hierbij ziet man de volgende opeenvolging:

Achter elkaar zwemmen, afwisselend met beide poten → head-dipping (gedrag A. 6) → voorste vogel duikt, gevolgd door de tweede → achtervolging door snel zwemmen met veel wendingen → voorste vogel komt boven, gevolgd door de tweede → beide roeien op het water in snel tempo (gedrag A. 4.) → snel zwemmen → etc. (tot vijfmaal onderduiken waargenomen.

Aanleiding tot verjagen is in de volgende situaties waargenomen:

a) Als een vogel zich op een "vreemde" ligplaats bevindt (gedrag C. 9.). Hierbij zal deze gewoonlijk uit de weg gaan, als het ♂ of ♀ van die ligplaats nadert.

b) Als een vogelpaar samen op de ligplaats is en een vreemd ♂ nadert, bv. in de volgende situatie (18 juni, 17.14 uur): ♂ GG poetst ♀ G op ligplaats 5 (fig. 52). Zodra ♂ RR nadert, opent ♂ GG de snavel, direct hierna RR eveneens. Na ± 10 sec. dreigen staat GG "plotseling" op, stort zich op RR met een beet in de hals, RR vlucht het water in, achtervolgd door GG. Een schijnvecht op het water volgt (15 sec.) met luide grommende vocalisaties, waarna RR weg zwemt en GG weer het land op gaat, naar ♀ G.

Verjagen is waargenomen bij (Tabel IV):

a) Een ♂ achter een ♀ en een ♂ ander ♂.

b) Een ♂ alk achter een papegaaiduiker (♂ en ♀).

De situatie dat een ♀ alk een ♂ alk verjoeg, werd niet waargenomen.

Discussie. — De beschreven stormloop komt overeen met de "ruée" van BÉDARD (1969, p. 30). Ook hij beschrijft, dat een stormloop uit dreigen kan ontstaan.

Vat men de drie beschreven agonistische gedragingen dreigen, schijnvechten en verjagen samen, dan kan men stellen dat dit gedrag wordt opgewekt als:

a) Twee vogels elkaar binnen een bepaalde minimum-afstand naderen; dreigen is meestal voldoende om verder conflict te voorkomen. (inter- en intraspecifiek).

b) Een vreemd ♂ een vogelpaar dat samen is, nadert.

c) Een vogel op een vreemde ligplaats (gedrag C. 9.) is en de "eigenaarvogel" nadert.

Bij nadering van twee vogels die een goede paarband hebben (vaak allopreening (gedrag C. 3.) vertonen) lijkt minder agonistisch gedrag voor te komen dan bij andere tweetallen, voor zover men dit uit het niet al te grote aantal observaties mag afleiden (zie Tabel II, III en IV). Dit kan in de paartijd van groot belang zijn om paringen mogelijk te maken.

Volgens BÉDARD (1969, p. 30) worden papegaaiduikers, wanneer ze op de "clubs" samen met alk en zeekoeten voorkomen, "systematiquement" verjaagd door de andere vogels.

In de kooisituatie werd ook wel het tegenovergestelde waargenomen; vooral als een alk of zeekoet in de buurt van de ingang van een nestkast kwam, waren de papegaaiduikers in staat deze vogels te verjagen.

Conflicten met zeekoeten zijn minder vaak waargenomen; deze dieren waren in minder goede conditie en bleven op het land vaak op plaatsen,

die door geen van de andere vogels als ligplaats werden gebruikt (fig. 52).

BÉDARD vermeldt (1969, p. 30), dat in het wild conflicten tussen alk en zeekoet "sans importance et de courte durée" zijn.

## C. SEXUEEL GEDRAG.

### C. 1. Begroeting.

Dit gedrag ziet men vrijwel steeds, wanneer beide partners van een paar elkaar dicht naderen op het water of als een der vogels de andere "opzoekt" op de ligplaats (gedrag C. 9.). Karakteristiek voor de begroeting is de duidelijk hoorbare grommende vocalisatie die bij ontmoeting klinkt, soms afkomstig van de vogel die benaderd wordt of van beiden (fig. 53.). De sterkte van de vocalisatie varieërt nogal. De snavel blijft gesloten en de hals wordt iets dikker doordat de veren worden opgezet. Beide snavels maken snelle, moeilijk exact te beschrijven bewegingen dichtbij elkaar of raken elkaar met kleine knabbelende bewegingen direct na de vocalisatie. Voor de waarnemer lijkt dit op pogingen om tot allopreening over te gaan.

Tijdens begroeting liggen de vogels op het water borst aan borst of in een V-vorm; op het land staan de vogels dichtbij elkaar, borst aan borst. Op het land is opvallend het gedrag direct na begroeting: "bowing" (gedrag C. 2.); hierbij buigt een der vogels of beiden de hals tot de snavel halverwege de borst reikt en richt de kop weer op (fig. 22).

Na deze begroetingsceremonie volgt bijna steeds allopreening (gedrag C. 3.), zowel op het land als op het water; hiermee begint meestal de vogel die actief was bij nadering. Begroeting is dus waargenomen bij alle tweetallen die ook allopreening vertoonden. (zie de zeven "relaties", beschreven bij allopreening en Tabel VI).

Voorafgaand aan begroeting werd soms roepen (gedrag C. 4) gehoord: tijdens een serie roepen met of zonder antwoord van de partner naderen de vogels elkaar, waarna begroeting. (Tabel VI).

Begroetingsvocalisatie en bowing vertoont de alk ook in een periode "samen liggen" op de ligplaats waarbij de vogels meestal allopreening vertonen (men kan het gedrag dan eigenlijk geen "begroeting" noemen):

een de vogel staat op → een vocalisatie is hoorbaar → de staande vogel vertoont één of meer keer bowing → gaat weer ligging → allopreening zet zich voort.

Na de periode waarin paringen gezien werden was het moeilijker om gepaarde vogels van ongepaarde te onderscheiden vanwege het ontbreken van de begroeting.

Discussie. — Hoewel begroeting ook afzonderlijk waargenomen is, wordt het meestal gevolgd door allopreening. CONDER (1950) vat begroeting en allopreening samen onder de term "billing". Ook PALUDAN (1947, gecit. door BÉDARD, 1969, p. 31) maakt geen duidelijk onderscheid tussen begroeting en allopreening. BÉDARD (1969, p. 31) reserveert de term "billing" voor de begroeting ("salutations") en noemt allopreening" caresses mutuelles". Wanneer men de term "billing" gebruikt, suggereert men hiermee m.i. een verband met gelijknamig gedrag tussen een paar dat bij andere Alcidae beschreven is: bij de zeekoet (TSCHANZ, 1868) en papegaaiduiker (LOCKLEY, 1953 en MYRBERGET, 1962). Het is echter niet zeker, dat billing bij deze drie soorten voldoende vergelijkbaar zijn, daar immers gedetailleerde analyse van volgorde en frequentie bij deze drie soorten op zichzelf en onderling, voor zover bekend, nooit verricht is. Besloten werd daarom billing te beschrijven met een tweetal andere namen: begroeting en allopreening, ook al vanwege het feit dat deze twee elementen niet telkens op elkaar volgen.

Wat betreft de functie van dit gedrag voor een paar zou men het volgende kunnen suggereren: Als twee ongepaarde soortgenoten elkaar "te dicht" naderen, lokt dit agonistisch gedrag zoals dreigen (gedrag B. 2.) uit. Deze agressie wordt in het voorjaar tussen vogels met een goede paarband geleidelijk verlaagd. Bij contact tussen gepaarde vogel ziet men een begroetingsceremonie die m.i. als conflictgedrag kan worden beschouwd met tenminste drie componenten:

a) De vogels naderen elkaar door sexuele motivatie, in allopreening tot uiting komend.

b) Door de dichte nadering wordt agressie opgewekt, tot uiting komend in een begroetingsvocalisatie.

c) Het verminderen van de agressie door een appeasement-gedrag, waarvoor het gedrag bowing in aanmerking kan komen (C.2). Vanwege mogelijke agressieve elementen in de begroetingsceremonie is het wellicht beter dit gedrag bij agonistisch gedrag in te delen als agressief gedrag typisch voor een paar (Tabel VI vermeldt bij welke paren). Dit illustreert overigens hoe moeilijk categoriseren is. Het feit, dat veel gedrag een mengsel van sexuele en aanval- en vluchtelementen is, is reeds door vele ethologen onderkend. Zo noemt MANNING (1972, p. 119-121) "courtship-behaviour" een duidelijk voorbeeld van conflictgedrag, waarin agressieve, sexuele en appeasement-componenten te onderscheiden zijn ("The reduction of aggressiveness is certainly an important aspect of courtship in vertebrates").

Een suggestie voor verder onderzoek is een volgorde-analyse van gedragselementen bij deze begroetingsceremonie.

C. 2. Bowing.

Bij bowing buigt de vogel, staande op de tarso-metatarsus en phalangi, de hals tot de snavel, verticaal naar beneden gericht, halverwege de borst reikt (fig. 22). In deze gebogen houding blijft de vogel hoogstens 3 sec., waarna de kop weer in de beginpositie met snavel horizontaal komt. De vogel hurkt niet neer, zoals bij "grond en poten betasten" (gedrag C. 7., fig. 23), maar houdt de rechtopstaande houding.

Bij dit gedrag is de vogel telkens in gezelschap van de partner, vaak op een ligplaats (gedrag C. 9.). Bowing vindt dan plaats:

a) Direct na een begroeting (gedrag C. 1.). Als een der partners

allopreening wil beginnen, buigt de andere vogel, of beiden, enkele malen de hals.

b) Bowing vindt ook plaats in een periode samen liggen met allopreening: een der vogels (de passieve bij allopreening) staat dan op en gromt, zoals bij begroeting hoorbaar, waarna enkele malen bowing. Hierna gaat de vogel meestal weer liggen, waarna weer allopreening.

Discussie. – De term "bowing" is overgenomen van CONDER (1950) die het gedrag beschrijft bij de zeekoet als reactie op bedreiging en als uiting van verschillende vormen van opwinding (sexuele en agonistische). De term "bowing" werd overgenomen vanwege de opvallende gelijkenis en vanwege de mogelijkheid, dat het "bowing" van de alk een analoog gedrag is: Wellicht heeft ook dit een appeasement- functie om de agressieuiting, in begroeting aanwezig verondersteld, af te wenden.

BÉDARD (1969, p. 30-34) vermeldt de term "bowing" niet, maar spreekt over "inspection des pattes" als een gedrag dat telkens na begroeting optreedt. Dit laatste gedrag (zie gedrag C. 7) onderscheidt zich m.i. echter duidelijk van bowing: de houding is hurkend en de snavel raakt de grond of de poten (gedrag C. 7., fig. 23), terwijl de duur ervan veel langer is. Het is mij dus niet duidelijk, waarom BÉDARD deze verschillende gedragingen niet onderscheidt.

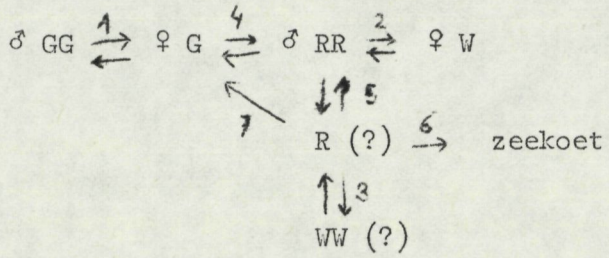
C. 3. Allopreening.

Bij allopreening poetsen twee vogels elkaar afwisselend aan het verenkleed van het kop halsgebied. Vooral de wangen worden veelvuldig gepoetst (zie fig. 19 voor de verschillende gebieden). Allopreening lijkt veel op autopreening (gedrag A. 8.): met knabbelende bewegingen wordt het verenkleed bewerkt. Het is mogelijk dat hierbij een bepaalde route door het verenkleed gemaakt wordt (hetgeen echter niet nagegaan werd). De houding van het tweetal kan zijn: beide staand (fig. 17 en 18), de ene liggend, de ander staand of beide liggend: flank aan flank of borst aan

flank (fig. 16, 20 en 21). In het water liggen de vogels vaak borst aan borst.

Allopreening in lighouding blijkt bij bepaalde vogelparen telkens op een beperkt aantal plaatsen op het land plaats te vinden (zie gedrag C. 9). Sommige paren zijn uren-lang samen liggend met minutenlang, (soms meer dan 15 minuten) allopreening, afgewisseld door rust, waargenomen. (fig. 15).

Allopreening is door alle vogels vertoond, gedurende de gehele waarnemingstijd. Het langst is het bij het paar ♂ RR en ♀ W gezien. Vanaf begin augustus (toen de rots uit de kooi gehaald werd) werd het gedrag geleidelijk minder vaak gezien. Bij de volgende individuen is allopreening gezien. (Twee pijltjes betekent: wederzijds, één pijltje: in één richting, ? = geslacht onbekend gebleven).




The relaties zijn genummerd naar afnemende frequentie: bv. ♂ GG en ♀ G zijn het meest frequent samen gezien met allopreening (Tabel VI). Alleen de tweetallen 1 en 2 vertoonden allopreening tijdens samen liggen. Bij de andere relaties poetsen de vogels elkaar staande of in het water, zelden gedurende meer dan 20 sec. De alk R werd begin mei samen gezienmet een zeekoet en later telkens met het jong WW en af en toe met ♀ G. R. poetste zowel het ♂ RR als het ♀ G; het geslacht van deze vogel is onbekend gebleven. De vogels die allopreening ondergaat kan het volgende gedrag vertonen (dat alleen bij allopreening gezien werd):

1) Tijdens poetsen van kin en keel brengt de vogel de snavel in een verticale stand of nog verder dan verticaal; dit wordt "hoog gepoetst

worden" genoemd. Het komt zowel in liggende als staande houding voor.

2) Als reactie op allopreening kan de vogel de kop ook afwenden met een snelle laterale kopbeweging ("afwenden") van de poetsende vogel af (fig. 21). Na enkele sec. gaat de snavel weer in de normale houding.

3) Ook kan de vogel grommend de snavel openen en sluiten; dit is zeer karakteristiek: de snavel is hierbij vaak naar beneden gericht, tegen de borst aan; de snavel wordt ritmisch wijd geopend en weer half gesloten, waardoor de vocalisatie eveneens een ritmische klankwisseling ondergaat (de snavel sluit zich niet). Tijdens deze reactie stopt de poetsende vogel tijdelijk en gaat weer verder met allopreening als de andere vogel dit gedrag beëindigt.

Andere reacties van de vogel die allopreening ondergaat (niet obligaat met allopreening verbonden), zijn:

4) Laterale snavelbewegingen (met of zonder happen): dit komt vaak voor, het is bij alle individuen gezien: de kop maakt nee-schuddende bewegingen ( in een rustig tempo) waarbij vaak de snavelhelften op en neer gaan (fig. 20). Ook alleen nee-chudden is waargenomen. De andere vogel kan allopreening tijdelijk door dit gedrag vervangen. Een enkele maal werd dit gedrag ook bij een solitaire vogel gezien.

5) Halsdrukken van het ♂ GG met grommende vocalisatie van het ♀ G. Allopreening kan onderbroken worden, als het ♂ de hals kruislings op die van het ♀ legt, waarbij het ♀ uit staande houding neerhurkt en ritmisch gromt (hierboven beschreven). Meestal volgt hierop weer allopreening. Helaas is dit gedrag slechts vijf maal waargenomen.

6) Snavel beknabbelen door het ♂. Tijdens allopreening door het ♀ kan het ♂ de snavel vastpakken en knabbelende bewegingen eraan maken.

Discussie. — De naam allopreening werd overgenomen van LAMBECK die deze term gebruikte voor een morfologisch overeenkomstig gedrag bij de zeekoet (1974), mond. med.).

Het "hooggepoetst worden" wordt door BÉDARD (1969, p. 32) eveneens vermeld. Volgens hem is dit de hoogste intensiteit bij allopreening. Minder intens zouden deze "caresses mutuelles" zijn, wanneer de vogels in een normale staande houding zijn, terwijl de laagste motivatie uitgedrukt zou worden door een liggende houding. Volgens eigen waarnemingen is er echter geen reden om bij "hoog gepoetst worden" aan te nemen, dat de vogels "sous l'effet d'une forte motivation" zijn, integendeel, bij het paar dat het meest frequent allopreening vertoonde (GGen G) was allopreening het meest langdurig in liggende houding. Bij de paren die minder vaak samen gezien werden (zie Tabel VI) werd vrijwel alleen in staande houding gepoetst. Overigens noemt BÉDARD zijn indeling "assez subjective".

Van de karakteristieke ritmische grommende vocalisatie die allopreening tijdelijk onderbreekt, zijn geen literatuurgegevens bekend. Wel maakt BÉDARD (1969, p. 32) melding van "querelles" (ruzies) die volgens hem "dreigend de snavel openen" (gedrag B. 2.) of zelfs een stormloop (gedrag B. 4.) kunnen zijn. Deze ruzies betekenen echter niet het einde van allopreening. Dit gedrag werd tijdens allopreening echter niet waargenomen door BÉDARD.

Ook BÉDARD nam waar dat vele paren allopreening op een vaste ligplaats vertonen, gedurende vele minuten.

Een van de functies van dit gedrag is waarschijnlijk het handhaven van de paarband: het is een vorm van lichamelijk contact dat wellicht nodig is uiteindelijk om een paring mogelijk te maken. Opvallend was, dat bij het paar dat paringen uitvoerde, allopreening het meest frequent gezien is. Echter, direct vóór een paring werd dit gedrag niet gezien, zoals b.v. met head-flicking bij de papegaaiduiker wel het geval is.

Allopreening kan echter meedere functies hebben: het is bij alle individuen (incl. een juveniel) gezien en bovendien bij een alk en een zeekoet: het blijft dus niet tot een gevestigd paar beperkt en komt ook in ruimer sociaal verband voor, hetgeen ook bij de zeekoet waargenomen werd (LAMBECK, 1974, mond. med.). Volgens BÉDARD (1969, p. 31) komt het gedrag, door hem "caresses mutuelles" genoemd, voornamelijk binnen een paar voor, hoewel ook af en toe bij een vreemd ♂ met een ♀ van een gevestigd paar.

Begeleidend gedrag.

Over functie van de zeer merkwaardige laterale snavelbewegingen (met of zonder happen) is weinig met zekerheid te zeggen. Dit gedrag komt veelvuldig voor tijdens allopreening. Heeft het misschien een appeasement-functie? Het is te betreuren, dat het halsdrukken door een der ♂♂ niet vaker waargenomen is. Men krijgt de neiging te denken aan een gedrag direct voorafgaand aan de paring. Van deze beide gedragingen zijn mij geen literatuurgegevens bekend.

C. 4. Roepen met of zonder antwoord van de partner.

Dit gedrag bestaat uit het uiten van een grommende vocalisatie waarvan de duur ca. 0,5 sec to 1 sec is. Tijdens dit roepen wordt de snavel half geopend en direct erna weer gesloten. De roep bestaat uit een serie sonore trillingen, 70-120 per seconde (fig. 54 a, b).

Op het land roept de alk steeds in staande houding, in beide mogelijke standen (zie A. 1). De hals is hierbij niet zo langgerekt als bij de alarmhouding (gedrag B. 1.), maar ook niet ingetrokken als in rusthouding (dus half-lang). De vogel kijkt naar het water en heeft de snavel horizontaal of iets opgericht. De vleugels zijn normaal aangelegd. Op het water heeft de alk dezelfde oplettende houding, kijkt naar alle kanten en zwemt in matig tempo. Zowel te land als te water is de vogel niet dichtbij de partner (meer dan ± 3 meter). Tijdens vliegen werd de roep niet gehoord.

Deze roep wordt meestal in een serie geuit (soms van meer dan twintig achtereen) met een tussentijd van ± 1-2-sec. Verder is zeer kenmerkend dat een serie roepen kan overgaan in een serie met antwoord van de partner. Het antwoord is een soortgelijke roep. Zo ontstaat een beurtelings roepen. Van de 148 genoteerde gevallen van roepen werd 53 maal een antwoord gehoord en 95 maal bleef de roep onbeantwoord. Deze gevallen waren als volgt over de individuen verdeeld:

| Gedrag | ♂ GG + ♀ G | | ♂ RR + ♀ W | | ?R | ?WW | Totaal |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Roepen zonder antwoord | 12 | 18 | 7 | 46 | 10 | 2 | 95 |
| Roepen met antwoord | samen | 13 | samen | 40 | — | | 53 |
| | | | | | | | 148 |

De vogel ♂ GG reageerde nooit op een andere roep dan op die ♀ G en omgekeerd. Hetzelfde was het geval met ♂ RR en ♀ W. Van het tweetal R en WW (WW is juveniel) werd nooit een alternerende roep gehoord, hoewel beide vogels wel de roep uiten konden.

In 20 van de beschreven gevallen naderden de partners elkaar al roepend (beiden of een van hen), waarna een begroeting plaatsvond al of niet gevolgd door allopreening. Dit geschiedde in de volgende etholo-gische situaties: beide vogels bevonden zich op het land, of beiden op het water; of de roepende vogel ging het land op, naar de ander; of, tenslotte, de roepende vogel op het land werd benaderd door de andere, die vanuit het water het land opging.

Het roepen (met of zonder antwoord) kan ook uitlopen in een dubbele roep (gedrag 34 maal waargenomen). Ook kunnen de 3 gedragingen: roepen, dubbele roep en begroeting samen voorkomen. (6 maal waargenomen). Deze waarnemingen worden bij de dubbele roep verder beschreven.

Variatie in tijdstip waarop het roepen overdag is gehoord.

Roepen werd vrijwel elke dag en bovendien op elk uur van de dag waargenomen. Fig. 46 vermeldt de verspreiding van het gedrag over de daguren, van in totaal 148 gevallen. Het gedrag werd uiteraard veel vaker waargenomen, b.v. ook tijdens de uren aan de papegaaiduikers besteed. Buiten het aangegeven deel van het etmaal werden geen waarnemingen verricht (zie ook fig. 45). De gehele periode april t/m augustus werd samen genomen. (door tekort aan waarnemingen is analyse van b.v. gehele of halve maanden niet goed mogelijk). Verticaal in de grafiek staat de frequentie per interval van een half uur. De frequentie is dus gecorrigeerd voor het aantal malen dat in elk halfuur-interval is waargenomen. Een bezwaar van deze analyse is wellicht gelegen in de onzekerheid over onbewust select verzamelde observaties. Deze analyse werd n.l. achteraf verricht aan het verzamelde observatiemateriaal.

Discussie. - Verwijzend naar de discussie bij Dreigen (B. 2) wordt nogmaals vermeld, dat de roep duidelijk te onderscheiden is van alle overige "grommen" door m.n. het beurtelings gebruik van deze vocalisatie.

Over de kwantitatieve gegevens het volgende.

Uit fig. 46 krijgt men de indruk, dat de vogels vaker 's morgens vroeg en aan het eind van de middag roepen dan gedurende de rest van de dag. Het kan zijn, dat de curve een vertekend beeld geeft van de situatie, daar door sommering van alle waarnemingen geen rekening gehouden werd met eventuele verschuivingen in frequentie-optima gedurende de dag als de tijd voortschrijdt van april naar augustus (door b.v. verschillende daglengten). Toch komt de gevonden variatie ongeveer overeen met de variatie in algemene activiteit van de vogels (in het begin van de middag vaak tevens een dieptepunt). Meer gedetailleerde frequentie-analyse, waarover geen literatuurgegevens bekend zijn, is nodig, met een bewust gekozen tijdsindeling om een aselecte observatie-steekproef te verkrijgen.

Het roepen werd bij het sexueel gedrag ingedeeld, daar a) een antwoord telkens alleen afkomstig is van de vogel die als partner beschouwd wordt (die b.v. allopreening vertoont en waarmee langdurig een ligplaats wordt bezet). b) De roep kan uitlopen in een begroeting tussen het paar.

Het is mogelijk dat de roep een communicatiemiddel voor een vogelpaar is, waardoor ontmoeting vergemakkelijkt wordt. Daar de vogels in een kooisituatie waargenomen zijn, is niets bekend over de vraag of het roepen ook over honderden meters en als de vogels onzichtbaar zijn voor elkaar, voor communicatie dienen kan.

Volgens BÉDARD (1969, p. 28) maakt de roep ("l'appel") deel uit van het agonistisch gedrag daar het volgens hem een "élément d'inquiétude ou d'anxiété" bevat. In de volgende situaties neemt BÉDARD de roep waar:

a) Als een der partners plotseling het nest verlaat, roept de overblijvende, in conflict tussen blijven of het nest verlaten.

b) Ook een vogel die richting zee kijkt, roept, en krijgt soms antwoord vanuit zee. BÉDARD kan echter niet vaststellen of de "antwoordende" vogel de partner is.

c) Bij het wegen der jongen uitte een vogel (un parent?) vlak boven de waarnemer een soortgelijke kreet.

Volgens PALUDAN (1947, gecit. door BÉDARD, 1969, p. 29) is het roepen een "manifestation de solitude". Men kan zich hierbij echter afvragen in hoeverre alken gevoelens als "solitude" bezitten. Bij de eigen waarnemingen werd de roep ook in BÉDARD's situatie a) gehoord, als men het woord nest vervangt door ligplaats. Situatie b) werd veelvuldig waargenomen, waarbij, zoals gezegd, de antwoordende vogel steeds de partner bleek te zijn. Vanwege de binding van deze roep aan een paar werd besloten de roep niet agonistisch te noemen, maar eerder bij het sexueel gedrag in te delen, temeer daar de roep samen met ander gedrag voorkomt dat zich tot een paar beperkt,

n.l. begroeting en dubbele roep. Nadere analyse van gedragssequenties bij dit roepen, dat voor kwantitatief werk m.i. voldoende frequent voorkomt, is noodzakelijk om de juist plaats van dit gedrag in het ethogram van de alk te bepalen.

C. 5. Dubbele roep met kop achterover en daarna kop onder de borst.

De alk vertoont dit gedrag zowel op het water als op het land en is meestal niet dichtbij de partner (meer dan ± 3 meter). Op het land staat de vogel in dezelfde houding als bij roepen (gedrag C. 4.), met de hals half-lang en de vleugel aan liggend. De houding op het water is normaal liggend.

De vogel maakt bij de dubbele roep de volgende bewegingen:

a) De snavel wordt uit de normale horizontale positie verticaal gedraaid of zelfs door verticaal heen op de rug gebracht. Tegelijk wordt de snavel half geopend en maakt een snelle trillende beweging (trillingen met afzonderlijk waarneembaar), waarbij een, eveneens trillende, vocalisatie hoorbaar is. In deze houding blijkt de kop ca. 2-4 sec. (fig. 24a).

b) Hierna draait de snavel terug naar horizontaal en door naar beneden tot deze onder de borst reikt. Tijdens dit draaien is de snavel gesloten en is geen vocalisatie hoorbaar.

c) Zodra de snavel onder de borst is, opent deze zich wijd, en maakt weer een trillende beweging, waarbij ook een trillende vocalisatie hoorbaar is, anders van klank dan de eerste (doordat de snavel verder geopend is?). Ook deze positie duurt ca. 2-4 sec. (fig. 24b).

d) Hierna sluit de snavel zich en beweegt zich terug in de uitgangspositie.

Soms duurt fase a) lang (ca. 4 sec.) en fase c) kort (ca. 2 sec.). Ook kunnen beide vocalisaties ongeveer even lang duren, of de tweede duurt duidelijk langer dan de eerste.

Alle individuen vertonen de dubbele roep. De genoteerde 68 gevallen zijn met een verschillende frequentie verdeeld:

| Gedrag | ♂ GG | ♀ G | ♂ RR | ♀ W | ? R | ? WW | Totaal |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Dubbele roep | 18 | 11 | 2 | 24 | 7 | 6 | 68 |

? = geslacht onbekend gebleven.

Seizoensvariatie in frequentie. – De dubbele roep werd voor het eerst op 15 april en voor het laatst op 30 juli waargenomen. Het aantal genoteerde gevallen per maand is hieronder vermeld. Ter vergelijking werd het aantal "verwachte" gevallen berekend, grofweg berekend uit het aantal waarnemingsuren; b.v. in mei "verwacht" men 50,5 % van het totaal aantal gevallen, daar ca. de helft van de observatietijd in mei viel. Deze gepaarde gegevens kunnen echter niet getoetst worden in deze vorm, daar het "pool-gegevens" zijn (dus met meer dan één variabele: b.v. de gekozen variatie in uren van de dag, meerdere individuen, van beide geslachten en een verschillende ethologische situatie, n.l. met of zonder begeleidend gedrag, zie discussie). Bij uitsplitsing van deze poolgegevens zou het aantal waarnemingen voor statistische analyse te klein worden.

T.b.v. de discussie werd tevens het aantal paringen van een tweetal vogels vermeld:

| Maand | Waarnemingstijd in % van totaal | Aantal gevonden gevallen | Aantal "verwachte" gevallen | Aantal paringen (alleen bij GG & G gezien) |
|---|---|---|---|---|
| April | 9,0 | 4 | 5,9 | 7 |
| Mei | 50,5 | 29 | 34,5 | 11 |
| Juni | 24,3 | 18 | 16,4 | 4 |
| Juli | 16,2 | 17 | 11,2 | 0 |
| Totaal | 100.0 | 68 | 68,0 | 22 |

Dagelijkse frequentie-variatie. – Fig. 47 toont de variatie in tijdstip waarop de Dubbele roep waargenomen is. Verticaal staat de frequentie, gecorrigeerd voor het aantal malen dat in elk half-uurinterval geobserveerd is (zoals in fig. 46). Buiten het aangegeven deel van het etmaal werden geen waarnemingen verricht (zie ook fig. 45). Vergeleken werden de gevallen van de maand waarin de frequentie het hoogst was (mei) met die van de overige maanden opgeteld. Door het gering aantal waarnemingen is analyse van elke hele of zelfs halve maand niet mogelijk, vandaar dit sommeren, hetgeen echter ook bezwaren heeft (zie discussie bij roepen).

Discussie naamgeving. – Het gedrag komt volledig overeen met een gedrag dat BÉDARD (1969 p. 34) "Comportement extatique" noemt. Deze term neemt hij over van CONDER (1950), hoewel hij, vreemd genoeg, beweert niet een identiek gedrag te bedoelen: een verschil zou b.v. zijn dat het gedrag van BÉDARD alleen op het land voorkomt, terwijl CONDER het ook op het water zag. Wanneer men echter de beschrijving van beide auteurs onderling en met eigen waarnemingen vergelijkt, moet men m.i. tot de conclusie komen, dat een en hetzelfde gedrag bedoeld wordt, dat zowel op het water als op het land voorkomt. Bij eigen observaties werd het 17 maal op het water en 51 maal op het land gezien. De wat antropomorf klinkende term "extasegedrag" werd door de meer neutrale, beschrijvende term "Dubbele roep" vervangen, hoewel hiermee de typische kopbewegingen weer niet beschreven worden.

Discussie frequentie-variatie. – Vergelijking van het aantal gevonden en "verwachte" gevallen in elke waarnemingsmaand levert geen grote verschillen op. Volgens PALUDAN (1947, gecit. door BÉDARD, 1969) bestaat er een frequentie-optimum bij de dubbele roep samenvallend met de hoogste paringsfrequentie. Er worden echter geen getallen genoemd. Bij eigen waarnemingen werden de meeste paringen weliswaar in de maand met de meeste dubbele roep-observaties gezien, maar ook lang na de laatste paringswaarneming op 7 juni kwamen dubbele roepen voor, iets vaker nog

dan op grond van aantal waarnemingsuren (voor zover deze maat betrouwbaar is) verwacht mag worden. Echter, pas bij een hoger aantal waarnemingen en nauwkeuriger vastgestelde observatietijden is vergelijking met PALUDAN's gegevens mogelijk. Bij interpretatie van gegevens zal men bovendien rekening moeten houden met het feit, dat de vogels op Texel op een lagere geografische breedte leven dan de vogels in 't natuurlijke biotoop, hetgeen uiteraard consequenties heeft voor b.v. daglengte en zonnestand.

Discussie dagelijkse frequentie-variatie. — Uit beide curven van fig. 47 krijgt men de indruk, dat de vogels de dubbele roep vaker 's morgens vroeg en tegen de avond vertonen dan op andere uren van de dag. De piek rond het middaguur, vooral die van mei is waarschijnlijk niet betrouwbaar vanwege het gering aantal observatie-uren in deze tijd. Het dieptepunt rond 14.00 - 15.00 uur komt overeen met de algemene activiteits-vermindering die in deze tijd dikwijls waarneemt. De curven vertonen gelijkenis met de beide andere onderzochte gedragingen roepen (fig. 46) en billing bij de papegaaiduiker (fig. 48). Een verhoogde dubbele roep-frequentie tegen de avond werd ook door BÉDARD (1969, p. 34) gevonden. Deze voorlopige gegevens maken m.i. een nadere analyse, liefst bij een groter deel van het etmaal, de moeite waard.

Discussie functie. — Volgens BÉDARD (1969, p. 38) is dit gedrag strict individueel en fungeert mogelijk als een ventiel om overtollige energie vrij te laten (een vertaling van "un soupape permettant la libération d'un excés d'energie"). Het gedrag lokt volgens de auteur geen reactie van soortgenoten uit. Ook bij mij waarnemingen komt het gedrag soms "op zichzelf" voor, d.w.z. zonder karakteristiek voorafgaand of volgens gedrag van de roepende vogel of van soortgenoten. (bij 22 van de 69 waarnemingen). Echter, de dubbele roep is vaker samen met ander gedrag waargenomen, zoals roepen en begroeting (met allopreening) in de volgende opeenvolging (Tabel V).

a) Een dubbele roep kan ontstaan uit een serie roepen (met of zonder antwoord, gedrag C. 4.): de waarnemer kan een dubbele roep "horen aankomen": het roep geschiedt nl. met een steeds hogere frequentie totdat deze "versmelten" tot een continue vocalisatie, waarbij de snavel verticaal gedraaid wordt, etc. Direct hierna kan de antwoordende vogel hetzelfde gedrag vertonen. (In 26 van de 69 gevallen ontstond een dubbele roep uit roepen zonder en in 6 gevallen uit roepen met antwoord).

b) Direct na dubbele roep kan een ontmoeting met begroeting (gedrag C. 1.) tussen de partners plaatsvinden. Hierbij kunnen zowel de roepende als de niet-roepende vogel het initiatief tot een ontmoeting nemen; de vogels ontmoeten elkaar op het water of op het land of de een "zoekt" de ander op, daarbij het water of het land verlatend (9 van de 69 waarnemingen).

c) Ook een combinatie van a) en b) is gezien: roepen (met/zonder antwoord - dubbele roep - begroeting. Dezelfde ethologische situaties als bij b) zijn waargenomen. (6 van de 69 waarnemingen).

Samenvattend is de dubbele roep dus in 47 van de 69 gevallen samen met ander gedrag gezien. Daar dit gedragingen van een paar betreft, zijn er redenen om aan te nemen, dat het gedrag niet strict individueel is, al blijft de juiste functie onduidelijk. Dit zeer merkwaardige "extasegedrag" is een nadere analyse m.i. zeker waard!

C. 6. Paring

Paring zijn alleen op het land waargenomen en wel bij één paar (♂ GG en ♀ G). Van een uitgebreid voorspel vóór de paring, zoals bij vele andere vogels beschreven, is niets gezien. Voorafgaand aan een paring liggen beide vogels meestal samen op hun ligplaats (gedrag C. 9.) en vertonen allopreening. "Plotseling" staan beide partners tegelijk of vlak na elkaar op: soms hurkt het ♀ direct hierna naast het ♂. Ook kan

het♂ de hals kruisgewijs over die van het♀ leggen (halsdrukken, gedrag C. 3.), waarbij het♀ (actief of passief?) neerhurkt vanuit staande houding. Vanaf caudaal of latero-caudaal bestijgt het♂ het hurkende ♀, waarbij de vleugels geheel zijwaarts uitgespreid worden en geklappered om evenwicht te houden. Met de poten duwt het ♂ de vleugels van het ♀ in laterale richting weg, zodat het ♂ tenslotte op de rug zit. Het ♀ houdt de snavel in normale stand, naar voren gericht; het ♂ staat opgericht met de snavel iets naar boven. (fig. 25). Bij 10 van de 22 waargenomen paringen uitte het ♂ een luide, continue, "krakende" vocalisatie, waarbij de snavel zich ritmisch wijd opende en half sloot. In één van de 22 gevallen was een paringskreet van het ♀ hoorbaar, die minder luid was en klonk als de grommende vocalisatie bij begroeting. (gedrag C. 1.). Bij sommige paringen zag men duidelijk, dat de cloacale gebieden opeengedrukt werden, bij de meeste echter niet (fig. 25). Na de paring liepen de vogels meestal uiteen.

Soms wekt een paring "nieuwsgierigheid" van soortgenoten: eenmaal sprong het ♂ RR op het parende ♂ GG, waarna RR vanaf de rug het water insprong.

Paring zijn voor het eerst op 25 april en voor het laatst op 7 juni waargenomen. De meest langdurige paring vond plaats op 25 april en duurde 21 sec.

Discussie. – PLUMB (1965) nam in 1964 op Skokholmde eerste paring waar op 27 maart ; pas na 21 april werden paringen zeer frequent gezien en voor het laatst op 15 mei. De vogels waren vanaf 29 februari regelmatig op de rotsen gezien. De paringsperiode in de kooisituatie komt dus grotendeels overeen met deze natuurlijke situatie.

Wat betreft de paring op zichzelf: volgens BÉDARD (1969, p. 32) zou het ♀ de snavel telkens omhoog brengen en openen, waarbij een paringskreet hoorbaar is. Dit werd bij het parende ♀ in deze situatie niet waargenomen; alleen de kreet werd eenmaal gehoord; ook BÉDARD nam niet altijd

deze kreet waar, waarschijnlijk daar deze zeer zwak kan klinken. Ook BÉDARD vond dat van het ♂ niet bij elke paring een vocalisatie hoorbaar is.

Dit jaar werden van de vogels die in juni 1972 uit Schotland meegenomen zijn, geen paringen gezien. De parende vogels GG en G zijn olieslachtoffers.

C. 7. Poten en grond betasten; nestmateriaal rangschikken.

Deze drie gedragingen worden samen beschreven, daar ze zeer vaak samen voorkomen. Deze vorm van buigen kan het best in contrast met "bowing" beschreven worden (dit is gedrag C. 2):

a) De vogel staat niet rechtop, maar is in hurkende houding.

b) De snavel raakt de grond of poten (of de poten van de partner) of "speelt" met nestmateriaal: en weer neerleggen (zonder ermee te lopen). Ook ziet men vaak knabbelen dichtbij de grond aan dingen die er niet liggen, lijkend dus op een soort vacuumgedrag.

c) Karakteristiek is, dat na het oprichten uit de gebogen houding, de kop vaak geschud wordt met snelle laterale bewegingen, waarbij men vaak druppeltjes ziet wegvliegen (gedrag A. 9.).

d) Dit "scharrelen" duurt veel langer dan het enkele sec. durende "bowing".

e) Niet alleen samen met de partner, ook solitair werd dit gedrag gezien (voor zover een vogel in deze situatie solitair kan zijn).

Discussie. — Vanwege het mogelijk belang van dit "gescharrel" voor het inrichten van een nestplaats werd dit gedrag bij de categorie sexueel ingedeeld.

De morfologie van dit gedrag komt overeen met het "inspection des pattes" van BÉDARD (1969, p. 28) wat betreft het poten en grond betasten. BÉDARD deelt dit gedrag in bij het "elementair" gedrag (m.i. synoniem met individueel gedrag), daar het van belang zou zijn bij de verwijdering van ectoparasieten van de poten, die door kopschudden verwijderd zouden

worden. Of dit juist is laat ik in het midden. Een duidelijke andere verklaring voor de functie werd door mij niet gevonden, ook niet voor het betasten van de poten van de partner.

Nestmateriaal rangschikken werd niet als apart gedrag beschreven, daar dit gedrag bijna alleen samen met poten en grond betasten gezien werd. BÉDARD onderscheidt het wel apart: Bij de "construction du nid" vermeldt BÉDARD (1969, p. 37) het "nestmateriaal rangschikken" maar geeft dan geen verklaring voor het karakteristieke kopschudden. Zoals bij gedrag A. 9. vermeld, ligt het m.i. het meest voor de hand bij kopschudden te denken aan verwijderen van druppeltjes zoutsecreet.

Het feit dat de vogels direct na aanbieden van nestmateriaal (drijvend wier of hooi op het land) dit materiaal in de snavel nemen en weer neerleggen en van de partner afpakken etc., suggereert het bestaan van een nestbouwinstinct of is niets anders dan inspectie van iets nieuws of iets onvertrouwds. Of dit instinct nu wel of niet bestaat bij de alk, het concrete resultaat is geen welgevormd nest: in rotsspleten wordt slechts met reeds aanwezig materiaal "gespeeld" (volgens BÉDARD, 1972).

C. 8. Met vis "spelen".

Bij dit gedrag, bij het paar ♂ RR en ♀ W waargenomen, hapt het ♀ naar zojuist opgedoken vis in de snavel van het ♂ en doet meerdere pogingen om de vis te krijgen. Het ♂ probeert door wegzwemmen te ontwijken, slikt de vis niet direct naar binnen en strekt de hals ver uit. Als het ♀ de pogingen opgeeft, slikt het ♂ de vis naar binnen. Dit gedrag is zeven maal waargenomen.

Discussie. – Het is te betreuren, dat dit gedrag niet vaker waargenomen is. Het doet denken aan bedelgedrag van het ♀ als imitatie van gedrag van het jong, dat bij vele andere soorten beschreven is. Zo citeert MANNING (1972, p. III, 120) onderzoek aan bepaalde meeuwen, waaruit o.a. bleek,

dat voedselbedelgedrag een noodzakelijke voorwaarde voor een paring is en de agressie van het ♂ lijkt te verminderen, dus een mogelijke appeasement-functie bezit. BÉDARD (1969) maakt geen melding van een dergelijk gedrag.

C. 9. Vaste ligplaatsen bezetten.

Op het land ziet men vogels paargewijs soms langdurig samen liggen in verschillende "formaties": met de borst tegen de flank van de ander (fig. 16), rechterflank aan rechterflank of linker aan rechterflank (fig. 15), of in een V-vorm met de kop aan dezelfde kant of van elkaar afgekeerd. De vogels zijn dan in rust of vertonen allopreening.

Om te ontdekken of een alkenpaar vaste ligplaatsen bezet, is de volgende waarnemingsmethode gebruikt: gedurende april t/m juli werd vrijwel elke waarnemingsdag op een plattegrond de plaats van liggende alken en papegaaiduikers aangegeven (zie gebruikte plattegrond in fig. 49). Het tijdstip van notering hing af van het moment dat de meeste vogels in rust waren op het land (vaak begin van de middag).

Alle waarnemingen van 87 plattegronden zijn in fig. 50 samengevat. Hieruit blijkt, dat het paar ♂ GG en ♀ G op twee plaatsen (no. 5 en 16) resp. 27 en 24 maal gezien zijn. Op deze plaatsen zijn ook paringen van deze vogels gezien. De derde paringsplaats (no. 20, fig. 52) is niet als ligplaats gebruikt. Van dit paar valt het op, dat vóór 21 juni ligplaats 5 24 maal bezet werd en plaats 16 3 maal. Na deze datum werd voornamelijk no. 16 bezet (21 maal) en plaats 5 nog slechts 3 maal. Dit lijkt op een verschuiving ligplaatskeuze. Het paar ♂ RR en ♀ W heeft één vaak gebruikte ligplaats (29) van de 87 waarnemingen) en is op een aantal andere plaatsen gezien met een veel lagere frequentie. Het ♂ RR is vier maal samen liggend met ♀ G op plaats 16 gezien en zes maal samen met R (no. 5, 6 en 9). Het tweetal R en WW (juveniel) is een beperkt aantal malen samen gezien.: 21 van de 87 waarnemingen, waarvan 13 maal op plaats 2.

Alle individuen blijken een voorkeur te hebben voor beschutte plaatsen: achter een steen of andere afscheiding, waarmee de vogels hun natuurlijke biotoopkeuze verraden.

Discussie. — De waarnemer aarzelde om dit gedrag direct territorium-gedrag te noemen, daar hierover geen zekerheid bestaat; vandaar de meer beschrijvende betiteling "vaste ligplaatsen bezetten". Uit Tabel II, III en IV blijkt, dat sommige vogels, m.n. de beide ♂♂ GG en RR, vooral op de eigen ligplaatsen agonistisch gedrag vertoonden tegenover soortgenoten en niet-soortgenoten, bestaande uit dreigen of zelfs schijnvechten en verjagen. Het is te betreuren, dat geen vergelijking werd gemaakt met andere plaatsen op het land, daar dit punt van onderzoek goede perspectieven biedt en in een kooisituatie nauwkeurig waar te nemen is.

Het is mogelijk, dat eventueel aanwezig territoriumgedrag bij de alk verborgen blijft in de kooisituatie, daar de vogels waarschijnlijk meer ruimte ter beschikking hebben dan in het wild; er waren voldoende beschutte plaatsen voor elk individu. Bij beperking van het landoppervlak met liefst ook een uitbreiding van de vogelpopulatie kan wellicht meer over mogelijk territoriumgedrag ontdekt worden.

## 10. Samenvatting waarnemingen aan sexueel gedrag.

In Tabel V werd het gevonden sexueel gedrag in een overzicht gezet met de bedoeling om de verschillende paren te kunnen vergelijken. Hieruit blijkt het volgende

De volgende tweetallen toonden zich duidelijk als paren: ♂ GG en ♀ G en ♂ RR en ♀ W. De vogels R en WW werden weliswaar naast elkaar in één kolom gezet, maar kunnen m.i. minder als een paar beschouwd worden, als men hun paargedrag vergelijkt met de eerstgenoemde paren. Dan blijkt o.a. begroetingen (C. 1) werden minder vaak waargenomen, terwijl deze vogels ook minder vaak samen liggend werden aangetoffen op een ligplaats (C. 9).

Echter hierbij moet men bedenken, dat bij het geringe aantal waarnemingen niet een mogelijk verschil in frequentie, maar een al of niet aanwezig zijn het meest van belang is ("het grootste verschil is dat tussen 0 en 1"). Dit is het geval met de gedragingen Beurtelings roepen (C. 4b), de verschillende combinaties van Roepen - Dubbele roep - Begroeting+allopreening en Paring: deze werden bij R en WW niet waargenomen. Bij het andere paar van dezelfde leeftijd (RR en W) werd dit gedrag - uitgezonderd Paring - wel waargenomen. De parende vogels (GG en G) zijn adult.

Deze gegevens suggereren, dat de vogels van 1972 nog te jong waren om tot paring in staat te zijn, hoewel twee ervan (RR en W) reeds in hun derde levensjaar een zeer overeenkomstig sexueel gedrag vertoonden vergeleken met de adulte vogels (GG en G). Waarnemingen in volgende jaren kunnen veranderingen in dit paargedrag en mogelijk nog ander gedrag aan het licht brengen.

D. VOCALISATIES

M.b.v. een UHER-4000 Report-L tape-recorder met microfoon in parabool werden geluidsopnamen van elke vocalisaties gemaakt, waarvan m.b.v. een sonograaf van KAY ELEMETRICS CO. sonogrammen werden vervaardigd bij de afdeling Diersystematiek, Vrije universiteit te Amsterdam (Hoofd: Prof. Dr. K.H. VOOUS).

Hierbij bleek, dat de meeste vocalisaties bestaan uit een serie snel opeenvolgende vibraties ("grommen"): het zijn "unvoiced" sounds, in tegenstelling tot de "voiced" sounds (in het frans : "sons melodiques") van b.v. de meeste zangvogels. Deze vibraties zijn soms nog juist afzonderlijk hoorbaar : bij andere vocalisaties hoort men deze grommen pas, als een bandopname ervan bij lagere snelheid wordt afgedraaid.

Zo bestaat de roep (C. 4.) uit ca. 70-120 vibraties per sec. De roep heeft een duur van 0,4-1,3 sec. (gemeten aan sonogrammen van 7 vocalisaties). Fig. 54a. toont een drietal roepen van een ♀ alk, elk met een duur van ca. 0,5 sec. De afzonderlijke vibraties worden pas zichbaar bij hogere draaisnelheid van de sonograaf, hetgeen fig. 54b. toont. Ook blijkt uit dit sonogram, dat de hoogste boventonen in een hoger frequentiegebied zitten dan fig. 54a. doet vermoeden, nl. tussen 4000 en 5000 Hz.

Het aantal vibraties bij de begroeting (C. 1.) bedraagt 35-60 per sec. (gemeten aan 12 sonogrammen zie fig. 53). De begroetingsvocalisatie duurt 1,2-3,3 sec. (gemeten aan dezelfde sonogrammen). Ook de waarnemer kan vaak een duidelijk verschil met de roep horen : de vibraties zijn beter afzonderlijk hoorbaar dan die van de roep : daarnaast klinkt de begroeting als een <u>lager</u> geluid dan de roep : de boventonen bevinden zich in het frequentiegebied tussen 3000 en 4000 Hz. Deze gegevens komen grotendeels overeen met die van BÉDARD (1969, p. 42) : de hoogste frequenties liggen volgens deze auteur tussen 3500 en 4000 Hz. en het aantal vibraties ("pulsations sonores") varieërt tussen 31 en 146 per sec.

De vocalisatie die bij de beschreven agonistische gedragingen (B.1-B.4) werd gehoord lijk zeer veel op die bij begroeting; er is echter geen sonogram beschikbaar ter vergelijking.

Alle gehoorde vocalisaties vertoonden een grote variatie in geluidssterkte en soms ook een duidelijke individuele variatie. Deze verschillen waren b.v. goed hoorbaar, wanneer een vogelpaar beurtelings een roep (C.4) liet horen. Deze verschillen zijn een nadere analyse waard.

# V. GEDRAG VAN DE PAPEGAAIDUIKER.

## A. INDIVIDUEEL GEDRAG.

Deze opsomming van individueel gedrag is verre van volledig. De beschreven gedragingen werden niet bij de alk waargenomen. Er bestaat waarschijnlijk meer gedrag typisch voor de papegaaiduiker. De volgende gedragingen zijn waarschijnlijk overeenkomstig die van de alk: Liggen op het land (fig. 29, 31), Zwemmen, op de drie beschreven wijzen, Roeien (fig. 37a en b), Head-dipping en duiken, Poetsen (fig. 35) en misschien ook Baden, Vleugelkappen (fig. 36, Gapen, Staart- en Kopschudden. Fig. 30 en 31 tonen twee mogelijk slaaphoudingen. Ook bij de papegaaiduiker werd meer aandacht aan agonistische en sexueel gedrag besteed (zie Materiaal en methode).

### A. 1. Staan en lopen.

Bij staan en lopen steunt de vogel steeds op de phalangi en nooit, zoals de alk op phalangi en tarso-metatarsus (fig. 28 en 30).

### A. 2. Dansend lopen.

Tijdens deze manier van lopen zakt het lichaam bij elke stap enigszins naar beneden met een verende beweging door de gewrichten van de poot die de grond raakt. De snavel staat normaal horizontaal. Bij deze loopwijze wordt niet de snelheid zoals bij gewoon lopen; ook wordt niet in rechte lijn gelopen, maar dikwijls met veel wendingen. Dit gedrag ziet men bij één vogel zonder dat soortgenoten het overnemen, maar vaker bij een vogelpaar; hierbij kan het ♂ het ♀ achtervolgen, bv. bij een poging tot billing (gedrag C. 1.): beide vogels "drentelen" met verende pas om elkaar heen.

Discussie. — Men krijgt de indruk dat dit gedrag paargedrag is en daarom wellicht beter bij sexueel gedrag ingedeeld kan worden. Over de functie hiervan is niets met zekerheid te zeggen.

A. 3. Verticaal spieden (naar boven kijken met één oog).

Zowel te land als te water kan de vogel langdurig in verticale richting spieden met één oog. De hals is hierbij langgerekt en de kop staat schuin, zodat een der ogen naar boven gericht is. Af en toe wordt van oog gewisseld. Op het water worden de vleugels van het lichaam af afgezet (niet geheel uitgespreid) en zowel met de poten als met vleugelslag maakt de vogel bewegingen in het water: in rechte lijn of met veel wendingen (fig. 32, 33 en 34).

Men ziet dit gedrag:

a) Bij insecten vangen: dit is vooral op het water gezien: insecten worden gevolgd ensoms gevangen met een happende snavelbeweging.

b) Zonder een bepaald begeleidend gedrag: de vogel kijkt "zomaar" in the lucht (naar iets dat de waarnemer niet ziet?).

B. AGONISTISCH GEDRAG.

B. 1. Alarmhouding.

Bij verontrusting van allerlei aard neemt de vogel een alarmhouding aan: de hals wordt geheel gestrekt en de kop wordt gedraaid in de richting waaruit de bron van verontrusting komt, terwijl de snavel opgericht wordt en gesloten blijft. Vaak worden de vleugels enigszins van het lichaam afgezet (vergelijk fig. 28 met fig. 40).

Discussie. — Het tonen van de polsgewrichten bij uitzetten van de vleugels zoals ook bij het volgende gedrag (Dreigen) gebeurt, werd ook reeds bij andere soorten gevonden, o.a. bij de kleine mantelmeeuw door TINBERGEN (1959, gecit. door MANNING, 1972, p. 103), eveneens in een "agonistische situatie. Bij eigen waarnemingen werd het ook bij de alk gezien (B.1-B.4).

B. 2. Dreigen door snavel openen.

De meest voorkomende houding bij dreigen is die waarbij bij nadering van een andere vogel de snavel half of wijd geopend wordt; de hals is hierbij langgerekt en de snavel wijst schuin omhoog (fig. 38 en 39). Na enkele sec. kan de soortgenoot ook de snavel openen; zo kunnen twee vogels secondenlang tegenover elkaar staan met een lichaamslengte afstand.

Een andere dreighouding, die minder vaak waargenomen is, is die waarbij hals en snavel, in één lijn met de lichaamsas, vooruit naar de tegenstander wordt; de geopende snavel is laag bij de grond.

Bij beide houdingen kan de vogel tevens de vleugels van het lichaam af zetten, uitspreiden of zelfs ermee klappen dichtbij de andere vogel (die ook vaak dreigend de snavel opent). Soms komt er een "pauze" in dit dreigen, waarin de vleugels zich tijdelijk opvouwen, waarna het vleugelklappen zich voortzet.

Dreigen kan plotseling overgaan in een stormloop (gedrag B. 3.) op

de andere vogel. Dreigen werd zowel bij ♂ ♂ als bij ♀ ♀ onderling als tussen de geslachten gezien.

Discussie. – Volgens LOCKLEY (1953, p, 55) maakt de vogel bij dreigen een zwak "creaking or gurgling" geluid,dat door mij niet waargenomen werd. Volgen MYRBERGET (1962) heeft de vogels bij "forward threat" (de tweede beschreven houding) de snavel niet geopend; deze vorm van dreigen lijkt hem daarom minder agressief toe. Volgens eigen waarneming is de snavel echter steeds geopend en werd geen aanwijzing voor een verschil in agressiviteit bij beide houding gevonden, b.v. in een verschil in effect van beide houdingen op soortgenoten en/of niet-soortgenoten, waarmee een mogelijk verschil in functie van beide vormen van dreigen uiteraard niet uitgesloten is.

B. 3. Verjagen door stormloop.

Aan een stormloop gaat meestal dreigen vooraf. Plotseling loopt de vogel in snel tempo met naar voren gerichte hals en kop en klapperende vleugels naar de andere vogel.

De reactie van de andere vogel kan zijn:

a) Op de vlucht gaan door snel weglopen (vliegen).

b) Een eind terugdeinzen (zonder omkeren) en weer stoppen → aanvaller stopt op hetzelfde ogenblik met half of wijd geopende snavel en uitgespreide vleugels → andere vogel opent ook de snavel → een nieuwe stormloop volgt, waarbij de aanvaller in het halsgebied van de andere vogel bijt. Deze achtervolging kan zich in het water voortzetten. Na wat vleugelklappen van beide vogels, zal de andere vogel meestal uit de weg gaan.

Verjagen werd zowel bij ♀♀ en ♂ ♂ onderling als tussen de geslachten gezien.

B. 4. Vechten.

Meestal gaat aan vechten een achtervolging door stormloop (gedrag B. 3.) vooraf. Zoals beschreven, bijt de aanvaller in het halsgebied van de andere vogel en klapt met de vleugels. Ook kan de aanvaller een vleugel of de staart vastpakken en deze schudden met snelle laterale bewegingen. Tevens is gezien dat de aanvaller de boven- of ondersnavel vastpakt en er wild mee schudt. Beide vogels slaan elkaar met de vleugels. De vogels maken vele buitelingen en veertjes vliegen op. Gevechten eindigen als een der vogels op de vlucht gaat, meestal degene die aanleiding tot het conflict was. Intraspecifiek zijn geen gevechten met bloedverlies gezien.

Een interspecifiek gevecht met dodelijke afloop is eenmaal gezien (27 juni, 14.05 uur): het betrof een gevecht van W "(Keessie)" met een zeekoet, die in slechte conditie verkeerde. De aanleiding tot het conflict was niet na te gaan, daar de vogels reeds in het water lagen toen het gevecht ontdekt werd. De Papegaaiduiker lag bovenop de zeekoet, klemde de hals vast in de snavel en schudde deze heen en weer. Door vleugelslaan bood de zeekoet eerst nog veel weerstand; na ± 10 minuten was de hals tot bloedens toe beschadigd en werd het dier gedood.

Verder interspecifiek agonistisch gedrag beperkte zich tot dreigen en verjagen door een stormloop op alken en zeekoeten, vooral in de buurt van een nestkast.

B. 5. Discussie agonistisch gedrag.

In de volgende situaties werden dreigen, verjagen en/of vechten waargenomen:

a) Als twee vogels elkaar binnen een bepaalde minimum-afstand naderen (op het water soms toevallig door bijeendrijven door de wind). Deze afstand lijkt meestal ongeveer de lichaamslengte te bedragen.

b) Als een vreemde vogel op een bepaalde ligplaats komt of in de buurt van de ingang van een nestkast en de eigen vogel nadert.

c) Als een vreemde vogel "tussenbeide komt" als een vogelpaar samen is; 't agonistisch gedrag dat dan opgewekt wordt, onderbreekt het sexueel gedrag tijdelijk.

Bij deze mogelijke aanleidingen tot een conflict ziet men meestal slechts dreigen; soms gaat dreigen in een gevecht of een stormloop met achtervolging over.

Waarschijnlijk zou een gevecht met een gezonde zeekoet niet een afloop, zoals onder vechten beschreven, gehad hebben, daar voortijdig een der vogels vluchten zou. Ethologisch is een dergelijk gevecht m.i. dus van weinig belang.

Volgens BÉDARD (1969, p. 30) worden papegaaiduikers wanneer ze op de "clubs" samen met alken en zeekoeten voorkomen, systematisch verjaagd door de andere vogels, zoals ook in de kooisituatie veelvuldig werd gezien. Ook werd wel het tegenovergestelde waargenomen: vooral als een alk of zeekoet te dicht in de buurt van de ingang van een nestkast kwam, waren papegaaiduikers in staat deze vogels te verjagen.

## C. SEXUEEL GEDRAG.

### C. 1. Billing.

Bij billing klapperen twee vogels met snelle laterale snavelbewegingen de snavel tegen elkaar. Hierbij blijft de snavel van de ene vogel steeds aan één kant van die van de andere vogel. Pas bij een nieuwe serie bewegingen wordt soms van kant gewisseld. De vogel staan (op het land) of liggen (op het water) hierbij met de borst tegenover elkaar, de vleugels normaal aangelegd en de kop soms extra naar voren gestoken (fig. 42, 43 en 44). De snavel is gesloten en er is geen vocalisatie hoorbaar. Billing werd alleen bij paren waargenomen. Het "initiatief" gaat in bijna alle gevallen van het ♂ uit: hij nadert het ♀, vaak met laterale snavelbewegingen in de lucht en enigszins bukkend (fig. 41). Deze bewegingen worden soms even onderbroken door zwak head-flicking (gedrag C. 2.).

De reactie van het ♀ kan zijn:

a) Snavel enigszins naar beneden houden, zonder laterale bewegingen en vaak hierna weglopen (-zwemmen). Het ♂ volgt haar, gaat weer tegenover haar staan met billing-bewegingen in de lucht en zwak head-flicking, of drukt de snavel zijdelings tegen die van het ♀. Bij enkele van deze pogingen zijn bijtende bewegingen van ♂ in de veren van hals en wangen van ♀ gezien.

b) Ook kan het ♀ de snavel naar voren steken, soms met billing-bewegingen in de lucht, waarop gewoonlijk billing volgt. De duur van billing varieërt van enkele sec. tot meer dan één minuut achtereen. Billing lokt vaak nadering van soortgenoten uit, meer dan elk ander gedrag (fig. 44). Soms komen de andere vogels zeer dichtbij, rakend aan de snavels. Dit leidt soms tot verstoring van het gedrag, echter meestal niet tot beëindiging.

Seizoensvariatie in billing-frequentie. — Billing werd voor het eerst op 12 april en voor het laatst op 6 augustus waargenomen. In 51 gevallen, waarvan 42 op het land en 9 op het water, werden tijdstip en individu genoteerd. Hieronder is vermeld de verdeling van deze gevallen over de waarnemingsmaanden. Net als bij de beschrijving van de dubbele roep van de alk werd tevens het "verwacht" aantal gevallen (berekend uit het aantal waarnemingsuren) en het aantal paringen van een der paren vermeld. De verschillen kunnen om dezelfde redenen als die bij de dubbele roep genoemd, niet getoetst worden (bevatten meerdere factoren).

| Maand | Waarnemingstijd in % van totaal | Aantal gevonden gevallen | Aantal "verwachte" gevallen | Aantal paringen (alleen bij ♂ $R_1$ & ♀ $G_r$ gezien) |
|---|---|---|---|---|
| April | 11 | 2 | 5,6 | 0 |
| Mei | 46 | 32 | 23,5 | 8 |
| Juni | 22 | 9 | 11,2 | 0 |
| Juli | 15 | 7 | 7,6 | 0 |
| Augustus | 6 | 1 | 3,1 | 0 |
| Totaal | 100 | 51 | 51,0 | 8 |

Dagelijkse frequentie-variatie. — De gegevens over de tijdstippen waarop billing gezien is, werden op dezelfde wijze in beeld gebracht als die van het gedrag dubbeleroep (fig. 47), zie fig. 48. Buiten het aangegeven deel van het etmaal werden geen waarnemingen verricht (zie ook fig. 45). Analyse van elke maand afzonderlijk werd vanwege het geringe aantal waarnemingen ook hier niet mogelijk geacht, vandaar de sommering van een aantal maanden, behalve die van mei.

Paar-gebonden verschil in billing-frequentie. — Van de drie gevormde paren vertoonden $W_r$ en $W_1$ nooit billing. De meest langdurige gevallen van billing (meer dan ca 2 min.) werden telkens bij het paar ♂ $R_1$ en ♀ $G_r$

gezien, het paar, dat ook paringen vertoonde (tabel VIII). Billing vond plaats op het water of bij de ingang van de eigen nestholte. Bij het derde paar ♂ $G_1$ en ♀ $R_r$ vertoonde het ♂ zeer vaak billing-bewegingen dichtbij de snavel van het ♀, waarop in sommige gevallen ook billing volgde. Meestal ontweek het ♀ de pogingen door weglopen, waarna het ♂ haarvaak achtervolgde met de karakteristieke dansende loopwijze (A. 2) en een nieuwe poging waagde, etc. Dit gedrag vond plaats op de eigen ligplaats (no. 12) of bij de ingang van de eigen nestholte.

Discussie. — "Nieuwsgierigheid" van soortgenoten tijdens billing werd reeds eerder beschreven door CONDER (1950), LOCKLEY (1953) en MYRBERGET (1962). Vaak blijkt dit in het wild zoveel verstoring teweeg te brengen, dat billing meestal beëindigd wordt. Ook worden "nieuwsgierigen" vaak verjaagd. Dit alles werd in de kooisituatie niet waargenomen, waarschijnlijk vanwege het geringe aantal vogels.

Discussie seizoensvariatie in frequentie.

MYRBERGET (1962) vond een grote billing-frequentie in de maand mei: het optimum zou volgens hem eind mei liggen, net voor de eileg ("tett før eggleggingen"). Onze resultaten, hoewel gering van omvang, spreken MYRBERGET niet tegen: in mei werd billing veelvuldig gezien, terwijl een ei eind mei werd gelegd. Echter, ook wanneer onze resultaten sterk verschilden zou dit geen verbazing hoeven te wekken. De vogels leven op een verschillende goegrafische breedte, hetgeen zijn effect kan hebben op begin en einde van voorkomen van seizoengebonden gedrag, waarvan bij dit gedrag m.i. duidelijk sprake is: billing werd in september en october niet meer waargenomen. Wanneer in een volgend jaar meer vogels overgaan tot billing, head-flicking, paring en eileg, kunnen wellicht meer gegevens verzameld worden, zodat een vergelijking met de veldsituatie mogelijk wordt van de seizoengebonden variatie in voorkomen van billing.

Discussie dagelijks variatie in frequentie. – Uit beide krommen van fig. 4 krijgt men de indruk, dat billing niet regelmatig over de dag verdeeld voorkomt: 's morgens vroeg en tegen de avond lijkt het vaker voor te komen dan op andere uren van de dag, zowel in mei als bij de (gesommeerde) waarnemingen van de overige maanden. Het dieptepunt in het begin van de middag weerspiegelt de algemene activiteitsvermindering op dit uur van de dag. Door de wat kleine schaal op de verticale as is het beeld wellicht wat overdreven. Een hoge frequentie van voorkomen tegen de avond werd ook MYRBERGET (1962) gevonden: bij de schemering ("i skumringstimene") zag hij het meest frequent billing, al geeft hij hierover geen kwantitatieve gegevens. Bij voortgaande studie aan dit aspect van billing is een meer verantwoord gekozen observatietijden-plan onmisbaar in verband met statistische verwerking.

Discussie functie. – Billing mag men vrijwel zeker een sexueel gedrag noemen: het werd het meest frequent gezien bij het paar dat ook paringen vertoonde, vaak samen in de nestholte werd aangetroffen en waarvan het ♀ tot eileg kwam. Billing werd buiten een paar niet waargenomen. Het komt samen voor met head-flicking, een gedrag dat eveneens als sexueel beschouwd wordt en bij nestbouwgedrag (tabel VIII).

Billing heeft waarschijnlijk niet zo'n sterke stimulerende werking op de totstandkoming van een paring als sexueel head-flicking. Dit laatste gedrag gaat telkens direct aan een paring vooraf. Billing is vaker gezien dan head-flicking. Wellicht is het van belang bij het onderhouden van de paarband; in deze betekenis zou het analoog kunnen zijn aan allopreening bij de alk, een gedrag dat bij de papegaaiduiker niet in een dergelijke langdurige en frequente vorm voorkomt. (Een gedrag van het ♀ dat doet denken aan allopreening, ziet men tijdens head-flicking (C. 2).
Naast deze sexuele, dus eng -sociale betekenis van billing, maakt CONDER

(1950) melding van een sociale betekenis in ruimer verband, vooral vanaf juli (minder in het vroege broedseizoen), waarbij een groep niet-gepaarde vogels billing vertoonde. Deze vorm werd niet waargenomen in de kooisituati Dit voorbeeld benadrukt overigens de moeilijkheid, reeds in "Materiaal en methode" gesignaleerd, om een gedrag in een bepaald "vakje" te stoppen: billing zou als sociaal gedrag aanvankelijk bij de paarvorming van belang kunnen zijn en later alleen nog door gevestigde paren vertoond kunnen worden.

C. 2. Head-flicking.

Hierbij draait de vogel met uitgestrekte hals de snavel naar boven, soms geheel verticaal en direct weer horizontaal in een regelmatig ritme van ongeveer één "flick" per seconde. Het aantal flicks varieërt zeer: van slechts enkele tot minutenlang. Steeds blijft de snavel gesloten.

Naar intensiteit zou men kunnen onderscheiden in:

a) Zwak headflicking: hierbij wordt de snavel niet verdan dan $\pm$ 45°--60° uit het horizontale vlak gedraaid.

b) Intens headflicking, waarbij de snavel geheel verticaal wordt gedraaid.

Naar de ethologische situatie kan men twee vormen onderscheiden:

a) Sociaal headflicking.

Dit is alleen op het land gezien, zowel bij ♂♂ als bij ♀♀ Hierbij staan enkele vogels (meer dan twee) dichtbij elkaar met de snavel naar elkaar gekeerd. Gedurende enkele minuten vertonen de vogels zwak head-flicking. Vergeleken met sexueel headflicking is hier het aantal flicks kleiner en de tijd tussen twee flicks langer. Op dit gedrag volgt meestal niet meer dan uiteengaan van de vogels.

b) Sexueel headflicking (dus in enger sociaal verband).

Deze vorm werd vaker gezien dan sociaal headflicking, zowel op het

water als op het land en vrijwel alleen bij ♂♂ . De verdere bespreking is aan deze vorm gewijd.

Hierbij nadert het ♂ het ♀ steeds dichter, vertoont eerst alleen zwak headflicking met een langzaam ritme; het wordt intens headflicking, als het ♂ borst aan borst staat (land) of ligt (water) bij het ♀ terwijl het ritme sneller wordt (meer dan één per sec.). Als het ♀ ontwijkt door weglopen, -zwemmen of duiken wordt head-flicking tijdelijk verzwakt of gestaak en weer voortgezet, als het ♂ weer borst aan borst staat.

De reactie van het ♀ kan zijn:

a) Bukken, waarbij de hals naar voren gebogen wordt (in één lijn met de lichaamas) en de snavel, iets opgeheven, naar het ♂ wijst.

b) Met haar snavel de wang, keel, borst, snavel of gele wrat aan de snavelbasis aanraken met knabbelende bewegingen. Het kan head-flicking "plotseling" staken, eveneens bukken en laterale snavelbewegingen maken, waarbij het dan waarschijnlijk van de reactie van het ♀ afhangt, of het gedrag billing zal optreden.

Headflicking kan direct in een paring uitlopen; de waarnemer kan hierbij een paring "zien aankomen", doordat:

a) de frequentie head-flicking groter wordt;

b) het ♂ zich tegen het ♀ aandringt, de vleugels van het lichaam af zet, deze uitspreidt of zelfs ermee slaat;

c) op het land het ♂ trappelende bewegingen maakt. Headflicking eindigt, als het ♂ het ♀ al fladderend bestijgt; als dit op het land gebeurt, mislukt de paring telkens: het ♀ valt om, zodat het ♂ haastig van haar rug wegfladdert.

Sexueel headflicking werd voor het eerst op 17 april en voor het laatst op 2 augustus gezien, 13 maal bij het ♂$G_1$ en 38 maal bij het ♂ $R_1$. Het aantal "flicks" dat geteld werd, varieërde sterk (zie tabel VI). In deze tabel is tevens vermeld welke gevallen van headflicking direct aan een paring voorafgingen.

Discussie. – De term head-flicking werd voor het eerst door CONDER (1950) gebruikt. LOCKLEY (1953) noemt het gedrag head-jerking. Een onderscheid in sociale en sexuele betekenis van dit gedrag werd reeds door CONDER (1950) en MYRBERGET (1962) gevonden.

Volgens LOCKLEY (1953) en MYRBERGET (1962) uit de vogel bij elke "flick" een zwakke "arr" – vocalisatie, die door mij niet waargenomen werd. Dit geluid gaat waarschijnlijk op een afstand van enkele meters verloren in verstorend geluid. Ook LOCKLEY (1953) suggereert dit. Dit is ook de mening van een der vogelverzorgers, de heer DUIVEN, die beweert dat een de vogels (Keessie) head-flicking met een "tok-tok" -geluid vertoont, als DUIVEN dicht nadert. Is dit een geval van "inprinting" of moet dit als een grap beschouwd worden? (het geval van inprinting zou op zichzelf reeds een geslaagde grap zijn!).

De reactie van het ♀ in de vorm van knabbelende bewegingen aan de kop van het ♂ doet denken aan allopreening bij de alk. Het gaat m.i. te ver om hier aan van een analoog gedrag te spreken, daar dit gedrag telkens strict gebonden is aan ander gedrag, n.l. aan headflicking (of aan de paring). Het gedrag billing zou m.i. eerder analoog aan allopreening genoemd moeten worden, o.a. daar het veel frequenter en los van ander gedrag waargenomen is.

Het valt op in tabel VI dat de gevallen van headflicking die direct aan een paring voorafgangen, uit een groot aantal "flicks" bestaan. Na de laatste waargenomen paring werd het gedrag nog 9 maal gezien bij het parende ♂ $R_1$ (Dit is ± 25% van het totaal aantal gevallen). Headflicking is waarschijnlijk een belangrijker gedrag bij de voorbereiding tot een paring dan billing (gedrag C. 1.). Direct na billing werd nooit een paring waargenomen.

Bij headflicking werden telkens de opvallende kopversierselen afgewend, waarbij de egaal witte borst en zwarte bef voor de andere vogel

zichtbaar worden. Het tonen van een zo kwetsbaar deel als de keel zou een appeasement-functie kunnen hebben om de mogelijke agressie van het ♂, opgewekt door de dichte nadering van het ♂, af te wenden en aldus een paring mogelijk te maken. Of begeeft de schrijver zich thans op het gevaarlijke terrein der antropomorfe redenering? Het is heel goed mogelijk, dat dit gedrag een geheel andere functie bezit. Toch is bij andere dieren het afwenden van "strijdbare" lichaamsdelen en het toewenden van kwetsbare delen dikwijls als appeasement beschreven. Zo noemt MANNING (1972, p. 111-112) het afwenden en naar beneden draaien van de kop bij de drieteenmeeuw om de gele snavel te verbergen, het opheffen van de kop bij de kapmeeuw om het donkere kopmasker te verbergen, dat bij dreigen juist extra duidelijk getoond wordt en bij zoogdieren, b.v. wolven, het in de nek leggen van de oren en het draaien van de kop om niet de tanden, maar de nek te tonen.

Een gedrag als head-flicking leent zich m.i. uitstekend als object voor nadere volgorde- en frequentie-analyse, o.m. vanwege de grote variatie in mogelijk begeleidend gedrag.

C. 3. Paring.

Voorafgaand aan een paring werd het volgende waargenomen. Het ♂ achtervolgt het ♀ door lopen (land) of zwemmen (water) en vertoont hierbij zwak headflicking (gedrag C. 2.). De reactie van het ♀ kan zijn: blijven staan (of liggen) of weglopen (of zwemmen). Zodra het ♂ borst aan borst staat neemt de frequentie head-flicking toe en wordt tevens intens head-flicking. De vleugels worden van het lichaam afgezet, uitgespreid, of zelfs geslagen. Op het land trappelt het ♂ bovendien op de plaats. Het ♀ betast af en toe de snavel, wang, keel of borst van het ♂. Tenslotte bestijgt het ♂ al fladderend het ♀ vanaf caudale of laterale zijde.

Als deze gedragssequentie op het land plaatsvindt, mislukt de paring telkens: het ♂ valt van het ♀ af, doordat het ♀ omvalt; Het ♀ blijft nl. bij de bestijging van het ♂ staan en hurkt niet neer, zoals bij veel vogels. Na de mislukte paring poetsen beide vogels snel wat aan de veren en gaan uiteen.

Op het water kan de gedragssequentie geheel afgemaakt worden: het ♂ blijft op de rug staan, al fladderend met snavel horizontaal en iets opgericht lichaam. De poten duwen de vleugels zijwaarts weg en het ♀ komt zeer diep in het water: alleen de kop, rug en staartpunt steken nog boven water. Af en toe slaat het ♀ de snavel achterover en maakt wat poets-bewegingen aan de borst van het ♂. Het ♂ fladdert voortdurend om evenwicht te houden en draait het caudale deel van het lichaam langs de staart van het ♀ naar beneden. Er is geen vocalisatie hoorbaar. Vlak voor afdalen richt het ♂ zich verticaal op, drukt het caudale deel stevig tegen die van het ♀ en fladdert van het ♂ af, dat met een "floep" weer boven komt. De duur der waargenomen paringen varieerde van 5 tot 35 sec. Hierna kunnen de vogels uiteen gaan, of het ♂ blijft het ♀ op de voet volgen, vertoont soms direct weer head-flicking, soms onderbroken door billing. Binnen enkele minuten kan een tweede paring volgen. (Binnen een half uur werd eenmaal van hetzelfde paar viermaal een paring gezien met een duur van 35, 19, 5 en 21 sec.).

Op 15 mei werd voor het eerst een paringspoging op het land gezien; de eerste paring op het water werd op 17 mei gezien en de laatste op 24 mei. Slechts één paar (♂ $R_l$ en ♀ $G_r$ ) vertoonde paringen.

Discussie. — De gedragsvolgorde die op een paring uitloopt kan zowel op het water als op het land beginnen. Zijn de vogels "toevallig" op het land, dan kan de volgorde niet met succes afgemaakt worden: paringen mislukken (dit werd ook door LOCKLEY, 1953 en MYRBERGET (1962) waargenomen). Dit gebeuren illustreert m.i. aardig dat een vogelpaar niet "streeft naar

een paring": zouden de vogels een paring "voor ogen hebben", dan zouden zij de gehele gedragsketen niet op het land beginnen, maar alleen op het water. De gedragssequentie lijkt de vogels a.h.w. te drijven naar de laatste fase, de paring.

Het betasten van de borst van het ♂ door het ♀ tijdens de paring lijkt veel op soortgelijkebewegingen tijdens head-flicking door het ♂. Dit gedrag werd reeds bij head-flicking besproken.

C. 4. Nestbouwgedrag.

Begin april werden voor de zes papegaaiduikers (geslacht toen nog onbekend) drie houten nestkasten als imitatie van de nestholen in het wild. De nestkasten (l × b × h: 80 × 30 × 30 cm) hadden van voren een opening die tot een donkere ruimte toegang gaf. Door het openen van een deksel kon - bij afwezigheid van de vogels - de nestconstructie waargenomen worden. Op de bodem werd harde turfmolm aangebracht.

Tien dagen na plaatsing werd de eerste kast bezoekt (door ♀ $R_r$), gevolgd door de tweede na 12 dagen (door♂ $R_l$), en de derde na 21 dagen (door $W_r$). De andere drie vogels bleken zich over de drie andere kasten te verdelen: ♂$G_l$ in de eerste, ♀ in de tweede en $W_l$ in de derde.

Het nestbouwgedrag bestond aanvankelijk uit pikken in de harde turflaag en aandragen van gevonden materiaal zoals losse bezemharen etc., opgedoken van de bodem van het bassin. Bij aanbieden van nestmateriaal (hooi op het land, wierslierten op het water) werd veel met materiaal gesleept. Gedurende de eerste helft van mei verplaatsten twee van de drie paren ($W_r$ en $W_l$ niet) urenlang nestmateriaal vanaf het wateroppervlak of bodem van het bassin in de nestholte. Ook werd veel materiaal weer naar buiten gebracht. Tijdens nestbouwgedrag zag men sexueel gedrag zoals head-flicking, billing en vocalisaties (gedrag C. 6). Een voorbeeld (10 mei, 11.30 tot 11.55 uur):

♂ $R_l$ en ♀ $G_r$ verlaten het land, duiken onder → ♂ komt boven met wiersliert in de snavel → gaat aan land, gevolgd door ♀ → ♂ legt materiaal bij ingang van de nestkast → ♀ pakt het op, legt het weer neer → ♂ neemt het op → ♀ ♂ trekt aan het materiaal, ♂ vertoont tijdens dit trekken head-flicking → ♂ loopt met materiaal de nestkast in → ♀ volgt hem, blijft in ingang staan en kijkt naar binnen in "gluur"-houding met hals horizontaal en laag bij de grond en de snavel iets opgeheven (bukken) → vanuit nestkast klinken vocalisaties → ♂ komt na ca 1 min. weer naar buiten → billing bij de ingang, ca. 20 sec. → beiden zichzelf poetsen ca. 3 min. → beiden weer op het water → ♂ duikt weer op - etc.

Agonistisch gedrag bij de nestkast is ook gezien: zowel ♂ als ♀ dreigen (gedrag B. 2) tegen soortgenoten en andere vogels en verjagen deze door een stormloop (gedrag B. 3.).

De vogels maken geen goed gestructureerd nest: half mei had één paar ($R_l$ en $G_r$) een ca. vijf cm. hoge wal (wier, hooi) gemaakt, een lichaamslengte verwijderd van het diepste deel van de nestkast, zodat een onregelmatige holte ontstond, waarin eind mei een ei gelegd werd; dit werd gebroken aangetroffen. Het andere paar ($R_r$ en $G_l$) had in deze tijd al het materiaal weer uit de holte verwijderd.

Discussie. — De vele nestbouw-aktiviteiten hebben geen goed gevormd nest als resultaat. LOCKLEY (1953, p. 44) vraagt zich in dit verband af: "why such waste of effort?" Ook in het wild wordt niet meer dan een kleine holte op de bodem van het hol gemaakt. Er bestaat de indruk, dat de vogels in de buurt van het eigen nest meer agonistisch gedrag vertonen dan elders op de broedruimte; echter, voldoende kwantitatieve gegevens ontbreken. Een interessant punt voor verder onderzoek zou daarom zijn: eventueel bestaan van territoriumgedrag nagaan, zowel van de papegaaiduikers als de andere aanwezige vogels.

C. 5. Vaste ligplaatsen bezetten.

Bij liggen in rust op het land blijken de vogels voorkeur voor bepaalde ligplaatsen te vertonen. Om deze plaatsen te vinden, is op een plattegrond aangegeven op welke plaats de vogels zich op een bepaald tijdstip bevinden. Deze waarnemingen werden van april t/m juli gedaan. (op 1 augustus werd de broedbak uit de kooi gehaald). De manier van waarnemen is zoals beschreven bij hetzelfde gedrag van de alk (C. 9).

Fig. 51 en 52 tonen de samenvatting van gegevens van 87 plattegronden. Hieruit blijkt:

a) Het paar $G_l$ en $R_r$ is (in vergelijking met de andere vogels) zeer vaak samenliggend aangetroffen op plaats 12. Dit paar is slechts driemaal samen in de nestholte gezien. Het ♂ $G_l$ is vaker alleen in de nestholte geweest dan ♀ $R_r$.

b) Het paar $R_l$ en $G_r$ is slechts zeven maal samen liggend aangetroffen (op plaats 2, 13 en 16), maar bevond zich frequent samen in de nestholte. Bij alleen liggen (zonder partner) werden de plaatsen links en rechts van de nestholte (plaats 10 en 15) vooral gebruikt. Dit paar vertoonde paringen, terwijl 1 ei gelegd werd.

c) Het paar $W_l$ en $W_r$ werd vrijwel nooit samen liggend aangetroffen. Als ligplaats voor een vogel alleen werden de plaatsen links en rechts van de eigen nestholte (plaats 17 en 19) gebruikt en bovendien de plaatsen 18 en 20. Slechts driemaal werden beide vogels tegelijk in de nestholte aangetroffen. $W_r$ was vaker alleen in de holte dan $W_l$.

C. 6. Samenvatting sexueel gedrag.

Wanneer men bovenstaand gedrag van de drie paren vergelijkt met andere handelingen die als sexueel gedrag betiteld werden, en die in tabel 7 verzameld zijn, valt het volgende op. Niet alleen wat betreft de ligplaats- en nestholte bezetting, ook uit de andere gedragingen zoals

vocalisaties blijkt, dat de paarband het zwakste was bij het paar $W_l$ en $W_r$. $W_r$ lijkt van dit paar nog de meest actieve vogel, afgaande op het aantal bezoeken aan de nestholte. Een verschil in sterkte van de paarband bij de beide andere paren is moeilijk aan te geven. Het ene paar vertoonde paringen en ook meer head-flicking zonder paringen erop volgend (zie tabel IX), maar werd duidelijk minder vaak samen liggend aangetroffen dan het paar ♂ $G_l$ en ♀ $R_r$. Van het laatste paar leek het ♂ actiever dan het ♀, dat vreemd genoeg reeds adult was (tabel I): dit ♂ werd vaker in de nestholte aangetroffen en vertoonde meermalen billing-bewegingen vlakbij het ♀, welk gedrag niet door dit adulte ♀ werd overgenomen. Het lijkt m.i. van veel belang elk jaar een dergelijk overzicht van gedragingen van de paren te maken om ontwikkelingen bij paarvorming gedurende opeenvolgende jaren na te gaan.

D. VOCALISATIES

Vergeleken met andere Alcidae als zeekoet en alk, is het geluidenrepertoire van de papegaaiduiker zeer beperkt. De enige vocalisatie is een brommend geluid, waarin meerdere variaties op één thema mogelijk zijn. Deze zijn:

a) Eén syllabe

b) Twee syllaben de eerste kort, de tweede langer, of andersom (fig. 55).

Er is hierbij ook een variatie in toonhoogte (tenminste voor het menselijk oor) en geluidssterkte. De grondtoon heeft een frequentie van 400-500 Hz. De totale duur van deze vocalisaties is vrij constant (ca. 2 sec). De snavel is meestal gesloten of op een kleine kier geopend. In de volgende ethologische situaties hoort men deze "Aar-ha"- vocalisatie:

a) Het klinkt vaak vanuit de nestholte of dichbij de ingang. Een der vogels bevindt zich in de holte, en de andere dichtbij de ingang. Direct na een "Aar-ha" zag men de partner vaak naar de nestkast lopen en naar binnen kijken in de typische "bukkende gluurhouding". (Dezelfde houding ziet men bij het ♀ in fig. 42, bezig met billing).

b) Bovengronds werd het "Aar-ha" zowel op het water als op het land gehoord. Als beide vogels zich dichtbij elkaar bevonden werd "Aar-ha" opvallend minder vaak gehoord dan in het geval dat de partners gescheiden zijn: de een op het water, de ander in de nestholte bv.

Het "Aar-ha" werd voor het eerst op 7 april en voor het laatst op 20 augustus gehoord. Het werd niet bij alle individuen even vaak gehoord (weinig bij $W_l$ en $W_r$).

Discussie. — Volgens LOCKLEY (1953, p. 43, 51) heeft de papegaaiduiker nog twee vocalisaties:

a) Een zwak "creaking" (piepend) of "gurgling" (rochelend) geluid

tijdens dreigen (gedrag B. 2).

b) Een zeer zwak "tok"- geluid tijdens head-flicking (ook volgens DUIVEN (1974, mond. med.). Deze vocalisaties werden niet gehoord.

De "Aar-ha"-vocalisatie werd bij het sexueel gedrag gerangschikt vanwege het vaak samen voorkomen met ander paar-gedrag bv. nestbouwgedrag (gedrag C. 4.) en billing (gedrag C. 1.) en de tijd van voorkomen. (april-augustus). Het geluid werd bij agonistisch gedrag als dreigen, verjagen en vechten nooit gehoord. Over de mogelijke functies, bv. het lokken van de partner, valt weinig met zekerheid te zeggen.

## VI. LITERATUUR

BÉDARD, J., 1969. Histoire naturelle du Gode, Alca torda, L. Etude du Service canadien de la faune, no. 7. 73 pp.

CONDER, P.J., 1950. On the courtship and social displays of three species of Auk. Brit. Birds 43: 65-69.

GRANT, P.R. & D.N. NETTLESHIP, 1971. Nesting habitat selection by puffins, Fratercula arctica (L) in Iceland. Ornis. Scand. 2 (2): 81-87.

INGOLD, P., 1972. Zur lautlichen Beziehung des Elters zu seinem Kueken bei Tordalken (Alca torda).

LOCKLEY, R.M., 1953. Puffins. London.

LOCKLEY, R.M., 1933. On the Breeding-habits of the puffin: with special reference to its incubation- and fledging periods. Brit. Birds 27: 214-223.

MANNING, A., 1972. An Introduction to Animal Behaviour. Second Edition. Contemparary Biology. Edward Arnold, London.

MYRBERGET, S., 1962. Notes on the sexual and social behaviour in Puffins, Fratercula arctica (L.). (Summary). 1-10. Figs. Fauna, Blindern 15 . (Oorspr. artikel in het Noors: Lundens seksuelle og sosiale adferd).

PLUMB, W.J., 1965. Breeding biology of the Razorbill. Brit. Birds 58 (11): 449-456.

RÜPPELL, G., 1969. Verhalten des Krabbentauchers (Plautus alle alle) J. Orn. 110 (2): 161-169.

TSCHANZ, B., 1968. Trottellummen. Z.f. Tierpsychol., Beiheft 4.

Tabel I

Bijzonderheden over de alken en papegaaiduikers (Pap). waaraan de waarnemingen werden gedaan (vogelbassin 3). R=rood, W=wit, G=groen, al=aluminium; R –, R al =twee rode ringen aan de linkerpoot, aan de rechter een alumminium nummerring $W_r$=witte ring aan rechterpoot; ? = geslacht onbekend gebleven.

| Soort | No. ring | Kleurring-combinatie | Codering in dit verslag | Afkomst en leeftijd | Geslacht |
|---|---|---|---|---|---|
| Alk | 5056097 | R –, R al | RR | Nestjong, 1972 | |
| Alk | 5056099 | – –, W al | W | Nestjong, 1972 | |
| Alk | 5056100 | – –, R al | R | Nestjong, 1972 | ? |
| Alk | 5056198 | – – al G | G | Olieslachtoffer Adult, feb. 1974 | |
| Alk | 5056199 | W – W al | WW | Olieslachtoffer Juveniel, feb. 1974 | ? |
| Alk | 5056200 | G – G al | GG | Olieslachtoffer Adult, nov. 1973 | |
| Pap. | 3129995 | – – al W | $W_r$ | Nestjong, 1972 "Keessie" | ? |
| Pap. | 3129996 | – – al G | $G_r$ | Nestjong, 1972 in 1974 1 ei | |
| Pap. | 3129997 | – – | $R_r$ | Adult, zelfde plaats als de jongen, 1972 | |
| Pap. | 3129998 3130003 | – – R al | $R_l$ | Nestjong, 1972 overleden sept. 1974 | |
| Pap. | 3129999 | – – | $G_l$ | Nestjong, 1972 | |
| Pap. | 3130000 | – – w al | $W_l$ | Nestjong, 1972 | ? |

Tabel II

DREIGEN door snavel openen (B.2.). Deze tabel geeft aan welke alken dreiggedrag vertoonden tegenover een soortgenoot, zeekoet of papegaaiduiker. ? = geslacht onbekend gebleven; juv. = juveniel.

| "Dreiger" | "Bedreigde" | Plaats (zie fig. 52) | | Antaal waarnemingen |
|---|---|---|---|---|
| ♂ RR | ♂ GG | Water | | 15 |
| ♂ RR | ♀ W | Water | | 4 |
| ♂ RR | ♀ G | Water | | 4 |
| | | Ligplaats | 6 | 3 |
| | | | 18 | 5 |
| ♂ RR | R (?) | Water | | 4 |
| | | Ligplaats | 6 | 7 |
| | | | 21 | 3 |
| | | | 18 | 5 |
| ♂ RR | ♂ pap. | Ligplaats | 13 | 4 |
| ♂ GG | ♂ RR | Water | | 16 |
| | | Ligplaats | 6 | 5 |
| ♂ GG | ♀ W | | 5 | 4 |
| ♂ GG | ♂ pap. | | 5 | 4 |
| ♂ GG | ♀ pap. | | 6 | 5 |
| ♀ W | ♂ GG | | 6 | 4 |
| ♀ W | zeekoet | | 13 | 5 |
| ♀ G | ♀ W | | 5 | 6 |
| ♀ G | zeekoet | | 18 | 3 |
| R (?) | ♂ RR | Water | | 5 |
| R (?) | ♂ GG | Ligplaats | 18 | 7 |
| R (?) | ♀ W | Water | | 12 |
| R (?) | WW (juv) | Water | | 21 |
| WW (juv | R (?) | Water | | 11 |
| | Totaal | Water | | 92 |
| | | land | | 70 |

Tabel III

SCHIJNVECHTEN (B.3.). Deze tabel geeft aan bij welke alken een schijngevecht is waargenomen met een soortgenoot, of met een van de andere aanwezige vogels (papegaaiduiker en zeekoet).

| "Tegenstanders" | Plaats (zie fig. 52) | Aantal waarnemingen |
|---|---|---|
| ♂ RR & ♂ GG | water | 5 |
| ♂ RR & ♀ W | water | 6 |
| ♂ RR & ♀ G | water | 4 |
| ♂ RR & R (?) | ligplaats 18 en 21<br>water | 5 en 4<br>8 |
| WW (juv.) & R (?) | water | 9 |
| ♀ W & zeekoet | ligplaats 13 | 5 |
| ♀ W & ♂ papegaaid. | ligplaats 13 | 4 |
| Totaal | water | 32 |
| | land | 18 |

Tabel IV.

VERJAGEN (door stormloop) (B4). Deze tabel geeft aan bij welke alken verjagen is waargenomen van een soortgenoot, papegaaiduiker of zeekoet op het land.

| "Verjager" | "Verjaagde" | Plaats (zie fig. 52) | Aantal waarnemingen |
|---|---|---|---|
| ♂ RR | ♂ GG | Ligplaats 2 | 3 |
| | | 6 | 4 |
| ♂ RR | ♀ G | 6 | 3 |
| ♂ RR | zeekoet | 12 | 3 |
| ♂ RR | ♂ pap. | 12 | 4 |
| ♂ RR | ♀ pap. | 13 | 5 |
| ♂ GG | ♂ RR | 5 | 4 |
| | | 6 | 5 |
| ♂ GG | WW (juv.) | 5 | 4 |
| | | 6 | 3 |
| ♂ GG | zeekoet | 5 | 3 |
| R (?) | ♀ G | 18 | 4 |
| | | Totaal | 45 |

Tabel V.

Overzicht waarnemingen van sexueel gedrag bij de verschillende alken.
X = het gedrag meermalen waargenomen bij een bepaalde vogel; & betekent hier: "waarna".

| Gedrag: | Individuen: | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | ♂ GG & ♀ G | | ♂ RR & ♀ W | | R ? & WW ? | |
| | olie ad. | olie ad. | pull 72 | pull 72 | pull 72 | olie juv. |
| C.4a. Roepen, zonder antwoord. | X | X | X | X | X | X |
| C.4b. Roepen, met antwoord. | samen 13x | | samen 40x | | | |
| C.5. Dubbele roep. | 18x | 11x | 2x | 26x | 7x | 6x |
| C.1. Begroeting met allopreening (C.3.). | samen 71x | | samen 41x | | samen 20x | |
| Roep-zonder & Dubb. roep. | 6x | 6x | 5x | 9x | | |
| Roep-met & Dubb. roep | 4x | | 2x | | | |
| Roep-zonder & Begr. + Allopreening | 21x | | 24x | | | |
| Roep-met & Begr. + Allopreening | 11x | | 19x | | | |
| Dubb. roep & Begr. + Allopreening | 2x | 2x | | 5x | | |
| Roep-zonder & Dubb. roep & Begr. + Allopreening. | | | 1x | 2x | | |
| Roep-met & Dubb. roep & Begr. + Allopreening. | 2x (Dubb. roep van GG) | | 1x (Dubb. roep van W) | | | |
| Halsdrukken tijdens allopreening door ♂ | 5x | | | | | |
| C.6. Paring. | 22x | | | | | |
| C.8. Met vis "spelen" | | | 7x | | | |
| C.9. Vaste ligplaatsen bezetten (samen liggend) (87 waarnemingen) | 62x | | 51x | | 21x | |
| C.3. soortgenoten waarmee allopreening "beoefend" werd. | ♀G | ♂GG ♂RR | ♀ W ♀R? | ♂ RR | WW? ♂RR | R? |

Tabel VI.

Vergelijken van het aantal waargenomen gevallen van sexueel head-flicking en de intensiteit ervan bij een parend ($R_1$) en bij een niet-parend ($G_1$) papegaaiduiker ♂. Aantal malen sex headflicking met het aantal "flicks" van elk geval tussen ( ) vermeld. Bij de gevallen gemerkt met $^x$ ging headflicking direct aan de paring vooraf.

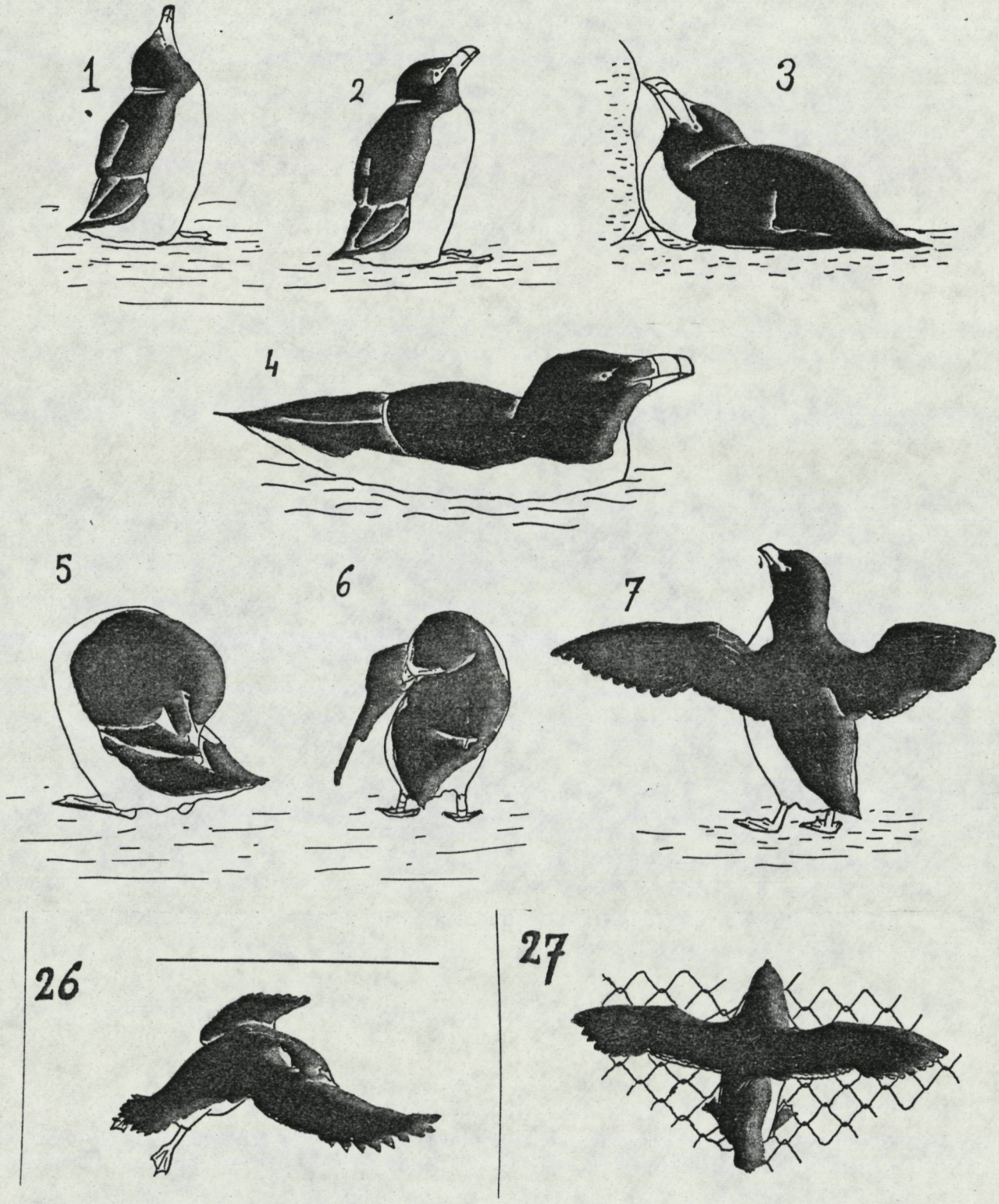
| Datum | | ♂ $R_1$ | ♂ $G_1$ |
|---|---|---|---|
| April | 17 | 3 (2,6,4) | |
| | 18 | 1 (10) | 1 (5) |
| | 25 | 2 (4,9) | 1 (13) |
| Mei | 3 | 2 (10,8) | |
| | 8 | 1 (13) | 1 (10) |
| | 9 | 1 (4) | |
| | 10 | 3 (9,15,11) | 1 (8) |
| | 14 | 2 (80,43) | |
| | 15 | 2 ($20^x$,9) | 1 (14) |
| | 16 | 3 (9,20,18) | |
| | 17 | 1 ($92^x$) | |
| | 19 | 2 (23,32) | 2 (5,12) |
| | 20 | 4 ($104^x$,$118^x$,$158^x$,$102^x$) | |
| | 22 | 1 ($33^x$) | |
| | 24 | 1 ($45^x$) | 2 (15,26) |
| | 28 | 3 (57,80,23) | |
| | 31 | (1 ei aangetroffen in de nestkast) | |
| Juni | 6 | 1 (15) | 1 (5) |
| | 7 | 2 (35,10) | 1 (14) |
| | 14 | 1 (15) | 2 (14,8) |
| | 15 | 1 (20) | |
| Aug. | 2 | 1 (11) | |
| Totaal | | 38 gevallen | 13 gevallen |

Tabel VII.

Overzicht waarnemingen van sexueel gedrag bij de verschillende papegaaiduikers. X= het gedrag meermalen waargenomen bij een bepaalde vogel; XX= het gedrag meermalen waargenomen bij een tweetal vogels.

| Gedrag | ♂ $R_l$&♀ $G_r$ | | ♂ $G_l$&♀ $R_r$ | | ? $W_l$&? $W_r$ | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| C.1. Billing | 28x | | 23x | | - | |
| "initiatief" bij billing | X | | X | | | |
| C.2. Headflicking | X | | X | | - | |
| C.3. Paring | XX | | | | - | |
| eileg | X | | | | | |
| C.4. Nestbouwgedrag | XX | | XX | | - | |
| C.5. Vaste ligplaatsen bezetten (samen liggend) | 7 maal | | 35 maal | | 1 maal | |
| C.6. Vocalisaties | X | X | X | X | zelden | |
| In nestholte aangetroffen (87 waarn.) | 9x | | 12x | 2x | 4x | 13x |
| idem samen | 11x | | 3x | | 1x | |

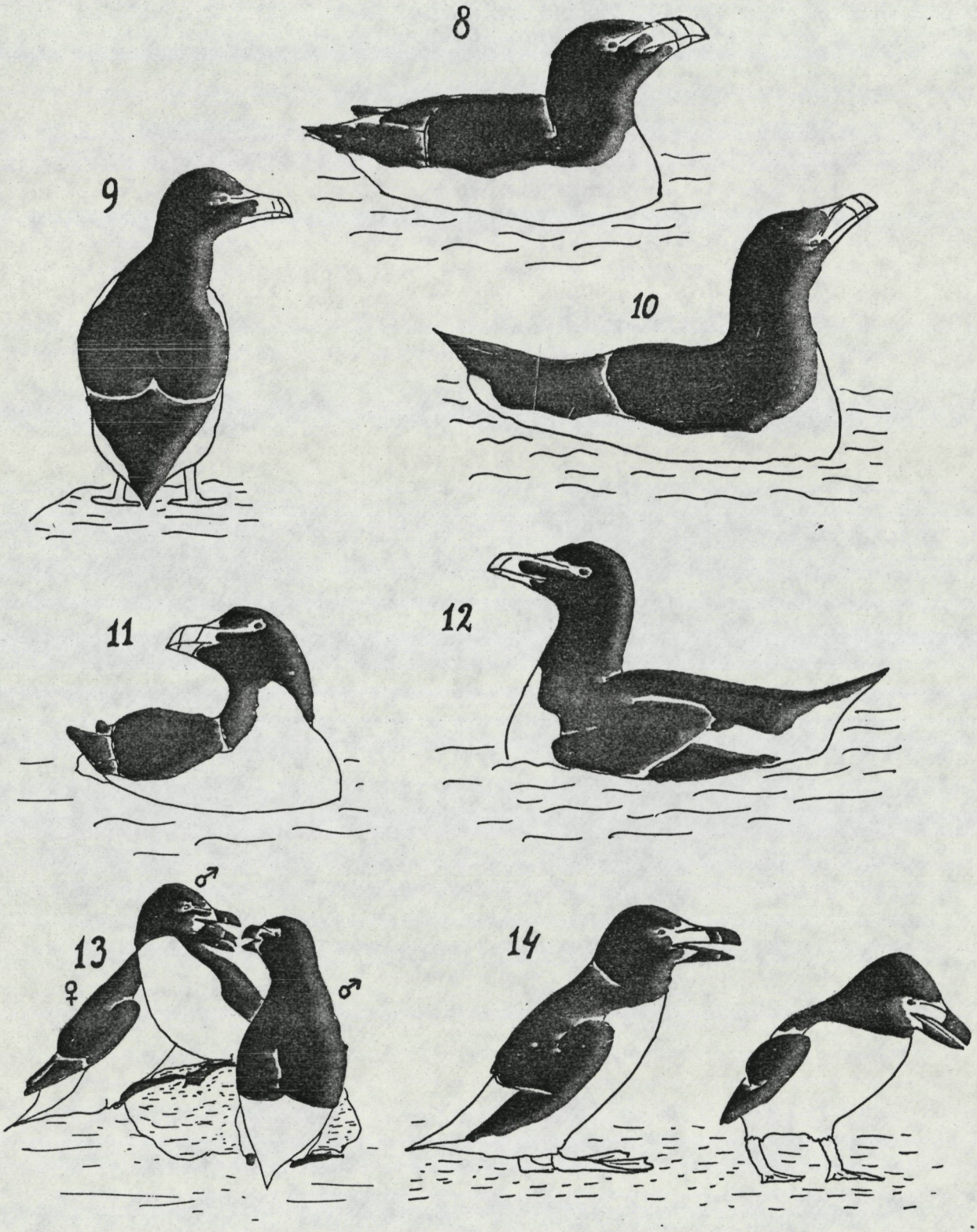
PLAAT 1. Fig. 1 t/m 7; 26 en 27.




PLAAT 1. INDIVIDUEEL GEDRAG bij de ALK. (tekeningen naar foto's)

Fig. 1. en 2. Twee staan-in-rust houdingen. 3.liggen in rusthouding met de vleugels rakend aan de grond. 4.Zwemmen in rusthouding ("Dobberen",A.3.1) ;in de houdingen 1,2en4 zijn de vleugelranden enigszins in de flankdekveren verborgen. 5.Poetsen in het stuitgebied. 6. Poetsen van de vleugelbinnenzijde. 7.Vleugelklappen (A.9.) 26.Een der houdingen tijdens vliegen,vaak waarneembaar vlak voor de landing. 27.Landing tegen een gaaswand; de vleugels worden stil gehouden ende staart is uitgespreid.

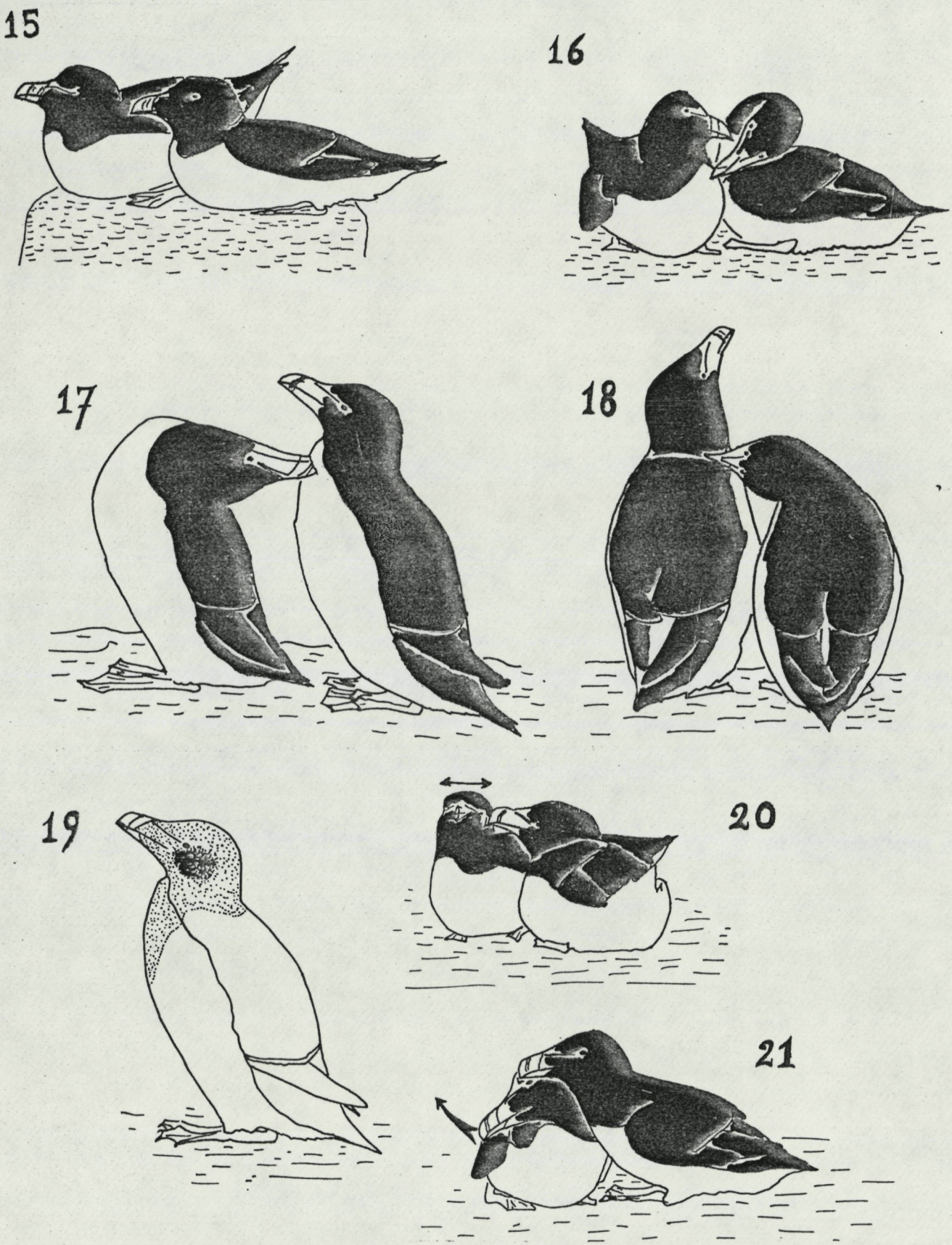
PLAAT 2. Fig. 8 t/m 14.




PLAAT 2. AGONISTISCH GEDRAG bij de ALK. (tekeningen naar foto's)

Fig. 8.t/m 12. Alarmhouding (Attention pose, Achtungshaltung, B.1.) Bij 8. is de hals slechts "half-lang" en zijn de vleugelranden in de flankdekveren verborgen. Bij 9, 10 en 11. is de hals geheel gestrekt en de kop gedraaid. Bij 12. zijn de vleugels van het lichaam af gezet en is de hals geheel gestrekt. 13. en 14. Dreigen door snavel openen. Bij 13. staat een "vreemd" ♂ tussen twee vogels die een paar vormen. Bij dit dreigen zijn de vleugels vaak van het lichaam af gezet.

PLAAT 3. Fig. 15 t/m 21.

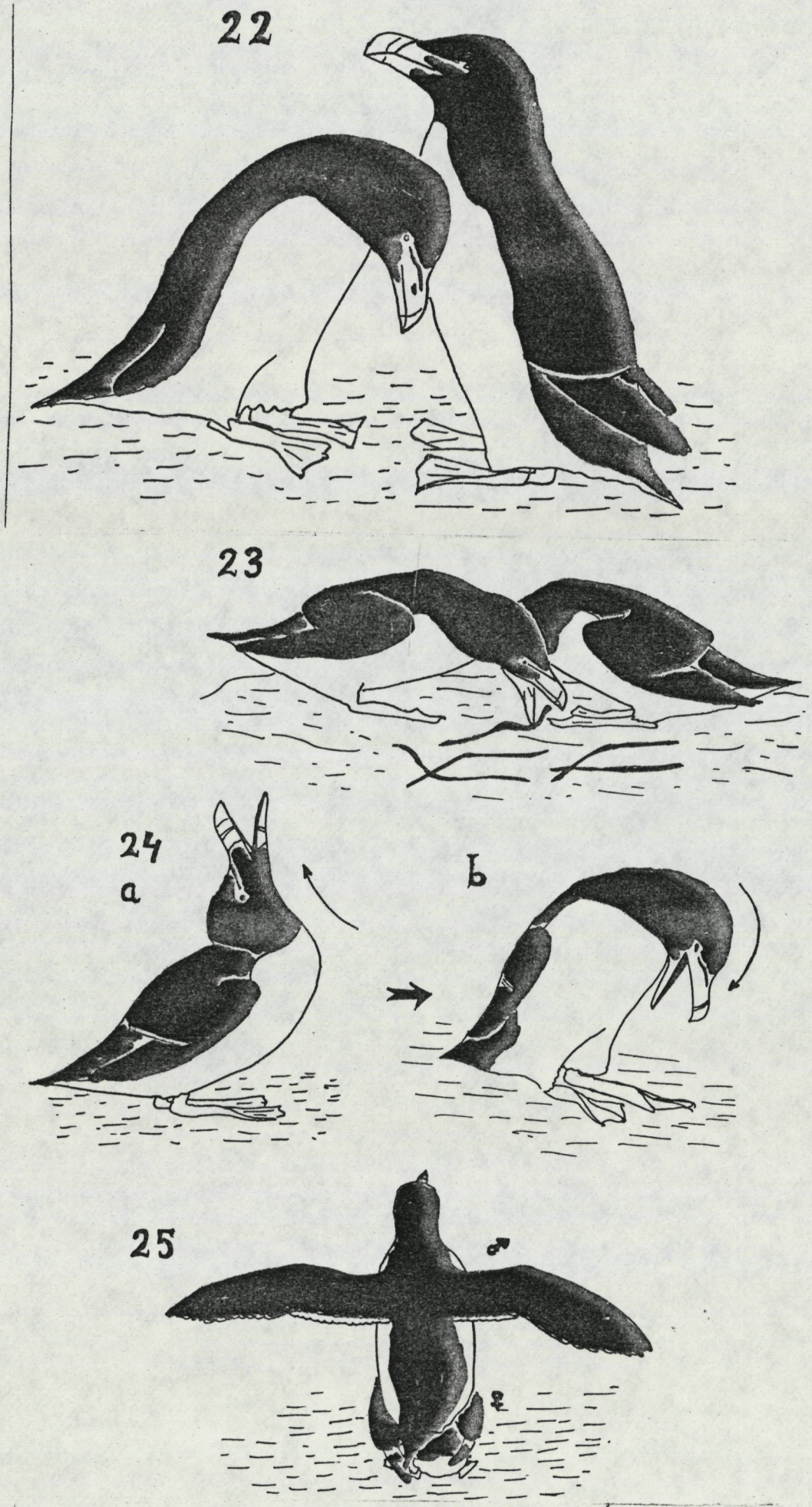



PLAAT 3. SEXUEEL GEDRAG bij de ALK. (tekeningen naar foto's)

Fig. 15 t/m 21.Gedragingen tijdens Allopreening (C.3.)

15.Samen liggen in rust. 16. Allopreening in het borstgebied; de andere vogel houdt de kop stil ; bij beide vogels staan de vleugels enigszins van het lichaam af. 17.en 18. Allopreening in staande houding in het borst resp. halsgebied van de partner. 19.Bij allopreening worden voornamelijk de gearceerde delen van het verenkleed (vooral achter de ogen)"bewerkt". 20.De vogel die gepoetst wordt maakt "nee-schuddende" bewegingen,waarbij de snavel afwisselend half en wijd geopend wordt(met karakteristieke vocalisatie). ("nee-schudden en happen") . 21. Tijdens allopreening wendt de andere vogel de kop af met een snelle laterale kopbeweging.

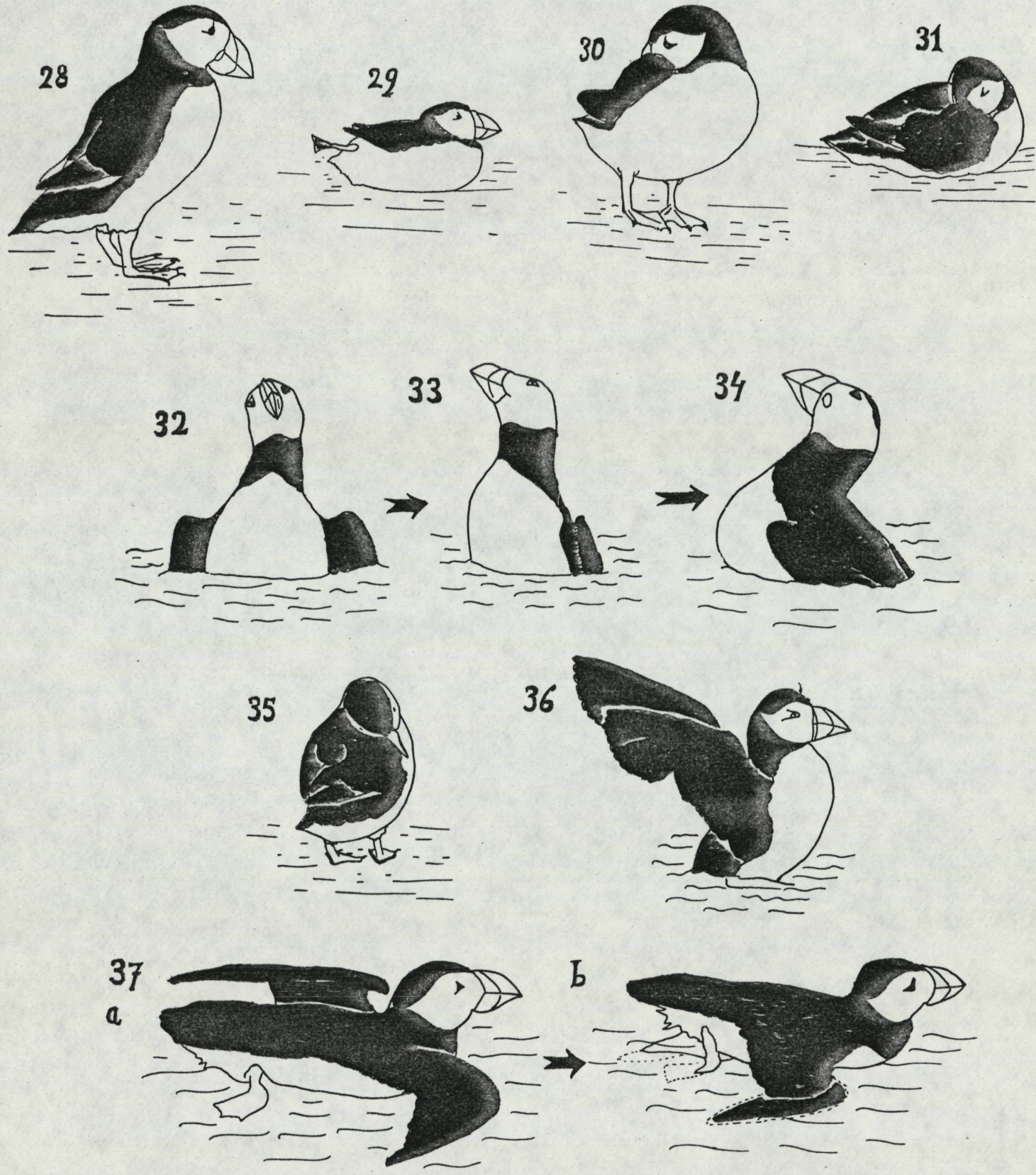
PLAAT 4. Fig. 22 t/m 25.




PLAAT 4. SEXUEEL GEDRAG bij de ALK. (tekeningen naar foto's)

22.Bowing (C.2.). 23.Poten en grond betasten;nestmateriaal rangschikken (C.7.). 24 a. en b. Dubbele roep met kop achterover en daarna kop onder de borst (C.5.). 25.Paringspoging (zonder cloacaal contact ,C.6.).

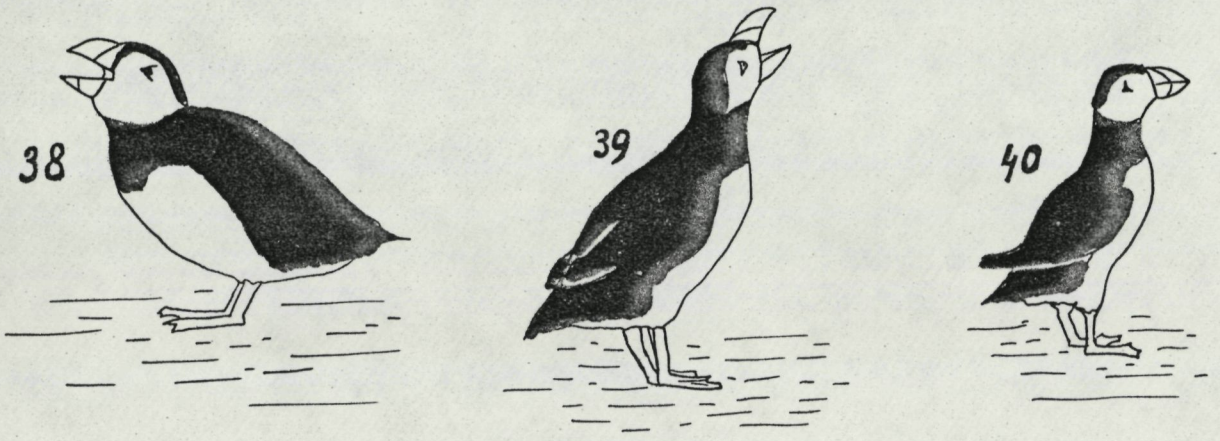
PLAAT 5. Fig. 28 t/m 37.

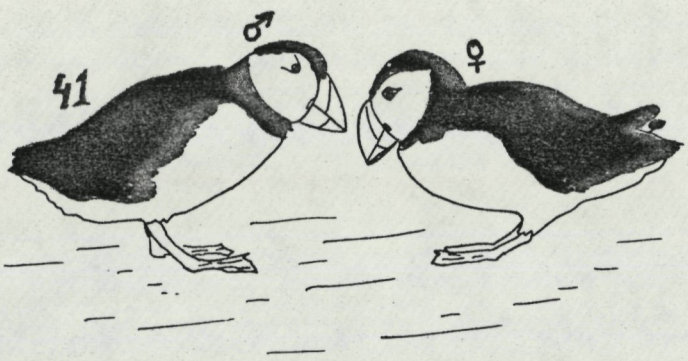


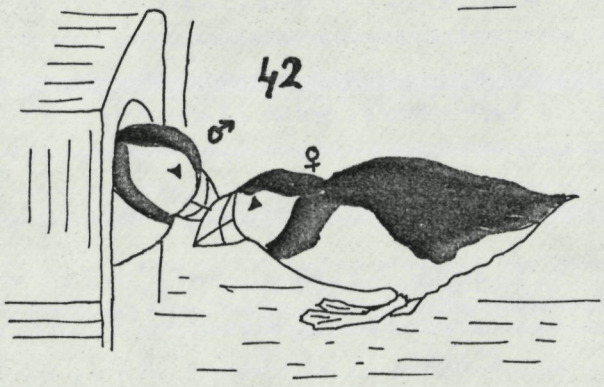

(tekeningen naar foto's)

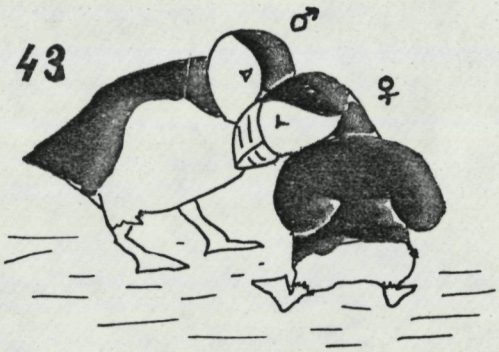
PLAAT 5. INDIVIDUEEL GEDRAG bij de PAPEGAAIDUIKER.

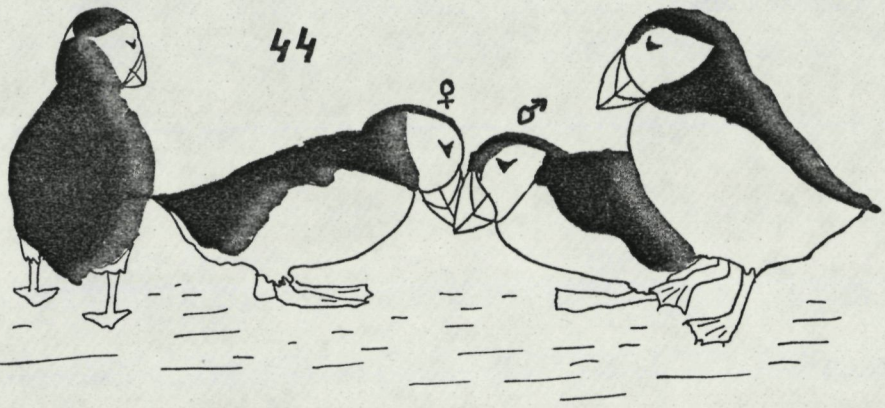
Fig. 28.Staan in rusthouding. 29.Liggen in rusthouding met één poot van de grond opgelicht. 30.Staan in slaaphouding met de snavel achter een der vleugels. 31.Liggen in slaaphouding; bij "slapen" kunnen de ogen zowel open als gesloten zijn. 32 t/m 34.Verticaal spieden (naar boven kijken met één oog; A.2.). 35.Poetsen van de flankveren met "scharende" snavelbewegingen. 36.Oprichten uit het water en vleugelklappen. 37.Roeien op het water (zie de beschrijving van een soortgelijk gedrag bij de alk, A.4.).



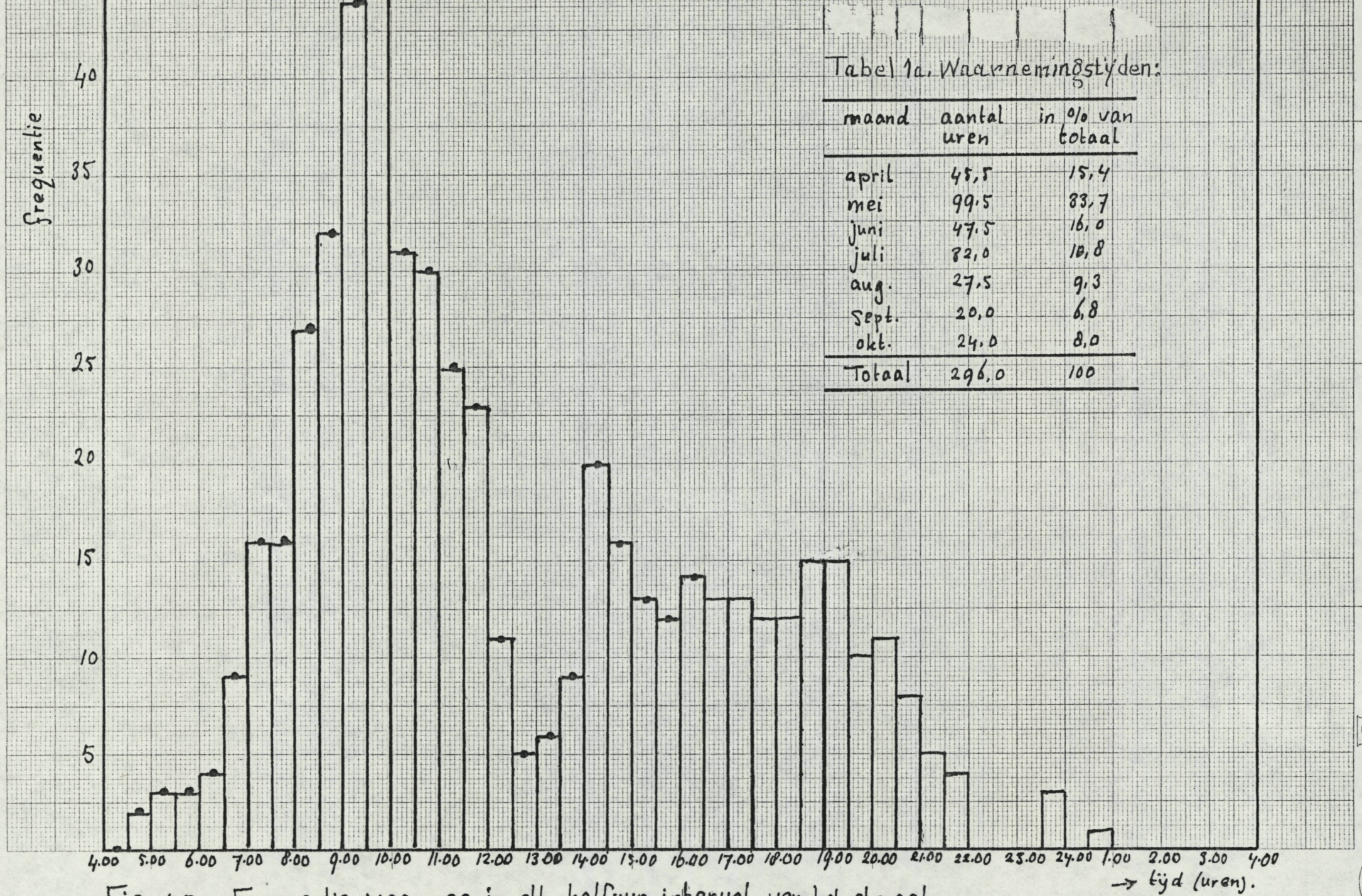




(tekeningen naar foto's)

PLAAT 6. AGONISTISCH en SEXUEEL GEDRAG bij de PAPEGAAIDUIKER.

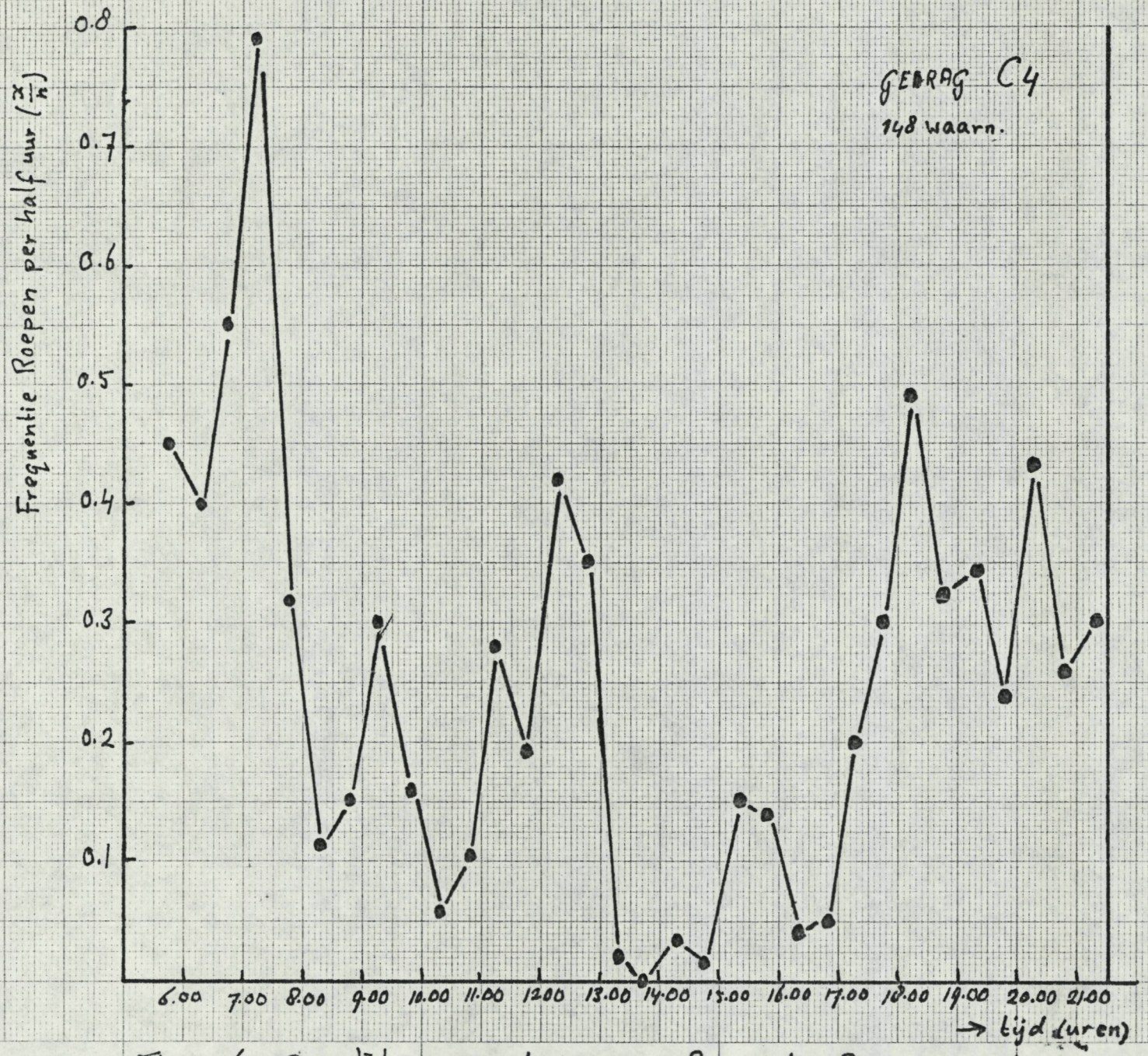
Fig. 38.Dreigen door snavel openen(B.2.) ;de hals is niet gestrekt en de vleugels zijn aangelegd. 39. idem 38. met dit verschil dat de hals langgerekt is en de snavel schuin omhoog wijst. 40.Alarmhouding (Attention pose, Achtungshaltung) ; de hals is langgerekt en de vleugels staan enigszins van het lichaam af.
41.Houding van een tweetal vogels direkt vóór billing (C.1.).
42.t/m 44. Billing (C.1.) ;bij 42. in de buurt van de eigen nestkast , bij 44. met enkele soortgenoten erbij.




Tabel 1a. Waarnemingstijden:

| maand | aantal uren | in % van totaal |
|---|---|---|
| april | 45,5 | 15,4 |
| mei | 99.5 | 33,7 |
| juni | 47.5 | 16,0 |
| juli | 32,0 | 10,8 |
| aug. | 27,5 | 9,3 |
| sept. | 20,0 | 6,8 |
| okt. | 24,0 | 8,0 |
| Totaal | 296,0 | 100 |

Fig. 45. Frequentie waarmee in elk halfuur-interval van het etmaal waargenomen is (van 1 april – 15 oktober 1974).




x = frequentie roepen.
n = aantal malen dat in een bepaald halfuur interval waargenomen is.

Fig. 46. Dagelijkse veranderingen in frequentie Roepen (gedrag ..) gedurende de periode april t/m. augustus bij de alk.

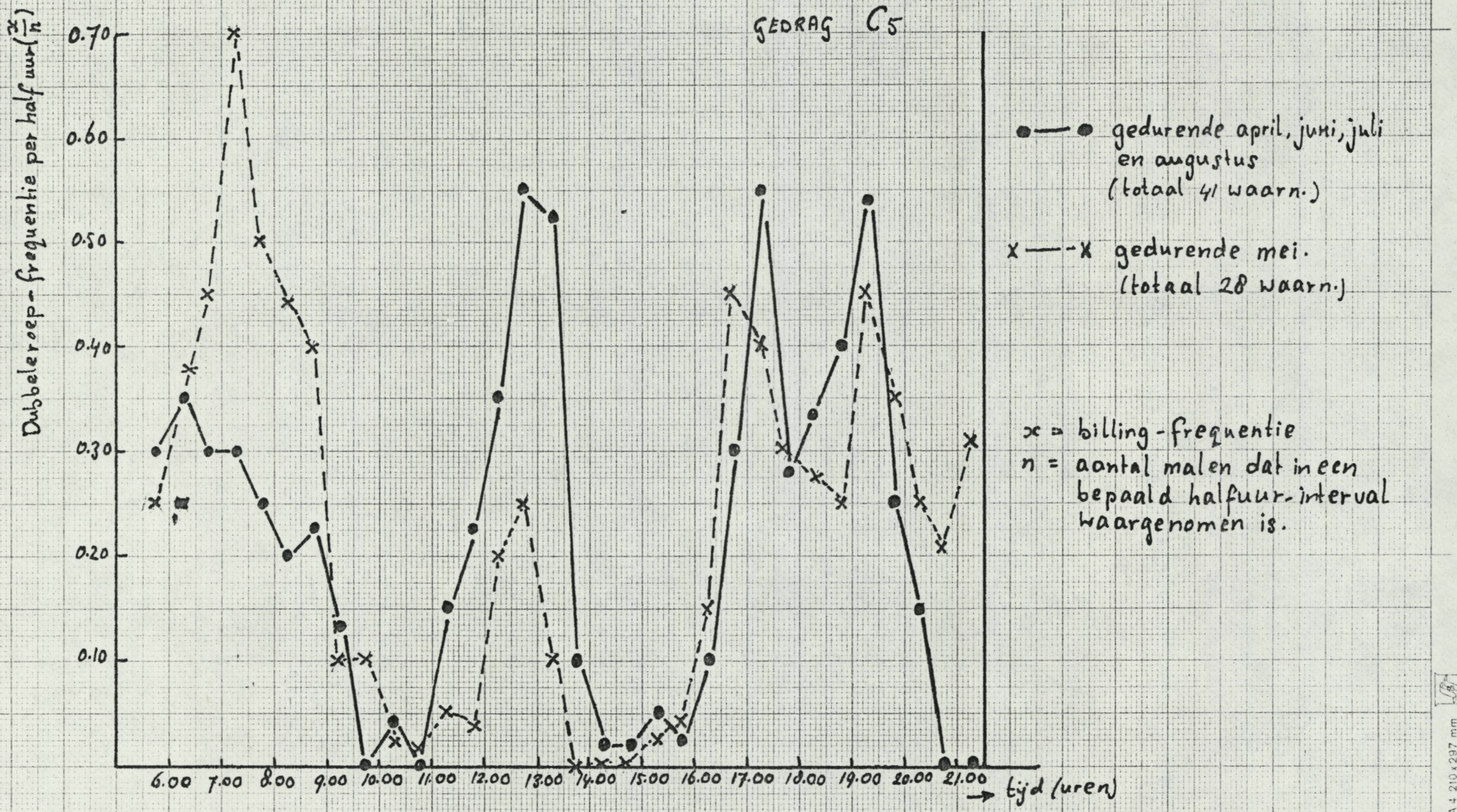



Fig. 47. Dagelijkse veranderingen in dubbele roep-frequentie (gedrag ··) gedurende twee waarnemingsperioden bij de alk.

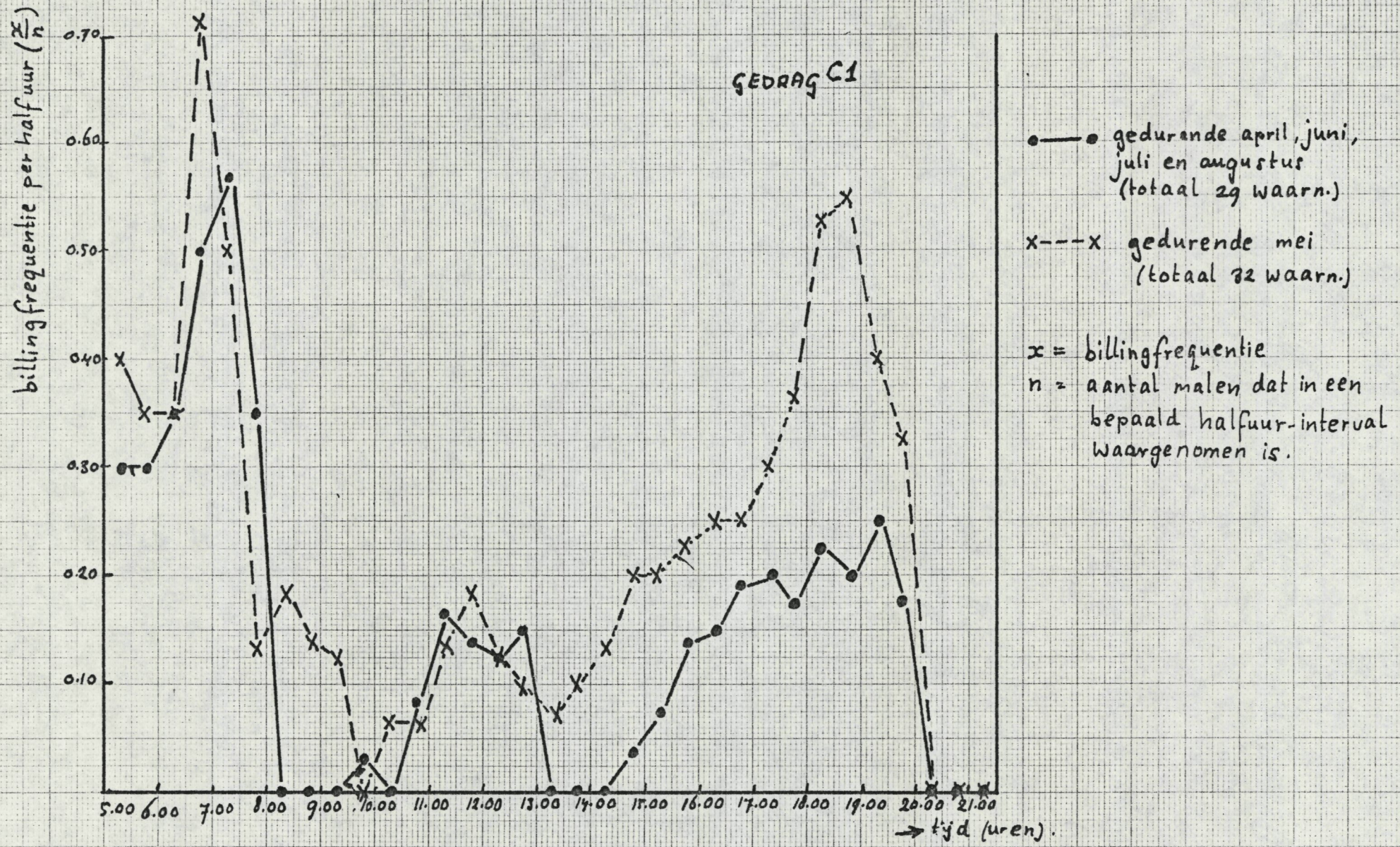



Fig. 48. Dagelijkse veranderingen in billing-frequentie van de papegaaiduiker, bij twee waarnemingsperioden.

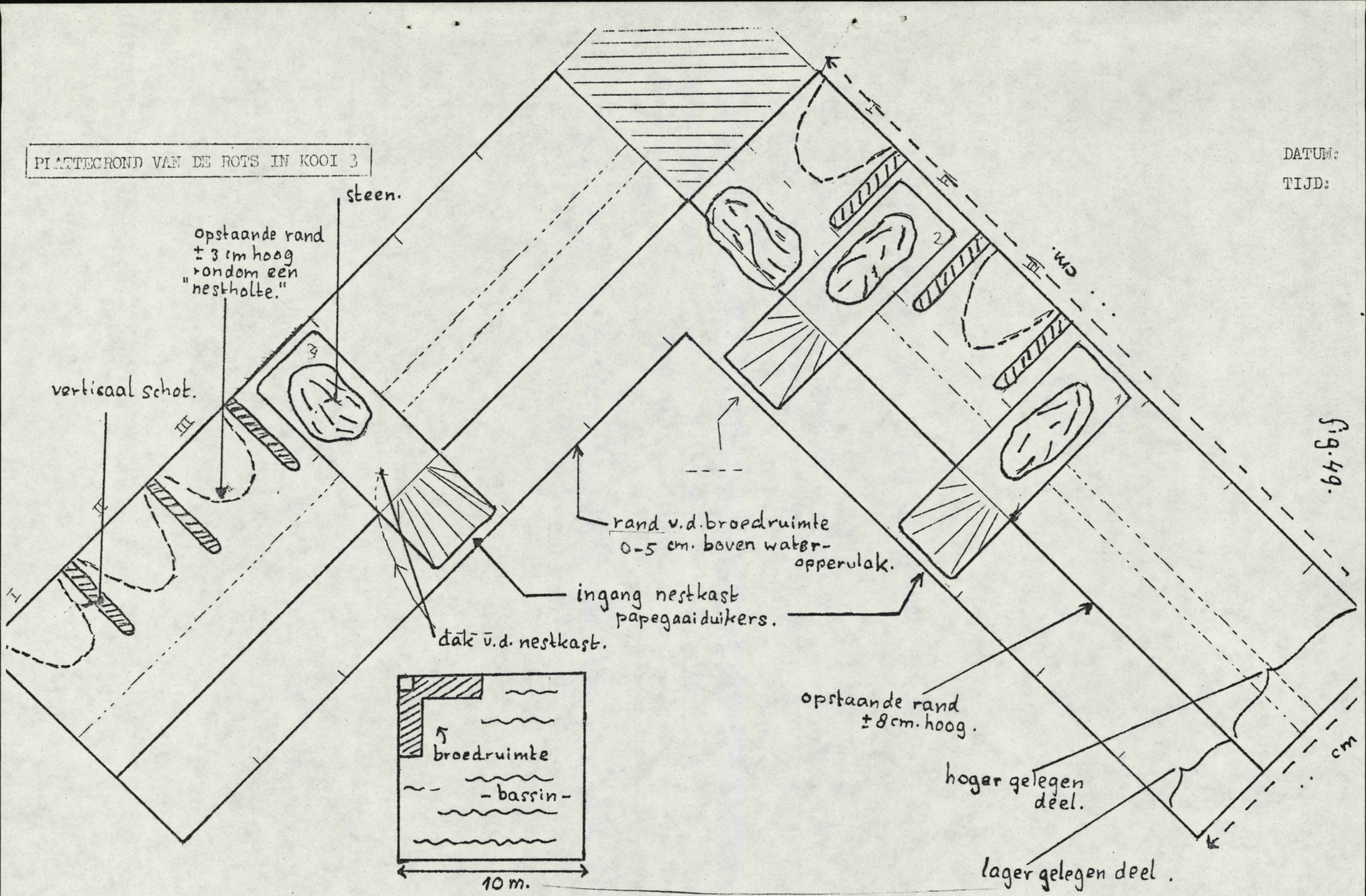



Fig. 49. Plattegrond van de broedruimte met enkele gegevens over afmetingen en "structuur".

PLATTEGROND VAN DE ROTS IN KOOI 3

DATUM:

TIJD:

Fig. 50.

Betekenis van de tekens:

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| × | ♂GG & ♀ G | samen aangetroffen | (totaal | | 62x) |
| ● | ♂RR & ♀ W | ,, | ,, | ,, | 51x |
| ▲ | WW (?) & R (?) | ,, | ,, | ,, | 21x |
| △ | ♂RR & R (?) | ,, | ,, | ,, | 6x |
| ◻ | ♂RR & ♀ G | ,, | ,, | ,, | 4x |

(P) = Plaats van paring (GG & G) .
(2) etc. =Ligplaatsnummer.
? = geslacht onbekend.

Fig. 50. Plattegrond van de broedruimte waarop aangegeven het aantal malen dat een tweetal ALKEN samen liggend is aangetroffen op diverse plaatsen (87 waarn.)

PLATTEGROND VAN DE ROTS IN KOOI 3

DATUM:

TIJD:

Fig. 51.

Betekenis van de tekens:

♂ $G_1$.

X samen.

♀ $R_1$.

♂ $R_1$.

samen.

♀ $G_r$.

$W_r$ (?)

$W_1$ (?)

samen.

(2) etc. = ligplaatsnummer.

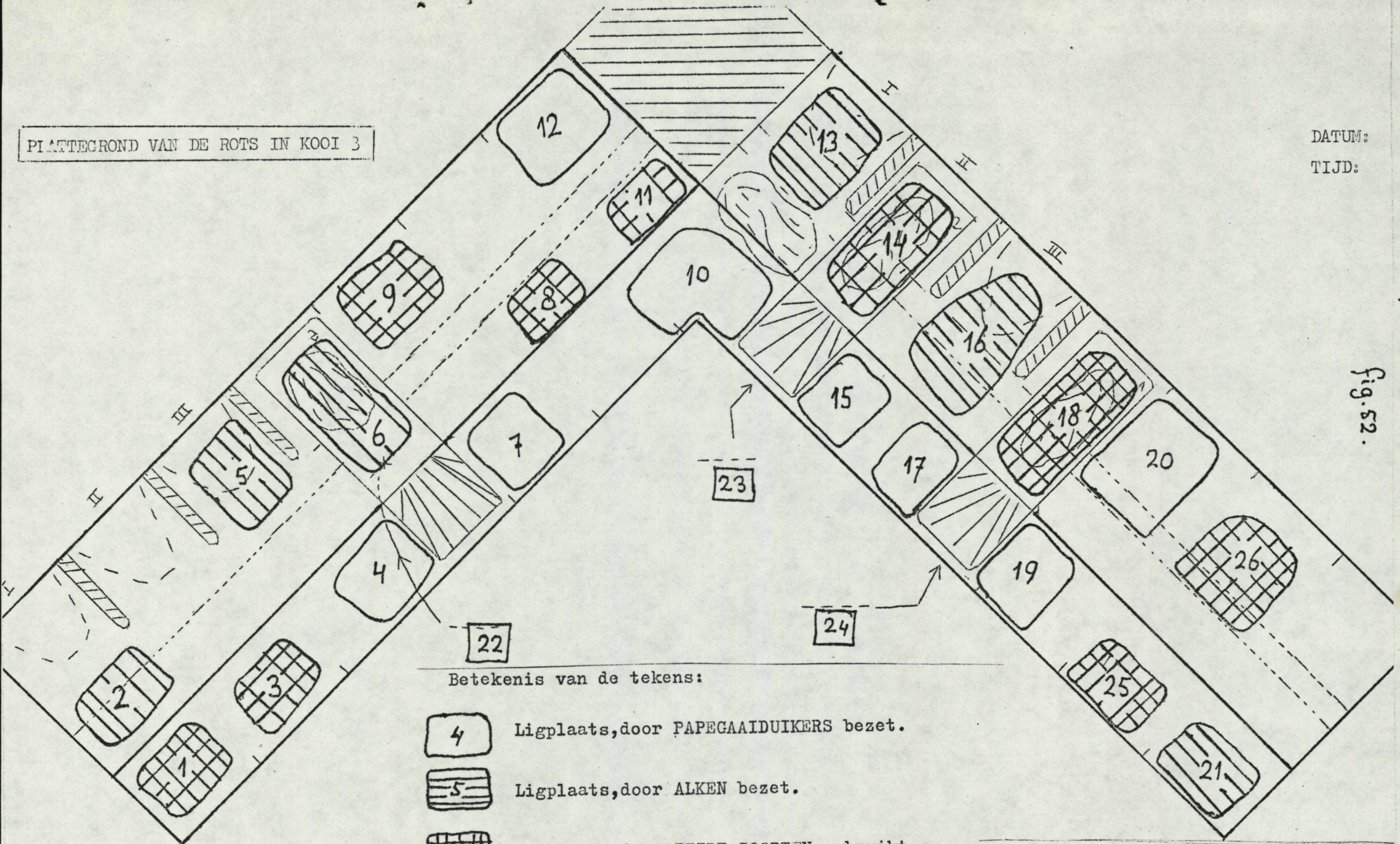
Fig.51. Plattegrond van de broedruimte, waarop aangegeven het aantal malen dat een tweetal PAPEGAAIDUIKERS (of één) (samen) liggend is aangetroffen op een der ligplaatsen (87waarn.).

PLATTEGROND VAN DE ROTS IN KOOI 3

DATUM:

TIJD:

fig. 52.




Betekenis van de tekens:

4 Ligplaats, door PAPEGAAIDUIKERS bezet.

5 Ligplaats, door ALKEN bezet.

14 Ligplaats, door BEIDE SOORTEN gebruikt.

De drie tot vijf ZEEKOETEN bezetten de plaatsen 3, 25 en 26.

De nrs. 22, 23 en 24 duiden de nestkasten aan.

Fig. 52. Plattegrond van de broedruimte met een overzicht van alle ligplaatsen die door de vogels bezet werden; een samenvatting van fig. 50 en 51.

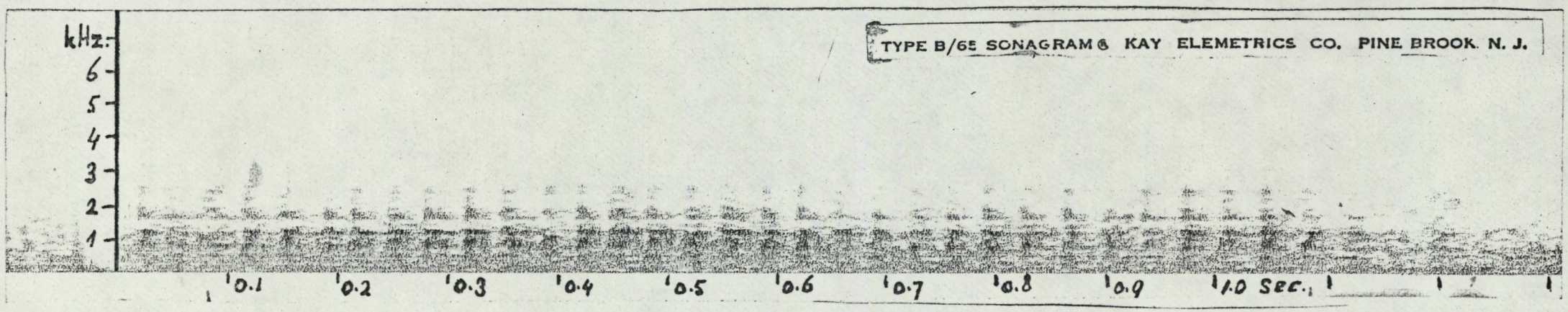



Fig.53. Begroeting van GG ♂ (met ♀ G)
5 juni 1974, 20.43 uur.

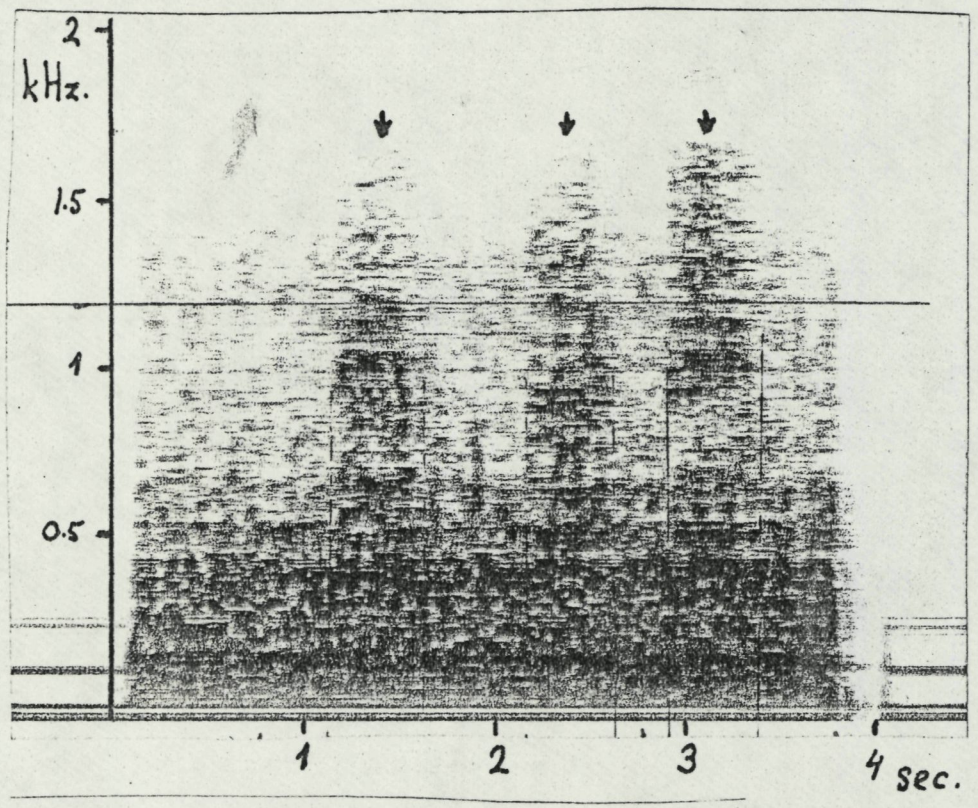



Fig. 54a. Roep van ♀ W (drie maal)
5 juni 1974, 20.50 uur.

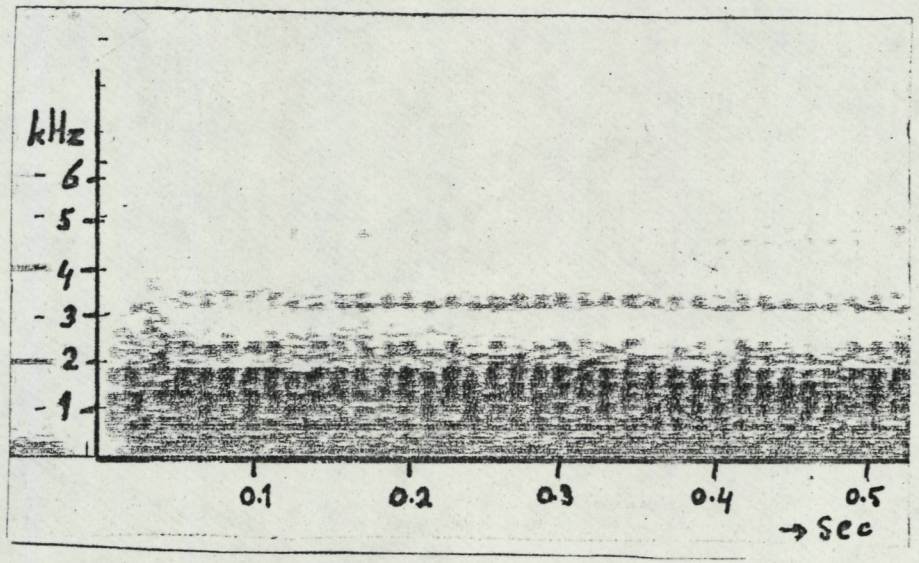



Fig.54b. Roep van ♀ W ,de derde Roep
van fig. 54a.

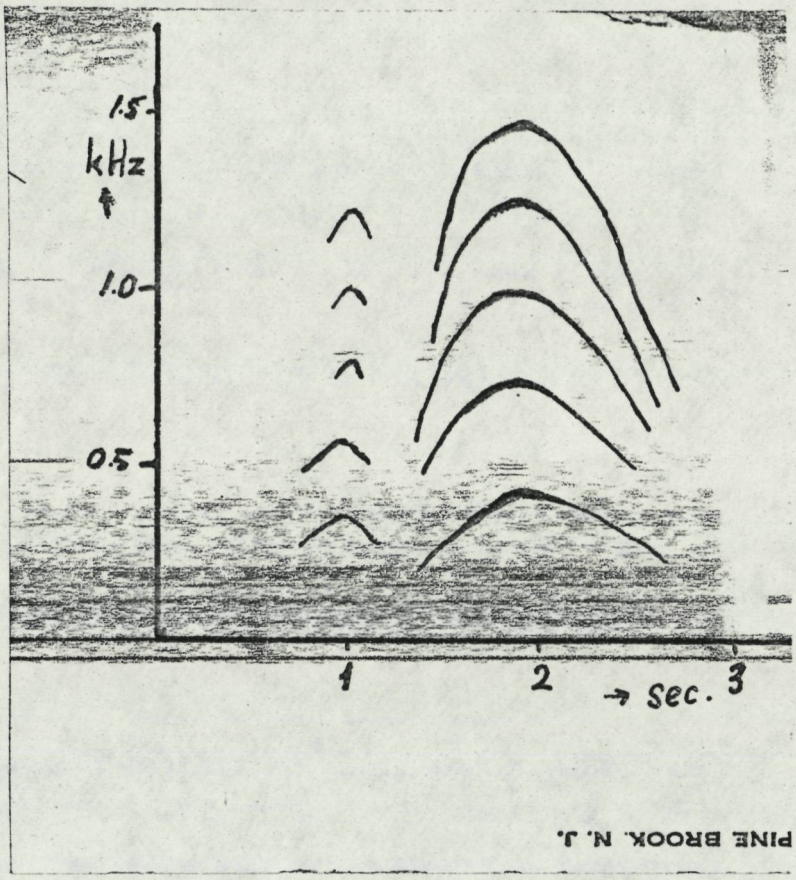



Fig.55. Sonogram van een "Aar-ha"-vocalisatie van ♂$R_1$ , 5 juni 1974,20.33 uur.
Door gebrek aan zwarting werd het sonogram overgetrokken met O.I.inkt.