

## De carrière-beslissingen van de Scholekster *Haematopus ostralegus*

The career decisions of the Oystercatcher *Haematopus ostralegus*

BRUNO J. ENS

*"De hedendaagse drukwerk-lawine maakt veel als ongeschreven en hun auteurs als ongeboren. Ja, onderzoeken, vooral in het veld, is leuker dan lezen"*

(G. F. Makkink, naar aanleiding van het geringe aantal referenties in mijn dissertatie naar literatuur van vóór het jaar 1970)

Volgens een bekend gezegde is zelfkennis het begin van alle wijsheid. Dit is een openingszin die veel lezers waarschijnlijk zal verbazen. Ik hoop echter dat ik erin zal slagen deze verbazing weg te nemen in het hier volgende artikel dat is gebaseerd op de samenvatting van mijn dissertatie *The social prisoner: causes of natural variation in reproductive success of the Oystercatcher*. De eerste vraag is waarom iemand honderden uren in een tochtig houten hokje gaat zitten om door een telescoop naar individueel herkenbare Scholeksters te kijken. Koos van Zomeren (1988, blz. 171) maakt duidelijk dat dit geen triviale vraag is: "Wie dit werk drie jaar volhoudt, is bioloog. Doe je het een dag, dan ben je journalist. Ieder probeert op zijn manier te achterhalen waarom de dingen zijn zoals ze zijn." De tweede vraag is waarom speciaal vogels zo fascinerend zijn. Steve Fretwell (1972, blz. 115) formuleert het zo: "it is easy (for me, at least) to sympathize with birds, to feel that they have somewhat analogous problems and pressures, and that we can gain insight about ourselves from studying them". Hij voegt daar echter de volgende ontvullende overweging aan toe: "Whatever our ulterior motives, birds are easy to study. When fresh data must be collected to apply a theory, the 'moderately' competent field biologist is more likely to have success with birds than with any other group". Terugziend denk ik dat deze laatste reden zonder meer van toepassing was op het begin van mijn onderzoek, waarbij het woord theorie nogal overdreven is om de vage ideeën aan te duiden waarmee ik gegevens begon te verzamelen. Op grond van eerdere ervaringen was mijn belangrijkste associatie met Scholeksters in de broedtijd er één van sociale chaos. Het leek me daarom verstandig om te beginnen met het maken van een degelijke beschrijving van het sociale systeem, door middel van langdurige en intensieve observaties. In de loop van het onder-

zoek ben ik me echter steeds meer verwant gaan voelen met de eerste beweegredenen van Fretwell. In plaats van sociale chaos zie ik nu een verzameling individuen, die elk 'gevangen' zitten in een in de loop van hun leven opgebouwd web van sociale relaties met andere individuen. Natuurlijk zitten de Scholeksters niet letterlijk gevangen. Elk dier heeft te allen tijde de optie om zich los te breken van zijn partner en burens om elders opnieuw te beginnen. Het gaat erom dat de kosten, gemeten in nakomelingschap, van het opgeven van de oude relaties en het opbouwen van nieuwe relaties in de meeste gevallen te hoog zullen zijn. Omdat ik nauwelijks experimenten gedaan heb, kan ik dit niet bewijzen, maar ik kan wel laten zien hoe mijn observaties dit beeld aannemelijk maken.

### Carrière-beslissingen

Kernpunt van mijn betoog is het idee dat Scholeksters carrière-beslissingen nemen. Volgens het woordenboek van Van Dale is een carrière een "reeks van maatschappelijke posities die iemand achtereenvolgens inneemt". Carrières veronderstellen dus, of het nu om Scholeksters of om mensen gaat, de aanwezigheid van een maatschappij, d.w.z. een sociale ordening. Natuurlijk is de mensen-maatschappij op een geheel andere wijze geordend dan de scholekstermaatschappij. Allesoverheersend bij de Scholekster is een binding met een bepaalde geografische locatie. Dat neemt niet weg dat er op die plek sprake is van een hechte monogame paarband, waarbij de partners gezamenlijk het broedterritorium verdedigen tegen buurparen en ongevestigde dieren. Deze laatste groep duid ik aan met soosvogels omdat ze zich tijdens hoogwater, wanneer het wad niet beschikbaar is, verzamelen in over het broedgebied verspreide clubjes van enkele tientallen tot maximaal enkele honderden dieren, de zogenaamde sozen. Er zijn dus minimaal twee sociale posities: soosvogels en dieren die een broedterritorium verdedigen. Onder een sociale positie versta ik echter niet alleen herkenbare patronen in het sociale gedrag (een dominant dier heeft een andere sociale positie dan een subdominant dier), maar ook de kwaliteit van het territorium: een dier in een goed territorium heeft een betere sociale positie dan een dier in een slecht territorium. Mijn nogal simplis-

tische beschrijving van de scholekstermaatschappij omvat derhalve drie sociale posities: individuen zonder nestterritorium, individuen met een territorium van slechte kwaliteit en individuen met een territorium van hoge kwaliteit. Dit maakt het mogelijk de maatschappelijke loopbaan, oftewel de carrière, van een individuele Scholekster te karakteriseren aan de hand van de leeftijden waarop bepaalde sociale posities bereikt worden.

Het feit dat het mogelijk is om een carrière vast te leggen betekent nog niet dat die carrière begrepen kan worden uit een serie carrière-beslissingen. Nemen dieren überhaupt wel beslissingen? Wat er precies in de hersens van Scholeksters omgaat is mij niet bekend. Daarom heb ik me geconcentreerd op de voorspelbare consequenties van sociale gedragingen. Het zijn immers de voorspelbare consequenties van gedrag die evolutionaire betekenis hebben. Het is onweerlegbaar dat bepaalde objectief waarneembare gedragingen de overgang van de ene sociale positie naar de andere sociale positie markeren. Wanneer soosvogels bijvoorbeeld niet meer meteen vluchten voor agressieve territoriale Scholeksters, maar zelf ook agressief gedrag gaan vertonen en op dezelfde plek blijven terugkeren, kan van een 'vestiging' worden gesproken. Als de soosvogel niet na enige tijd terugvalt in zijn oude gedrag is hij blijvend 'gepromoveerd' tot broedvogel. Het lijkt mij volkomen legitiem om voor dergelijk vestigingsgedrag na te gaan welke vorm tot een maximaal aantal nakomelingen leidt. Ik gebruik het woord beslissing dus niet om een bewuste keuze aan te duiden, maar omdat er sprake is van alternatief gedrag dat ook vertoond had kunnen worden. Het gaat erom te begrijpen waarom de betreffende Scholekster niet op een andere plek of op een ander moment van gedrag veranderde.

In een gloedvolle brief heeft G. F. Makkink (pers. med.) geprobeerd mij ervan te overtuigen dat mijn gebruik van het woord carrière wetenschappelijk onzinnelijk is. Tevergeefs. Ik kon me echter geen beter betoog wensen om mijn positie verder te verduidelijken. Makkink schrijft: "Men heeft twee betekenissen van carrière: een op het verleden gerichte, en een op de toekomst gerichte. Iemand kijkt terug op zijn carrière en kan achteraf beoordelen of zijn beslissingen juist waren (bij andere beslissingen had hij misschien een 'betere' positie kunnen bereiken). Iemand kan ook erop uit zijn om bij elke beslissing aan een carrière te denken die naar het maximaal bereikbare of gewenste voert. Dan hebben we een carrière-maker voor ons, anders een carrière-vinder (van een goede of slechte carrière). Ik kan me niet voorstellen dat een Scholekster een carrière-maker is, wel een carrière-vinder. Omdat we in een carrière-makersmaatschappij leven, moet op dit punt de nodige aandacht vallen. Een carrière-maker heeft een

strategie, een carrière-vinder niet. Die laatste kiest zonder veraf doel." In tegenstelling tot Makkink stel ik me individuele Scholeksters wel degelijk als carrière-makers voor. Natuurlijke selectie zorgt ervoor dat elke Scholekster een veraf doel heeft: de produktie van zoveel mogelijk nakomelingen. Het is echter helemaal niet nodig dat carrière-makende Scholeksters in staat zijn de gevolgen voor dit doel in hun beslissingen te betrekken. Het is wel noodzakelijk dat ze het meest profijtlijke gedrag vertonen op het moment dat de situatie daar aanleiding toe geeft; als er plotseling een concurrent in hun directe omgeving wegvalt bijvoorbeeld. Een belangrijke aanname is dus dat Scholeksters over gedragsmechanismen beschikken die er voor zorgen dat ze het evolutionair correcte gedrag vertonen als reactie op subtiele veranderingen in de lokale concurrentieverhoudingen.

Het is goed nog even wat langer stil te staan bij de evolutionaire maat voor maatschappelijk succes. Rechtgeaarde aanhangers van de evolutietheorie gaan ervan uit dat maatschappelijk succes uiteindelijk gemeten moet worden in termen van biologische fitness, de combinatie van nakomelingschap met eigen overleving die door toedoen van natuurlijke selectie gemaximaliseerd wordt. Als er geen al te grote verschillen in kwaliteit van het nageslacht bestaan en als de sociale ordening in evenwicht is, betekent dit dat natuurlijke selectie tot dieren zal leiden die gedrag vertonen dat het aantal nakomelingen in de loop van het leven maximaliseert. Het totaal aantal nakomelingen is bij mensen zeker geen goede maat voor biologische fitness vanwege de grote verschillen tussen nakomelingen die samenhangen met overgeërfd sociale status en bezit. Het zou mij niets verbazen als voor Scholeksters het totaal aantal nakomelingen uiteindelijk ook een te simpele maat is, maar bij ons huidige kennisniveau voldoet zij uitstekend. Kortom, ik ben er in mijn onderzoek van uitgegaan dat het maatschappelijk succes van een Scholekster gelijk gesteld kan worden aan het verwachte totale aantal door die Scholekster voort te brengen jongen.

Om vestigingsbeslissingen evolutionair te kunnen begrijpen is het dus essentieel de kosten en baten van verschillende keuzes meetbaar te maken en uit te drukken in mogelijke toe- of afnames van toekomstig nakomelingschap. Wanneer niet alle Scholeksters dezelfde beslissing nemen, is het in principe mogelijk om van elke gedragsvariant de gemiddelde nakomelingschap te meten. Er zijn twee problemen met deze aanpak:

(1) In het geval van langlevende soorten zoals de Scholekster duurt het nogal lang voordat men voldoende gegevens heeft. Nu zullen maar weinig Scholeksters het voorlopige leeftijdsrecord van 44 jaar halen, maar de langlevende individuen produ-

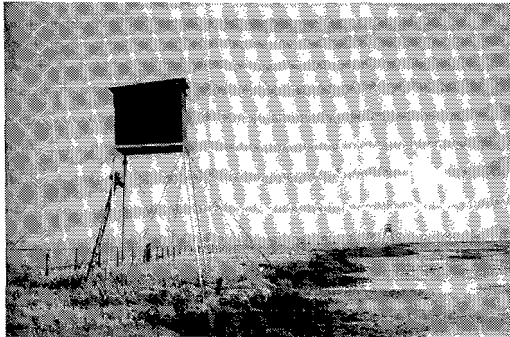
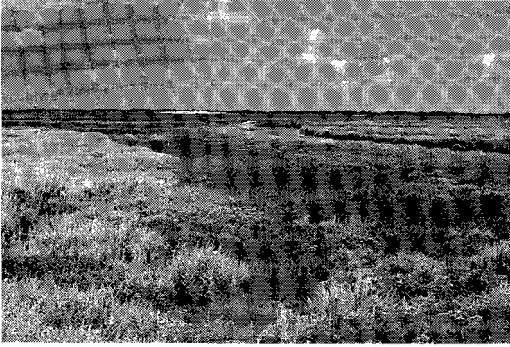
ceren vaak het meeste nageslacht (Clutton-Brock 1988, Newton 1989). Je zult dus echt moeten wachten tot de laatste oude knarren van een generatie dood zijn, voor je de gegevens van die generatie kunt gebruiken.

(2) Belangrijker nog is dat de waargenomen variatie 'natuurlijk' is. Het is heel goed mogelijk, in sommige gevallen zelfs zeer waarschijnlijk, dat elke Scholekster de voor hem of haar beste beslissing nam, maar dat de condities (inclusief de lichamelijke eigenschappen van het individu) waaronder de beslissingen genomen werden sterk verschilden. Dat heet met een mooi woord individuele optimalisatie. Hopelijk kan een simpel voorbeeld, ontleend aan het succesvolle onderzoek aan variatie in legselgrootte (Drent & Daan 1980, Daan *et al.* 1990, Tinbergen & Daan 1990), enige helderheid brengen. Als individuele optimalisatie een belangrijke rol speelt bij de variatie in legselgrootte betekent dat het volgende: vogels die veel eieren leggen doen dat omdat ze beter in staat zijn veel jongen groot te brengen dan vogels die weinig eieren leggen. Het is mogelijk om bij een groot aantal legsels eieren toe te voegen of weg te halen. De verwachting is dan dat voor alle waargenomen legselgroottes experimentele verhoging, zowel als experimentele verkleining tot een verlaging van de nakomelingschap zal leiden. Belangrijker nog is dat de verandering in nakomelingschap bij verschillende experimentele legselgroottes voor dieren met eenzelfde natuurlijke legselgrootte iets zegt over de kosten en baten van de verschillen in legselgrootte voor die groep van dieren. Het bedenken van goede experimenten aan carrière-beslissingen is echter niet gemakkelijk (maar ook niet onmogelijk zoals uit latere suggesties zal blijken). In plaats van experimenten te verzinnen is het ook mogelijk de natuurlijke variatie als inspiratiebron te nemen voor een speurtocht naar de onderliggende processen die die variatie teweegbrengen. Ik heb voor die laatste weg gekozen. Observaties leveren alleen correlaties. De op grond van die correlaties opgestelde hypothesen zullen dus vroeg of laat toch experimenteel getoetst moeten worden. Echter, je kunt in biologische systemen pas zinvolle experimenten doen als je voldoende basiskennis hebt over hoe het systeem in elkaar zit. Verder is het zo dat het door middel van een passende verklaring onder één noemer brengen van een groot aantal zeer uiteenlopende fenomenen een grote geestelijke inspanning vereist, wat vrijwel zeker de kans vergroot op het inslaan van geheel nieuwe wegen.

Uiteindelijk gaat het erom te begrijpen waarom sommige gedragskeuzes onder sommige condities onontkoombaar een groter of kleiner nakomelingschap tot gevolg hebben. Het is mijn overtuiging dat er sprake is van onontkoombare consequenties wanneer het lukt de gedragskeuze te herleiden tot

een onontkoombaar dilemma. In de normale betekenis van het woord is een dilemma een lastige keus tussen twee onaangename zaken. In dit geval is het niet nodig dat er maar twee keuzemogelijkheden zijn. Verder bestaat de onaangenaamheid er alleen uit dat bij keuze voor de ene mogelijkheid de voordelen van de andere keuzemogelijkheid niet gehaald kunnen worden. Een dier dat een prooidier heeft gevonden bijvoorbeeld kan dat zelf opeten of het aan zijn jongen voeren, maar niet allebei tegelijk. Naarmate voedsel schaarser is, is het dilemma nijpender. Onontkoombare dilemma's hangen samen met schaarste. Iedereen weet dat tijd schaars is omdat je maar één activiteit tegelijk kunt uitvoeren en er maar 24 uur in een dag gaan. Iedereen weet ook dat goede plekjes schaars zijn, omdat er meestal een groot aantal kapers op de kust is. Mijn dissertatie is in feite een zoektocht naar de onontkoombare dilemma's die de kosten en baten van de carrière-beslissingen van de Scholekster beheersen. Hoewel enigszins vaag beginnen de contouren van deze sociale dilemma's zichtbaar te worden. Zo lijkt het er bijvoorbeeld op dat dominantie noodzakelijkerwijs plaatsgebonden is en dat het zoeken van een eventuele nieuwe partner risico's met zich meebrengt voor wat betreft de band met de eerste partner. Deze beide dilemma's hangen dus samen met belangentegenstellingen. Ten eerste is er concurrentie met soortgenoten om schaarse hulpbronnen, zoals terrein waar het voor de Scholekster mogelijk is zowel de eieren uit te broeden als de jongen vanaf het eerste begin mee te nemen naar het voedsel. Vrijwel zeker is er ook concurrentie met soortgenoten om partners van hoge kwaliteit, die effectief het territorium kunnen verdedigen en/of veel voedsel voor de jongen kunnen vinden. Ten tweede is er, naast een gelijklopen van wederzijdse belangen, een onvermijdelijke belangentegenstelling tussen man en vrouw binnen een paar. Elke inspanning die de één zich getroost voor beider nageslacht hoeft niet meer door de ander te worden geleverd. Het is duidelijk dat in al deze gevallen de beste keuze voor het individu afhangt van wat zijn tegenstander of partner verkiest te doen. Economen en wiskundigen hebben voor dit soort optimalisatie-problemen de zogenaamde speltheorie ontwikkeld. Voor economen is geld de spil van het leven. Voor biologen is fitness de spil van het leven. Als je nu geld door fitness vervangt kun je sommige berekeningen zo toepassen op dieren (Maynard Smith 1982).

Een fundamentele moeilijkheid voor de onderzoeker is dat hij niet alle problemen tegelijk op kan lossen. Ik heb de chaos hanteerbaar gemaakt met de volgende twee aannames. Ten eerste heb ik aangenomen dat carrière-beslissingen, zoals het vestigen van een territorium en het vormen van een paarband, kunnen worden onderscheiden van



Figuur 1. (a) Foto van het onderzoeksgebied (Bruno Ens). (b) Een waarnemingshut op de rand van de kwelder (Bruno Ens).  
(a) *The study area.* (b) *Observation tower on edge of saltmarsh.*

reproductie-beslissingen, zoals legselgrootte en het verzorgen van de jongen. Het belangrijkste argument voor deze aanname is dat carrière-beslissingen vooraf lijken te gaan aan reproductie-beslissingen. Soosvogels kunnen pas tot reproductie overgaan als er een nestterritorium is veroverd en een paarband gevormd, dus na de promotie tot broedvogel. Ook voor individuen die al eerder gebroed hebben lijkt deze regel op te gaan. Veel veranderingen van partner en seksueel gedrag, dat als poging tot verandering van partner geïnterpreteerd kan worden, vinden vroeg in het jaar plaats, lang voordat de eerste eieren worden gelegd. Ten tweede heb ik aangenomen dat de sociale positie de uitkomst is van carrière-beslissingen. Dit is in feite niet meer dan een woordenspelletje. Een sociale positie werd gedefinieerd als een herkenbaar sociaal gedragspatroon (in combinatie met de kwaliteit van de verdedigde ruimte), terwijl een carrière-beslissing min of meer werd gedefinieerd als een objectief herkenbare verandering in het sociale gedragspatroon. Deze twee aannames verdoezelen ten dele een zeer wezenlijk probleem. Het lijkt aannemelijk dat reproductie-beslissingen in een bepaald seizoen van invloed zijn op de kosten en baten van carrière-beslissingen in het daarop volgende seizoen. In het meest extreme geval verliest een individu zijn territorium omdat het

veel tijd en energie investeert in de huidige broedpoging. Hoewel het onderscheid tussen carrière- en reproductie-beslissingen dus iets kunstmatig heeft, geloof ik dat het maken van dit onderscheid zijn nut kan hebben.

Veel in het voorgaande is geïnspireerd door de geschriften van Wiley (1981) die als eerste benadrukte dat verschillen in sociaal gedrag tussen individuen alleen begrepen kunnen worden als de hele loopbaan van de dieren in ogenschouw wordt genomen. In feite liet Wiley zien hoe je de binnen *life history theory* (zie Lessells 1991) ontwikkelde principes in termen van sociaal gedrag kunt vertalen. Life history theorie probeert bijvoorbeeld te verklaren waarom albatrossen *Diomedea* spp. vaak zéér lang leven en jaarlijks hoogstens één jong grootbrengen, terwijl Koolmezen *Parus major* 's winters bij bosjes dood gaan en jaarlijks veel jongen groot brengen. Uitgangspunt is dat de verschillen tussen soorten wat betreft levensverwachting en reproductie door natuurlijke selectie zijn ontstaan. Is dat een goed uitgangspunt? Door mijn onderzoek ben ik hier aan gaan twijfelen. Ongetwijfeld speelt natuurlijke selectie een rol. De vraag is alleen wat voor rol. Zo lijkt het mij dat natuurlijke selectie bijvoorbeeld niet aangrijpt op de levensverwachting zelf, maar eerder op de beslissingsregels die onder de bestaande condities de beste kans geven op overleven. Als we de beslissingsregels van een soort begrijpen kunnen we bij elke sociale orde de levensverwachting voor die soort uitrekenen. In mijn ogen zouden onderzoekers die de life history van vogels willen begrijpen zich dus moeten richten op de studie van carrière- en reproductie-beslissingen. In de afgelopen jaren hebben reproductie-beslissingen, zoals die over legselgrootte, de grootste aandacht gekregen in het onderzoek. Geleidelijk aan is in die studies het besef gegroeid dat er sprake is van individuele optimalisatie. Zoals wij reeds zagen, betekent dit dat paren die grotere legfels produceren later beter in staat lijken voor veel jongen te zorgen. Het ligt voor de hand de oorzaak voor die verschillen in reproductie-beslissingen te zoeken in de voorafgaande carrière-beslissingen en de daarbij behorende concurrentiestrijd om goede territoria en degelijke partners. De dieren die een goede sociale positie, zoals een hardwerkende partner en een goed territorium, verwerven, kunnen daarna de reproductie-beslissingen nemen die zij aan hun stand verplicht zijn, zoals veel eieren leggen.

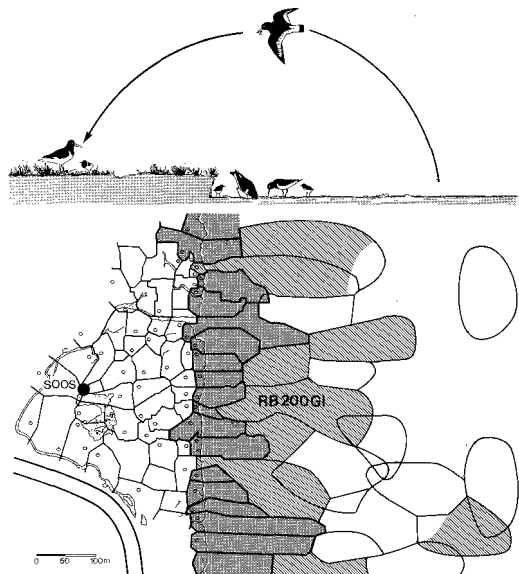
Het gepraat over goede en slechte territoria maakt duidelijk dat de ruimtelijke verdeling van de dieren nog onvoldoende aandacht heeft gehad. Bij de sociale orde van de Scholekster moet niet alleen gedacht worden aan processen in de tijd, waarbij individuen van de ene sociale positie naar de andere promoveren. Het ruimtelijke aspect is zo mogelijk nog belangrijker. De belangrijkste

theorie die voorspellingen doet over de ruimtelijke verdeling van dieren gaat ervan uit dat de fitness van gevestigde dieren afneemt indien hun dichtheid toeneemt (Fretwell 1972). Dat is een moeilijke manier om te zeggen dat veel varkens de spoeling dun maken. Er zijn twee varianten. In beide gevallen wordt verondersteld dat de dieren 'ideaal' zijn, d.w.z. dat ze er steeds in slagen de voor hen beste keus te maken. Ideale beesten bestaan niet, maar de hoop is dat dieren bij benadering ideaal zijn. In de zogenaamde vrije verdeling zijn er geen kosten verbonden aan vestiging. Dat wil zeggen dat elk dier kan gaan en staan waar hij of zij wil. Als er veel beesten bij elkaar broeden, neemt het broedsucces op die plek af en kan het lonen naar een slechtere plek te verhuizen met minder concurrenten. Onder deze aannames verwachten we in de uiteindelijke verdeling geen verschillen in succes tussen de dieren. Dat is anders bij de despotische verdeling waar wordt verondersteld dat er kosten zijn verbonden aan pogingen tot vestiging en dat deze kosten toenemen met de dichtheid van reeds gevestigde dieren. Het grote probleem met deze beide verdelingsmodellen is dat niet echt naar individuen wordt gekeken die in de loop van hun leven beslissingen moeten nemen. Het eerder besproken loopbaanidee van Wiley (1981) doet dat juist wel, maar houdt weer geen rekening met de ruimtelijke verdeling van de dieren. Als ik iets hoop duidelijk te maken in dit artikel dan is het dat de sociale orde van de Scholekster ook een ruimtelijke orde is. Het belangrijkste nieuwe inzicht in mijn proefschrift is in mijn ogen dan ook dat de carrière-planning van de Scholekster begrepen moet worden als een opeenvolging van ruimtelijke beslissingen, waarvan de kosten en baten voor het individu steeds afhankelijk zijn van de maatschappelijke verhoudingen ter plekke. Zonder dit ruimtelijk aspect is de beschrijving van de sociale orde van de Scholekster incompleet. Het ligt daarom voor de hand eerst uit te leggen waarom ruimte zo belangrijk is voor de Scholekster.

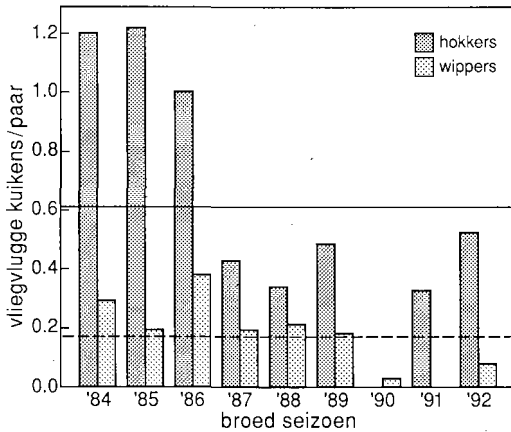
### Het belang van een goed territorium: hokkers en wippers

Tijdens het broedseizoen (van maart tot augustus) is elke vierkante meter grond in het onderzoeksgebied op Schiermonnikoog (figuur 1a, 1b) in beslag genomen door territoriale scholeksterparen. Omdat voor de Scholekster de kwelder als broedgebied dient en het bij laagwater droogvallende wad als voedselgebied, zijn er twee typen territoria. Hokkers verdedigen een broedterritorium aan de rand van de kwelder en een aansluitend stuk wad. Wippers verdedigen een verder van het wad gelegen deel van de kwelder en een verder van de kwelder gelegen voedselterritorium op het wad en

moeten steeds over de territoria van de hokkers heen wippen op weg van en naar het voedselterritorium. Jonge Scholeksters zijn voor hun voedselvoorziening volledig afhankelijk van de beide oudervogels tot ver na het uitvliegen. Jongen van hokkers kunnen hun ouders naar en op het wad volgen, zeker wanneer de jongen bijna vliegvlug zijn en hun voedselbehoefte groot is (figuur 2). Wippers moeten daarentegen alle voor vliegend naar de jongen transporteren totdat deze zelf kunnen vliegen en ze de ouders naar het voedselgebied kunnen volgen (figuur 2). Het blijkt dat veel wippers onvoldoende voedsel naar de jongen transporteren, zodat deze van de honger sterven. Als gevolg hiervan produceert het gemiddelde hokkerpaar ongeveer viermaal zoveel jongen als het gemiddelde wipperpaar, een gigantisch verschil (figuur 3). Het is niet zo dat de voedselterritoria van wippers minder voedsel bevatten. Integendeel, het lijkt erop dat de laag-gelegen delen van het wad, waar de wippers hun voedselterritoria verdedigen, de beste foerageeromstandigheden bieden. Dat verschil blijkt echter bij lange na niet voldoende om het grote nadeel voor wippers dat



Figuur 2. Kaart van het centrale deel van het onderzoeksgebied voor het jaar 1990 met daarop aangegeven de hokker-territoria (donkergrijs), de nest- zowel als voedselterritoria van de wippers (wit), en wadterritoria van soosvogels (gearceerd). Boven de kaart is schematisch weergegeven hoe hokkers hun jongen mee kunnen nemen naar het wad, terwijl wippers al het voedsel vliegend moeten transporteren. *Map of central part of the study area (1990) depicting territories of residents (dark grey), nesting and feeding territories of nonbreeding pairs (hatched). Above the map it is schematically depicted how residents can take their chicks to the food, while "leapfrogs" are forced to transport all food for chicks in flight.*



Figuur 3. Vergelijking van het verschil in broedsucces (vliegvlugge jongen per paar) tussen hokkers en wippers. *Comparison of the difference in reproductive success (chicks fledged per pair) between residents and "leapfrogs".*

zij al het voedsel over grote afstand moeten transporteren te compenseren. Het komt erop neer dat wippers bij een veel grotere inspanning, gemeten aan de vliegtijd, een veel lager nakomelingschap hebben. Kortom, de kwaliteit van wipperterritoria is onontkoombaar lager dan de kwaliteit van hokkerterritoria.

### De vestiging van een territorium en hoopvolle soosvogels

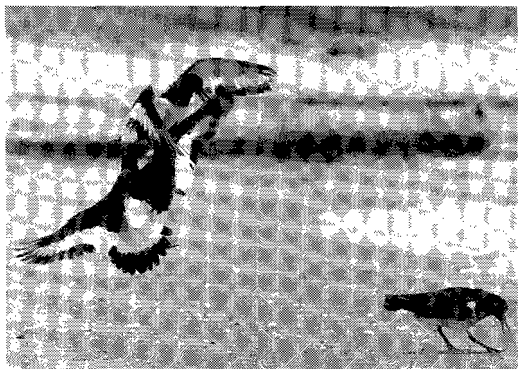
In ons onderzoeksgebied op Schiermonnikoog zijn ongeveer twee keer zoveel territoria van wippers als van hokkers. Waarom vestigt twee-derde van de Scholeksters op Schiermonnikoog zich in territoria van inferieure kwaliteit? Het blijkt dat de verklaring nauw samenhangt met de vraag waarom het zo veel jaren duurt voordat Scholeksters voor het eerst tot broeden komen. Elk jaar dat een volgroeide Scholekster niet besteedt aan voortplanting is vanuit evolutionair oogpunt een op het eerste gezicht verloren jaar; het gaat er tenslotte om zoveel mogelijk jongen voort te brengen. Toch brengen heel wat Scholeksters een groot aantal jaren op de soos door en er is zelfs een geval bekend van een Scholekster die pas na 14 jaar voor het eerst tot broeden kwam (U. N. Safriel, M. P. Harris, pers. med.). Wat doen ze al die tijd?

Tussen het moment waarop de jonge Scholeksters een geschikt overwinteringsgebied hebben gevonden om te overleven en het moment van hun vestiging als broedvogel moeten zij minimaal twee belangrijke carrière-beslissingen nemen. Als eerste moeten de jonge Scholeksters besluiten of ze in het overwinteringsgebied blijven tijdens het broedseizoen of terugkeren naar het broedgebied. Onder de voor de hand liggende aanname dat Scholeksters niet alwetend zijn, moeten de terug-

gekeerde dieren beginnen met het exploreren van de verschillende opties. In lijn met deze aanname kunnen soosvogels zich uitermate nieuwsgierig gedragen. Als je bij een soos gaat staan kijken, komen de dieren soms op je aflopen en als er iets gek in het broedgebied gebeurt, kunnen er in korte tijd ooploepjes ontstaan van enkele tientallen soosvogels. Het is mogelijk dat een levensfase van exploreren voorafgaat aan een levensfase van agressieve vestigingspogingen. Het is ook mogelijk dat de exploratiefase meer geleidelijk overgaat in de vestigingsfase en dat alleen het moment van vestiging als een duidelijk (tweede) beslis-punt is aan te wijzen. Alleen veel langduriger en intensievere observaties aan de soosvogels dan ondernomen in het kader van dit promotieonderzoek zullen hierover uitsluitsel kunnen geven.

Hoewel de populatie broedvogels zeer constant was, bleek het toch niet zo te zijn dat soosvogels tot broedvogel promoveren eenvoudigweg door het opvullen van een vacature, d.w.z. een door sterfte vrijgekomen sociale positie. Scholeksters zijn zeer plaatstrouw en slecht in doodgaan. In zachte winters overleeft vaak meer dan 95% van de broedvogels (Hulscher 1989). Dat betekent dat het bijna nooit voorkomt dat beide vogels van een paar in dezelfde winter doodgaan. Meestal komen de Scholeksters na de winter naar hun oude territorium terug, alwaar een aantal dieren ontdekt dat ze weduwe of weduwnaar zijn geworden. Enerzijds blijken dit soms aantrekkelijke partners voor andere broedvogels (zie later), anderzijds lopen alleenstaande dieren een verhoogd risico het territorium kwijt te raken. Ook paren raken wel eens hun territorium kwijt. Het resultaat is dat veel soosvogels zich als paar vestigen en terrein in bezit nemen dat de reeds gevestigde broedvogels tot het hunne rekenden. Hoewel veel van deze paren zich vestigen op het moment dat de broedvogels eieren hebben, waardoor deze hun territorium minder goed kunnen verdedigen (zie later), lijkt het erop dat verovering van terrein slechts kan slagen als de veroveraars bereid zijn daadwerkelijk fysieke gevechten te leveren (figuur 4).

Als Scholeksters alleen met geweld een territorium kunnen veroveren, waarom wachten ze daar dan zoveel jaren mee? De oplossing van deze paradox is waarschijnlijk dat de soosvogels alleen vechten als de risico's niet te hoog zijn, of als er echt geen andere oplossing is. Tenslotte heeft de tegenstander ook zo'n lange oranje snavel waarmee hij of zij zonder problemen een mossel, en dus zeker een scholeksterschedel, kapot kan hakken. Ik denk dat niet-broedende Scholeksters in wachtrijen georganiseerd zijn. Daarbij stel ik me elk territorium als een soort loket voor waaraan een groepje wachtende soosvogels is verbonden. Het is niet nodig dat de dieren voortdurend fysiek aanwezig zijn, zolang elk dier zijn plaats in de



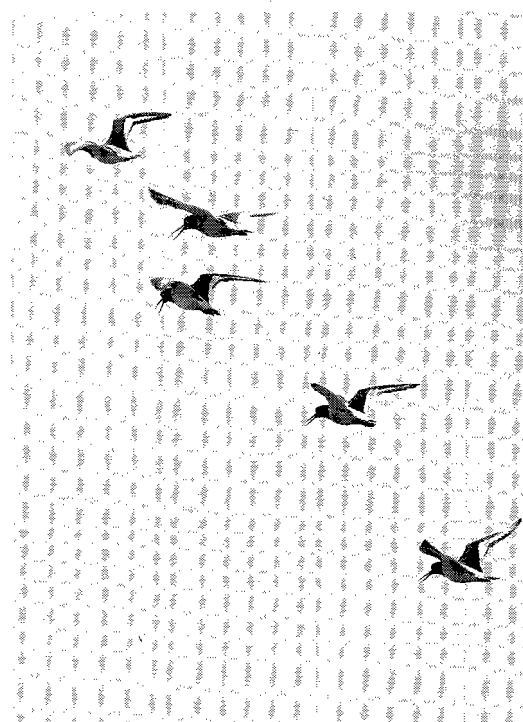
Figuur 4. Behendige vliegmanoeuvres spelen een grote rol, als Scholeksters elkaar fysiek te lijf gaan, hetgeen overigens een zeldzame gebeurtenis is (Jan van de Kam). *Agile flight manoeuvres are vital during the rare physical attacks among Oystercatchers.*

wachtrij maar kent, *c.q.* zijn lokale dominantiepositie ten opzichte van de andere soosvogels. Een nieuwkomer die zich probeert in te vechten zou ook alle andere wachtende soosvogels tegenover zich krijgen. Alleen het dier dat vooraan in de rij staat, kan het zich waarschijnlijk veroorloven de plaatselijke territoriumeigenaar uit te dagen. Omdat ik me kan voorstellen dat niet iedereen meteen overtuigd is van het idee zal ik het hieronder nader toelichten.

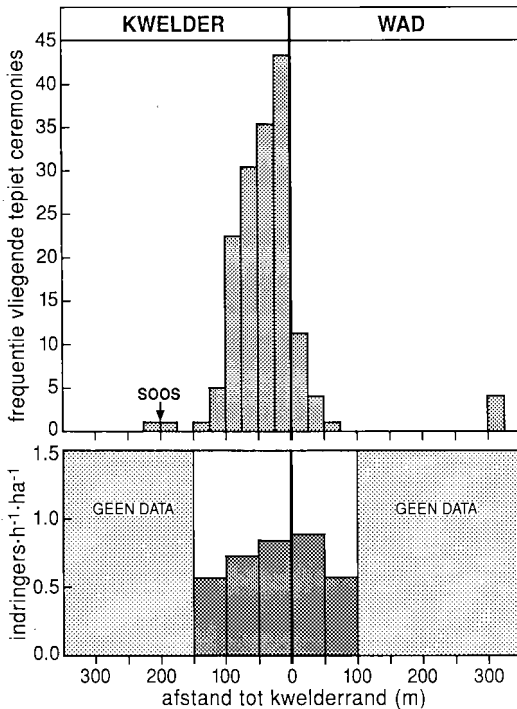
Een goed voorbeeld van een wachtende Scholekster is Rambo, een minstens twintig jaar oud mannetje dat samen met een ongemerkt vrouwtje al vanaf 1985 een territorium op het wad verdeeldt dat direct aansluit op de hokkerterritoria (in figuur 2 is hij aangeduid met zijn code RB200G1). Alles wijst erop dat hij het best als hoopvolle hokker kan worden gekenschetst. Elk jaar schuift hij zijn territorium een eindje verder naar de rand van de kwelder ten koste van de tussenliggende hokkers. Zonder voortdurende agressie in de vorm van tepieten gaat dat niet, vandaar zijn naam. Tepieten, waarbij de vogels hun snavel naar beneden gericht houden en voortdurend “tepietepietepietepiet” roepen betekent zoiets als: “donder op, hier ben ik de baas” (zie Makkink 1942 voor een gedetailleerde beschrijving van het agressieve gedrag van de Scholekster). Er is dus geen sprake van passief wachten, het is meer zo dat Scholeksters niet snel tot geëscaleerd vechten overgaan.

Wat opvalt aan hoopvolle hokkers is dat ze zich buiten hun op het wad gelegen territorium helemaal niet agressief gedragen. Ze arriveren meestal pas heel laat op de soos, de plek waar de soosvogels met hoogwater overtijen, en laten zich daar door jan en alleman weggagen. Er zijn ook vogels zonder broedterritorium die juist wel erg agressief zijn op de soos en er elk tij ook heel vroeg arrive-

ren. Ze lijken bezig met het veroveren van een territorium vanuit de soos en kunnen met recht hoopvolle wippers genoemd worden. Het is niet verbaazingwekkend dat broedvogels alleen de baas in hun eigen territorium zijn, maar ook onder soosvogels lijkt dominantie dus sterk plaatsgebonden. Deze plaatsgebonden dominantie moet de reden zijn dat soosvogels zich in wachtrijen organiseren. Het is blijkbaar niet mogelijk om overal tegelijk de baas te zijn. Bij elk broedterritorium moet je je dus een ander rijtje wachtende soosvogels voorstellen. Soosvogels die willen voordringen, of tenminste hun status beschermen tegen voordringen, hebben daarmee een probleem: globaal voordringen door op de soos te laten zien hoe sterk je bent, kan blijkbaar niet. Voordringen, of het verhinderen van voordringen, kan alleen lokaal, maar op het desbetreffende stukje grond zullen de territoriumeigenaren geen agressieve soosvogels tolereren. Misschien dat soosvogels daarom in de lucht deelnemen aan vliegende tepietceremonieën boven de broedterritoria (figuur 5). Als soosvogels tegen elkaar in de lucht tepieten betekent dat waarschijnlijk: “donder op, hier word ik de baas” of “donder op, hier ben ik de baas over jou”. Het opvallende aan die vliegende tepietceremonieën is dat er soms zeer veel dieren aan meedoen, tot wel



Figuur 5. Een zogenaamde vliegende tepietceremonie, waarbij de deelnemers (voornamelijk soosvogels) minutenlang boven een vaste lokatie kunnen rondvliegen (Jan van de Kam). A “*hovering ceremony*”, when participants (mainly club-birds) may fly over a fixed point for several minutes.



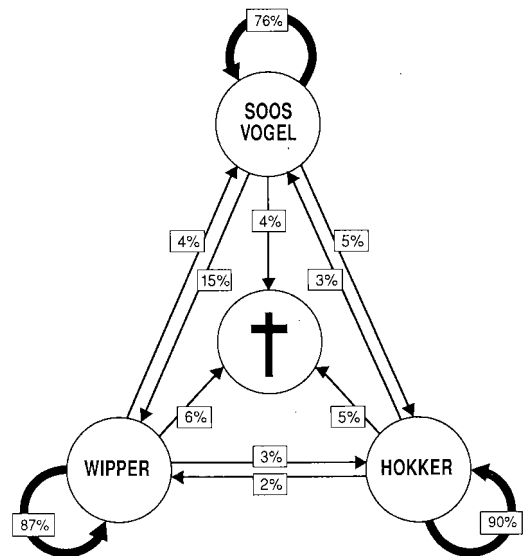
Figuur 6. (a) Het voorkomen van vliegende tepietceremonieën ten opzichte van de rand van de kwelder. (b) De frequentie waarmee indringers (meestal soosvogels) in territoria landen als functie van de afstand tot de rand van kwelder. (a) *The occurrence of hovering ceremonies relative to the edge of the saltmarsh.* (b) *The frequency of intrusions (mainly by club-birds) into territories relative to distance to edge of saltmarsh.*

15 dieren toe, en dat ze het vaakst worden gezien boven de rand van de kwelder waar de beste territoria liggen (figuur 6). Dat is een aanwijzing dat de wachtrijen het langst zijn voor de beste territoria, een belangrijk gegeven zoals we later zullen zien. Indringers (soosvogels die in een territorium landen, maar dadelijk op de vlucht slaan als de eigenaar dreigend komt toelopen) vertonen helemaal niet zo'n duidelijke voorkeur voor de rand (figuur 6). Dat beschouw ik als een aanwijzing dat de jonge soosvogels eerst moeten leren wat de beste territoria zijn.

### Wachtrijen en de despotische verdeling: keerzijden van dezelfde medaille

Ik hoop dat ik aannemelijk heb kunnen maken dat soosvogels in wachtrijen zijn georganiseerd. Nu moet ik nog laten zien dat de wachtrij-hypothese ons ook helpt te begrijpen waarom zoveel Scholleksters zich in territoria van lage kwaliteit vestigen. In het begin van dit artikel heb ik een korte uitleg gegeven over het verschil tussen de vrije en de despotische verdeling. Als er sprake zou zijn van een vrije verdeling zouden wippers net zoveel jongen moeten grootbrengen als de hokkers en dat is duidelijk niet zo. Blijkbaar moeten nieuwkomers eerst een hoge prijs betalen voor ze zich

kunnen vestigen in de beste territoria. Op één of andere manier hebben de reeds gevestigde dieren (de despoten) een voordeel. De nieuwkomers staan voor een dilemma: een slecht territorium tegen lage vestigingskosten of een goed territorium tegen hoge vestigingskosten. Dankzij de wachtrij-hypothese kunnen we ons nu iets voorstellen bij die nogal hypothetische vestigingskosten: de kans om in de wachtrij te sterven en het aantal met wachten verloren broedjaren. Om met de hypothese te kunnen rekenen hebben we figuur 7 nodig. Daarin zijn de jaarlijkse kansen weergegeven om van de ene sociale positie naar de andere sociale positie te promoveren (soosvogel, wipper, hokker) of te sterven. In deze figuur is bijvoorbeeld te zien dat 90% van de hokkers het volgende jaar weer hokker is, terwijl 15% van de soosvogels tot wipper is gepromoveerd. Met behulp van deze kansen en de jaarlijkse reproductiecijfers konden we berekenen hoeveel jongen een Schollekster in de rest van zijn leven zou groot brengen vanuit een bepaalde startpositie. De volgende stap is de aanname dat de sociale ordening in evenwicht is. In de zeven jaren (van 1985 t/m 1991) waarin ik deelnam aan het door Jan Hulscher geleide populatie-onderzoek op Schiermonnikoog deden zich geen noemenswaardige veranderingen van het aantal in het onderzoeksgebied broedende Scholleksters voor. Ook de verdeling over goede en slechte territoria bleef gelijk. Er was dus in ieder geval geen enkele aanwijzing dat de situatie niet in evenwicht was. De laatste stap is aan te nemen



Figuur 7. De kans voor een individu met een bepaalde sociale positie om van het ene jaar op het andere van status te veranderen, uitgedrukt in percentages. *The probability of an individual changing social status between years, for each status class, expressed as percentage.*



dat nieuw in het broedgebied teruggekeerde jonge Scholeksters moeten kiezen in welk type territorium ze zich proberen te vestigen. Kortom, soosvogels moeten besluiten of ze hoopvolle hokkers of hoopvolle wippers worden. De berekeningen lieten zien dat als tweederde van de dieren probeert een hokkerterritorium te veroveren de verwachte nakomelingschap over de rest van het leven voor beide categorieën gelijk is op het moment van de keuze. De hoopvolle wippers kunnen zich meestal meteen vestigen. Ongeveer de helft van de hoopvolle hokkers daarentegen sterft een voortijdige dood, en de rest komt meestal pas na vele jaren voor het eerst tot broeden. In die tijd zijn ze natuurlijk wel ouder geworden, zodat het aantal jaren waarin ze nog jongen kunnen voortbrengen is afgenomen.

We hebben al gezien dat wachtrijen voor goede territoria langer lijken, maar wat zijn nu de aanwijzingen dat hoopvolle hokkers zoveel langer moeten wachten? Onze helaas nog wat schamele gegevens wijzen erop dat hoopvolle hokkers zeker tien jaar moeten wachten voor ze eindelijk tot hokker promoveren. Aangezien jonge Scholeksters vaak pas in hun derde jaar voor het eerst in het broedgebied komen kijken betekent dat dat hoopvolle hokkers zeker dertien jaar oud zijn voor ze eindelijk tot broeden komen. Dat ligt ver boven de gemiddelde leeftijd van eerste broeden van zes jaar die op Skokholm werd vastgesteld (U. N. Safriel, pers. med.). De getallen van Schiermonnikoog en Skokholm kloppen toch met elkaar omdat alles erop wijst dat Scholeksters in wipberterritoria op veel jongere leeftijd voor het eerst tot broeden komen. In de loop der jaren zijn er enkele tientallen op Schiermonnikoog geringde jongen teruggekeerd naar het eiland. Een minderheid daarvan heeft zich tot nu toe kunnen vestigen. Onder die minderheid bevonden zich uitsluitend wippers.

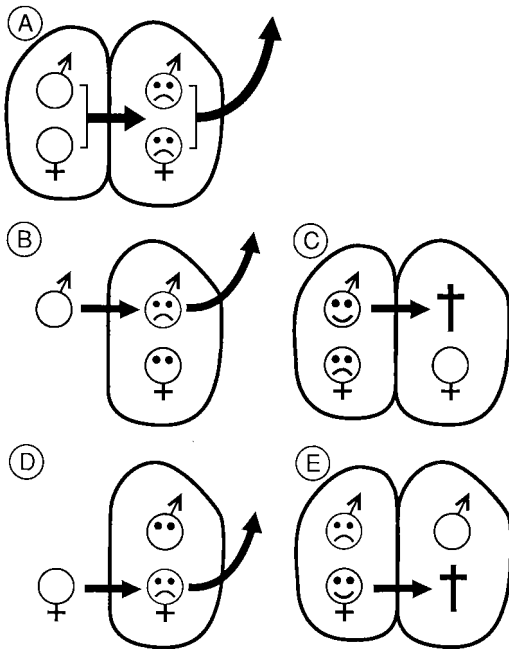
### **Een intermezzo: Scholeksters als unisex-vogels**

In het voorgaande zijn mannetjes en vrouwtjes stilzwijgend op een hoop gegooid. Daar zijn goede redenen voor. Zo is het zelfs voor zeer goeefende waarnemers moeilijk om in het veld mannetjes en vrouwtjes te onderscheiden. Mannetjes zijn gemiddeld iets kleiner, hebben een iets kortere dikkere snavel, een iets hoekiger kop en een wat zwarter glanzend verenkleed. Vrouwtjes hebben vaak een geliger snavel en een bruinere rug. Ook in hun gedrag zijn Scholeksters echte unisex-vogels. Ze verdedigen samen het territorium, broeden afwisselend op de eieren of kleine kuikens, verdedigen het broedsel tegen rovende meeuwen en andere predatoren en brengen gemiddeld bijna evenveel voedsel naar de jongen. Zelfs copulaties leveren geen definitief uitsluitel. Hoewel het

mannetje meestal bovenop het vrouwtje zit, zijn er paren waar het vrouwtje bijna net zo vaak bovenop het mannetje zit als omgekeerd. Eigenlijk is het leggen van een ei het enige gedrag op grond waarvan met absolute zekerheid vrouwtjes van mannetjes kunnen worden onderscheiden. Toch is er wel een aantal statistische verschillen. In het volgende zullen we zien dat vrouwtjes vaker het initiatief nemen tot echtscheiding en overspel en, daarmee samenhangend, ook vaker van territorium veranderen. Mannetjes veranderen haast nooit van territorium en leveren in het algemeen ook een iets grotere inspanning bij de territorium-verdediging. Daarmee past de gemiddelde Scholekster nog net in het algemene beeld voor vogels dat de mannetjes om goede gebieden concurreren om zo toegang te krijgen tot de vrouwtjes (Davies 1991). Op dit punt openbaart zich echter een gapende kloof in mijn gedachtenwereld. Hebben vrouwtjes wel iets met de wachtrij-hypothese te maken als het speciaal de mannetjes zijn die onderling om ruimte concurreren? Ik denk van wel omdat vrouwelijke soosvogels gepaard kunnen zijn en dan gezamenlijk met hun partner strijd leveren om het bezit van een broedterritorium. Een werkelijk bevredigende verbinding tussen de in het voorafgaande behandelde strijd om territoria en de hierna te bespreken strijd om partners kan ik echter nog niet leggen.

### **Echtscheiding**

Als Scholeksters eieren of jongen verzorgen is het al snel duidelijk welke dieren een paar vormen. Ook vóór die tijd is het niet moeilijk de paarbandoor vast te stellen: man en vrouw copuleren regelmatig, foerageren in elkaars buurt, verdedigen gezamenlijk het territorium en rusten vaak op zeer korte afstand van elkaar. We spreken van echtscheiding als beide vogels van een broedpaar het volgende broedseizoen nog in leven zijn, maar geen paar meer vormen. De mogelijkheid van eenmaal gevestigde Scholeksters om via zo'n echtscheiding hun positie te verbeteren lijkt vooral beperkt door concurrentie met sexegenoten. Echtscheidingen zijn zeldzaam: in het overgrote deel van de gevallen zoeken de dieren na de winter hun oude partner in hun oude territorium op. Soms komt het voor dat een paar er niet in slaagt het territorium aan het begin van het seizoen te heroveren (in figuur 8a weergegeven als een paar dat zijn territorium verliest aan een buurpaar). Op Schiermonnikoog leidt dit uiteindelijk altijd tot scheiding, hoewel de dieren elkaar nog lang kunnen treffen in een eventueel voedselterritorium. Daarnaast gebeurt het soms dat één van de partners verdreven wordt uit het territorium, terwijl de ander achterblijft in het territorium en een paarbandoor vormt of mogelijk reeds gevormd heeft met



Figuur 8. Schematisch weergave van de verschillende manieren waarop echtscheidingen tot stand kunnen komen. (a) Een paar verliest zijn nestterritorium (acht gevallen). (b) Een mannelijke 'usurpator' verjaagt het mannetje (zeven gevallen). (c) Het mannetje laat zijn vrouw in de steek (één geval). (d) Een vrouwelijke 'usurpator' verjaagt het vrouwtje (tien gevallen). (e) Het vrouwtje laat haar man in de steek (zeven gevallen). *Scheme depicting the various ways in which divorces can come about. (a) A pair loses access to its nesting territory (eight cases). (b) A male usurpator evicts the male (seven). (c) The male deserts his female (one). (d) A female usurpator evicts the female (ten). (e) The female deserts her male (seven).*

de 'usurpator' (figuur 8b & d). Tenslotte kan één der partners naar een nieuw territorium verhuizen en zo de oude partner in de steek laten (figuur 8c, 8e). In zo'n geval bestaat het scheidende paar dus uit een 'kiezer' en een 'verliezer'. De duidelijkste kiezers zijn vrouwtjes die aanpappen met de buurman omdat de buurvrouw dood is (figuur 8e). Een analyse van een veel groter databestand van de langetermijn studie op het eiland Skokholm (Harris *et al.* 1987, Safriel *et al.* 1984) bevat aanwijzingen dat dieren die 'kiezen' voor een scheiding daar ook inderdaad 'beter' van worden. De bewijsvoering is echter gecompliceerd.

Hoewel de analyse van echtscheidingen nog op vele plaatsen mank gaat, zijn de resultaten duidelijk meer in overeenstemming met het idee dat de meeste Scholeksters bij elkaar blijven (*c.q.* niet scheiden) omdat er geen echte kansen zijn om hun positie zonder risico te verbeteren, dan dat echtscheidingen vooral optreden als blijkt dat de partners niet goed bij elkaar passen. Dat laatste idee, de zogenaamde onverenigbaarheids-hypothese is door het werk van Coulson (1966, 1972) erg in zwang geraakt, hoewel goede bewijzen ontbre-

ken. De op grond van het Scholekster-onderzoek opgeworpen betere-optie-hypothese zou getoetst kunnen worden door te kijken of wegvangen van één partner de kans op echtscheiding onder de buurparen verhoogt. In ieder geval is het zo dat er op Skokholm meer echtscheidingen voorkwamen als de mortaliteit in de voorafgaande winter hoog was geweest. Een hoge mortaliteit betekent dat er aan het begin van het seizoen veel territoria zijn met een eigenaar zonder partner; een mogelijkheid voor dieren uit nabijgelegen territoria om zonder kosten van partner te veranderen.

## Overspel

Buitenechtelijk gedrag is een zeer modieus terrein van onderzoek, wat ten dele samenhangt met de recente ontwikkeling van DNA-fingerprinting. Dat is een genetische techniek die het mogelijk maakt met een zeer grote mate van zekerheid de identiteit van beide genetische ouders vast te stellen (Burke 1989). Ondanks alle ophef in de landelijke pers dat Scholeksters dol zijn op overspel komt dit soort seksueel verkeer betrekkelijk weinig voor en dan nog vooral vroeg in het seizoen. Op een hoge uitzondering na bezondigen vrouwelijke Scholeksters zich rond de eileg vrijwel nooit aan overspel; een beeldend verslag van zo'n uitzondering wordt gegeven door Makkink (1936). Op grond hiervan verwachten we dat buitenechtelijke jongen zeldzaam zullen zijn. DNA-fingerprinting wees inderdaad uit dat van enkele tientallen kuikens er slechts één door de buurman was verwekt.

In de visie van Dik Heg en mijzelf zijn buitenechtelijk copulaties pogingen om betere partners te vinden. Dit is geen algemene gedachte. In de meeste studies wordt verondersteld dat mannetjes een zogenaamde gemengde strategie volgen (Trivers 1972). Copulaties met de eigen partner leiden tot nageslacht waar het mannetje meehelpt de jongen te verzorgen. Overspel resulteert in nakomelingschap zonder dat het mannetje een bijdrage in de ouderlijke zorg levert: een darwinistisch luilekkerland van gratis nakomelingen. Onze waarnemingen kloppen hier niet mee. Zo zijn mannetjes lang niet altijd bereid tot overspel. Integendeel, zelfs heftig lonkende vreemde vrouwen worden nog wel eens weggejaagd. Verder zijn het vaak de vrouwtjes en niet de mannetjes die het initiatief tot overspel nemen door naar een ander territorium te vliegen of te lopen en daar hun staart omhoog te steken.

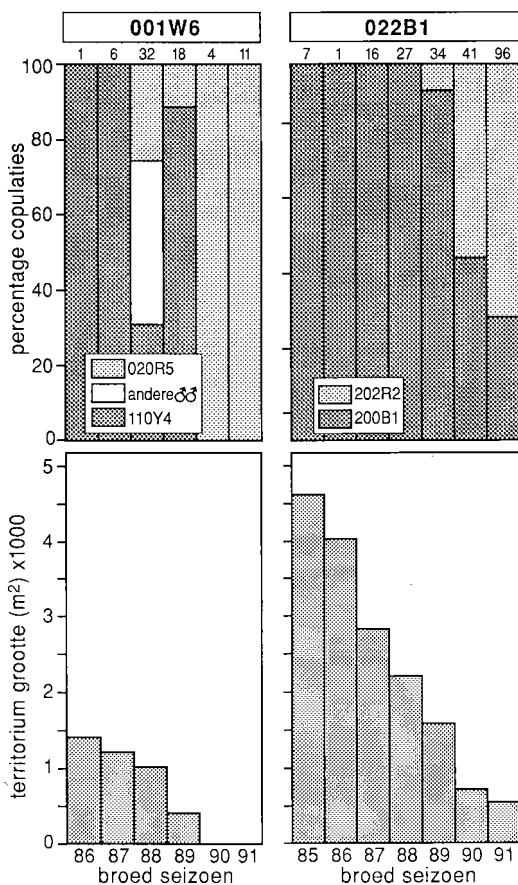
Twee in detail bestudeerde vrouwtjes laten zien hoe deze een aantal jaren achtereen overspel pleegden met dezelfde buurmannen (figuur 9). In één geval stapte het vrouwtje na twee jaar over naar de buurman (degeen van het buitenechtelijke jong, zie boven). In het andere geval hadden wij begin 1992 het vermoeden dat echtscheiding dat

jaar zou plaatsvinden, na drie jaar van steeds intensievere en openlijkere seksuele contacten. Gelukkig zijn de journalisten, die deze voorspelling in hun artikelen overnamen, niet teruggekomen om navraag te doen. In 1992 waren de seksuele contacten van het overspelige vrouwtje met de buurman zo mogelijk nog intensiever en openlijker dan daarvoor, maar tot een scheiding kwam het niet. Zelfs in 1993 kwam het niet tot de voorspelde scheiding, ook al bleek de buurvrouw gestorven. Mogelijk had de buurman dubbel spel gespeeld, want vanaf het begin van het seizoen was hij stevig gepaard met een nieuw vrouwtje. Buitenechtelijke copulaties zijn dat jaar niet meer waargenomen.

Beide in detail bestudeerde vrouwtjes hadden ook een zeer goede reden om van partner te willen veranderen: hun partner leek steeds minder goed in staat het territorium te verdedigen. Geheel in strijd met de algemene tendens namen deze vrouwtjes zelfs een groter deel van de verdediging van het territorium op zich dan de mannetjes. Desondanks werd het territorium steeds kleiner (figuur 9). Het op grond van deze observaties gevormde idee dat buitenechtelijk gedrag vooral het 'uittesten' van mogelijke nieuwe paarbanden betreft, verklaart ten dele waarom we geen verband vonden tussen het voorkomen van buitenechtelijke contacten en de kans op echtscheiding in het volgende seizoen. Daarnaast zijn onze gegevens over buitenechtelijke contacten per individu natuurlijk zeer incompleet. In het gunstigste geval zagen we een individu ongeveer 100 keer copuleren in een seizoen, terwijl onze schattingen uitwijzen dat individuen ongeveer 700 maal hebben gecopuleerd voordat het eerste ei is gelegd. Voor een compleet beeld zou men drie maanden lang een individu dag en nacht in het oog moeten houden en dat is zelfs voor een professionele voyeur wel wat veel. Desondanks sluiten onze bevindingen over overspel goed aan bij de bevindingen over echtscheiding. Beide suggereren een sterke concurrentie tussen sexe-genoten om partners, vermoedelijk van een hogere kwaliteit en/of met een beter territorium.

### Samenwerking bij de verdediging van het territorium

Er kan gezegd worden dat Scholeksters samenwerken bij de verdediging van het territorium als ze gezamenlijk een indringer verjagen of gezamenlijk een grensincident uitvechten met een buurpaar. Dit is zo'n normaal verschijnsel bij Scholeksters (zie voorplaat) dat het niet opvalt als iets bijzonders om over na te denken. Dat is jammer, want zoals ik al eerder aangaf krijg ik steeds meer het idee dat die samenwerking wel eens de hoeksteen van de scholekstersamenleving zou

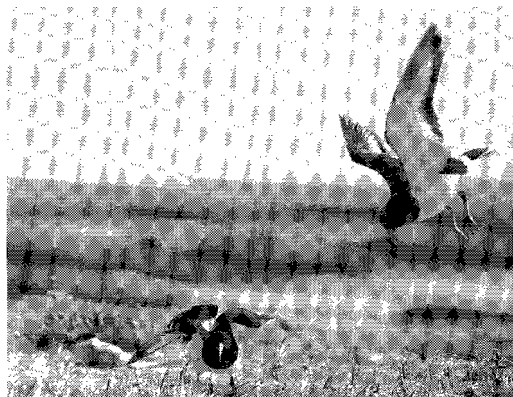
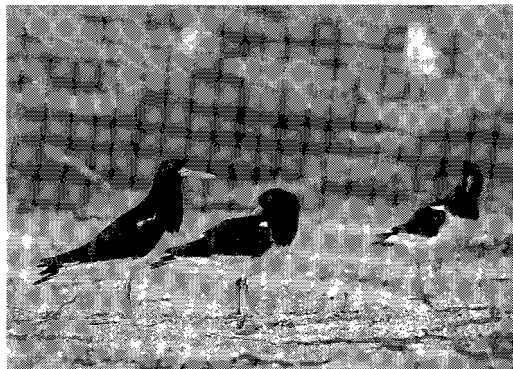


Figuur 9. Detailstudie van de twee overspelige vrouwelijke broedvogels 001W6 en 022B1. (a) Percentage copulaties tussen 001W6 en haar oude partner 110Y4 (donker) waarmee ze van 1986 tot 1989 broedde, het mannetje 020R5 (licht) met wie ze vanaf 1990 broedde en twee andere mannetjes (wit). (b) Percentage copulaties tussen 022B1 en haar partner 200B1 (donker) met wie ze van 1984 tot en met 1991 broedde en de buurman 202R2 (licht). (c) Grootte van het voedselterritorium van de oude partner van 001W6. (d) Grootte van het voedselterritorium van de oude partner van 022B1. De getallen boven (a) en (b) duiden op het aantal waargenomen copulaties. *Detailed study of the two adulterous female breeding birds 001W6 and 022B1. (a) Percentage of observed copulations of 001W6 that were with her old partner 110Y4 (shaded dark), with which she bred from 1986 to 1989, the male 020R5 (shaded light), with which she bred from 1990 onwards, and two other males (white). (b) Percentage of observed copulations of 022B1 and her partner 200B1 (shaded dark), with which she has bred from at least 1984 onwards, and with the neighbouring male 202R2 (shaded light). (c) Size of the feeding territory of the old partner of 001W6. (d) Size of the feeding territory of the old partner of 022B1. The numbers above (a) and (b) indicate the number of observed copulations.*

kunnen zijn, hoewel ik nog niet goed kan formuleren hoe die hoeksteen dan precies kan worden ingepast. De grote mate van territoriale agressie en de samenwerking daarbij hangen ongetwijfeld samen met de eerder beschreven schaarste aan terrein van hoge kwaliteit. Hoewel mannetjes duide-

lijk agressiever zijn en minder geneigd het territorium op te geven, is het opvallend hoe agressief de vrouwtjes zijn en hoe weinig onderscheid ze maken naar de sexe van indringers en concurrerende burenen. Alleen in geval van zeldzaam fysiek geweld vechten mannetjes aantoonbaar vaker met mannetjes en vrouwtjes met vrouwtjes. Toch komt het regelmatig voor dat mannetjes met vrouwtjes vechten. Hoewel het aannemelijk is dat de verdediging van het territorium efficiënter is als de partners samenwerken, is dit moeilijk aan te tonen. Dit hangt waarschijnlijk samen met het feit dat niet alle indringers over één kam geschoren mogen worden. Van soosvogel nummer één uit de lokale wachtrij zal een veel grotere dreiging uitgaan dan van een toevallig gelande indringer. Het is altijd weer opvallend hoe verschillend indringers behandeld kunnen worden. Zo kijkt de indringer in figuur 10a onderzoekend naar een ietwat ambivalent reagerend paartje territoriumeigenaren, terwijl de indringer in figuur 10b met moeite het vege lijf kan redden, achtervolgd door een territoriumeigenaar die een duikaanval uitvoert. Verder blijkt dat een territoriumeigenaar ook in zijn eentje nog wel opgewassen kan zijn tegen twee samenwerkende burenen, als de eigenaar in kwestie maar sterk en/of fanatiek genoeg is (figuur 11a, 11b). Als het aantal opponenten toeneemt, neemt de kans dat de partners samenwerken echter toe.

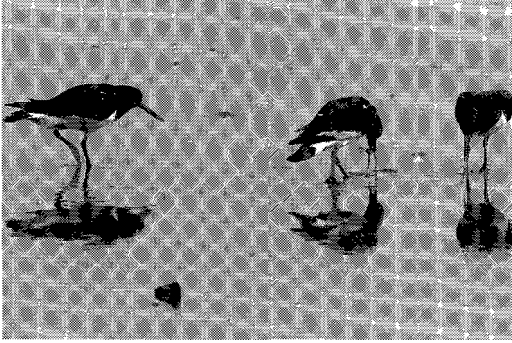
Is er nu een verband tussen samenwerking en het feit dat Scholeksters bijna altijd monogaam zijn, d.w.z. dat de meeste paartjes uit slechts één mannetje en één vrouwtje bestaan? Ik denk van wel. De grote symmetrie tussen de sexen zou daarbij wel eens een doorslaggevende rol kunnen spelen. Een mogelijk risico van het zoeken van een extra partner is dat de achterblijvende partner ophoudt met het territorium tegen indringers van ongelijke sexe te verdedigen. Als gevolg daarvan zou de overspelige partner zijn oude partner en zijn territorium kunnen verliezen, in plaats van een tweede paarband bewerkstelligen. Het lijkt dus de moeite waard om de regels die individuele Scholeksters hanteren om al of niet samen te werken bij de verdediging van het territorium in meer detail te onderzoeken. Waarom assisteert een dier zijn partner in het ene geval wel en in het andere geval niet? Er zullen zeker meer factoren een rol spelen dan alleen de paarband. Zo weten we dat de samenwerking sterk afneemt als er een nest is dat bebroed moet worden (figuur 12). Dat de broedende partner soms toch nog wel eens van zijn nest springt om zijn of haar maat te ondersteunen, suggereert dat de gevolgen van niet helpen in zo'n geval wel heel ernstig moeten zijn. Er is wel waargenomen dat een Kauwtje *Corvus monedula* zijn kans schoon zag om ondertussen een ei te roven.



Figuur 10. De reactie van Scholeksters op indringers is uitermate variabel. (a) De beide territorium-eigenaren nemen ambivalente dreighoudingen aan tegenover de alert kijkende indringer uiterst rechts op de foto (Jan van de Kam). (b) Indringers waarvan een grote dreiging uitgaat worden met duikvluchten en langdurige jaagpartijen achterna gezeten (Jan van de Kam). *The reaction of Oystercatchers towards intruders is extremely variable. (a) Both territory owners adopt ambivalent threat postures towards the alert intruder on the far right. (b) Intruders that pose a great threat to the territory are viciously attacked and subsequently chased in flight for considerable periods of time.*

## Slotwoord

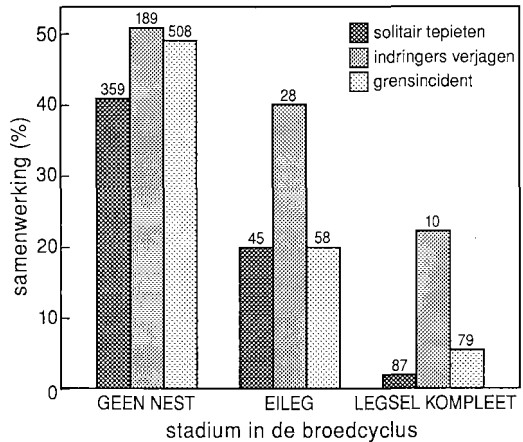
In zijn monumentale werk *Sociobiology, the new synthesis* maakt E. O. Wilson (1975) ook een overzicht van sociale systemen van verschillende complexiteit. Vogels, zoals Scholeksters, waarbij monogame paren elk hun eigen territorium verdedigen, zijn in dat schema zo'n beetje het simpelste van het simpelste. Je krijgt bijna het idee dat Wilson er nog even over gedacht heeft zulke vogels maar helemaal niet op te nemen omdat het woord "maatschappij" wel erg overdreven zou klinken. Hoe simpel de sociale ordening op het eerste gezicht ook lijkt, als je maar lang en goed genoeg blijft kijken, blijken de sociale relaties uiterst complex. Dat komt omdat carrière-beslissingen waarschijnlijk altijd afhangen van de lokale condities. Scholeksters hebben net als mensen meestal meer last of plezier van de burenen, dan van naar



Figuur 11. Een territoriumeigenaar jaagt middels een uitval een tepietend buurpaar een eindje terug; let op de plaats van de markering in foto a en b (Jan van de Kam). A single territory owner induces the retreat of a piping pair of neighbours through a dash; note the position of the marker in the two pictures.

elders vertrokken bekenden. De variatie in condities is de oorzaak van de variatie in carrière-beslissingen. Elk individu zit gevangen in een netwerk van lokale sociale relaties en om de carrière-beslissingen van een individu te kunnen voorspellen zou men voor dat individu de specifieke condities en relaties tot in detail moeten kennen; geen geringe opgave. Toch durf ik de hoop uit te spreken dat de hier gepresenteerde resultaten en gedachten een goede basis vormen om de sociale organisatie en het (a)sociale gedrag van de Scholekster verder te ontrafelen.

Eerlijk gezegd zou ik wel een beetje teleurgesteld zijn als mijn onderzoek vooral als een goede basis voor verder onderzoek aan alleen Scholeksters werd gezien. Zo zijn er meer overeenkomsten dan verschillen met langlevende zeevogels, waarvan sommige populaties al heel lang bestudeerd worden (mooie samenvatting in Wooller *et al.* 1992). Voor Scholeksters is het voorlopige record 15 jaar voor de studie op Skokholm. Jan Hulscher zal in ieder geval tot 1997 moeten doorgaan op Schiermonnikoog om dat record te evenaren. Dat lijkt hij, gesteund door Dik Heg, gelukkig vast van plan. Toch is het nog ver verwijderd van stu-



Figuur 12. Kans dat mannetje en vrouwtje samenwerken tijdens agressie als beide in het territorium zijn bij drie verschillende typen interacties (waarschuwend tepieten, het verjagen van indringers en het houden van grensincidenten met de buurparen) en uitgesplitst voor het stadium van de broedcyclus (voor de eileg, tijdens de eileg en als het legsel compleet is). *Probability of male and female cooperating during aggression when both are present in the territory, for three types of territory defence (piping towards distant targets, chasing intruders and border disputes with neighbouring pairs), and for three stages in the breeding cycle (before, and during egg-laying, and when the clutch is complete).*

dies die al 41 jaar (Noordse Stormvogels *Fulmarus glacialis*; Dunnet 1991) of zelfs al 45 jaar (Short-tailed Shearwater *Puffinus tenuirostris*; Bradley *et al.* 1991) lopen.

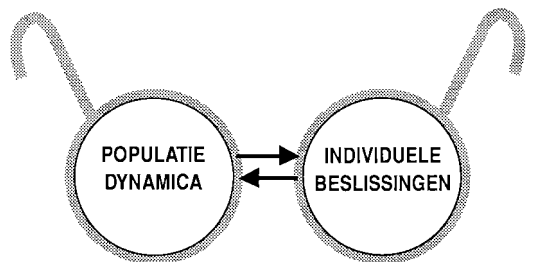
Een andere groep vogels waar de hier opgeworpen gedachten met succes kunnen worden toegepast zijn soorten waarbij de jonge dieren niet meteen tot broeden komen, maar eerst één of meer jaren de ouders helpen bij het grootbrengen van een volgende generatie jongen. Hier is het gedragsonderzoek van zeer hoge kwaliteit en je zou kunnen zeggen dat deze groep onderzoekers de wachtrijhypothese min of meer hebben uitgevonden (Wiley & Rabenold 1984, Stacey & Ligon 1987). Het scholeksteronderzoek laat zien dat wachtrijen echter niet specifiek zijn voor soorten met helpers, zoals voornoemde onderzoekers een beetje lijken te denken. De reden dat jonge Scholeksters (en zeevogels trouwens ook) hun ouders niet helpen, is volgens mij dat ze kunnen overleven op plekken die niet geëxploiteerd kunnen worden door de broedvogels: de ver van de kust gelegen wadplaten (of zeeën in het geval van de zeevogels). Bij typische helpersoorten is dat niet zo en zijn alle terreinen die geschikt zijn om te overleven ook geschikt om te broeden en derhalve continu bezet (Woolfenden & Fitzpatrick 1984, Koenig & Mumme 1987). Dat maakt de jonge vogels tot de gevangene van het ouderterritorium. Om het ouderterritorium als uitvalsbasis te mogen gebruiken, zijn ze mogelijk verplicht de ouders te

helpen met het verzorgen van de volgende generatie jongen (Emlen 1991).

Wat mij betreft hoeft het niet bij vogels te blijven. Elk organisme dat sociale relaties met soortgenoten heeft is natuurlijk een gevangene van die relaties. De consequenties van al zijn keuzes, en daarmee de kosten en baten van die keuzes, worden bepaald door zijn sociale banden op het moment van de keuze. Wat dat betreft is het eigenlijk merkwaardig dat ik de titel "de sociale gevangene" nog nooit ben tegengekomen. Dat kan te maken hebben met mijn helaas minimale kennis van de sociologische literatuur. Omgekeerd hebben sociologen natuurlijk nauwelijks weet van de biologische literatuur. De belangrijke vraag is hoe de grote kloof tussen de menswetenschappen en de evolutiebiologie overbrugd kan worden. De sociobiologen hebben gefaald, omdat ze zich veel te agressief hebben opgesteld in hun discussies met de sociale wetenschappers. Een meer bescheiden houding zou op zijn plaats zijn geweest, gezien het feit dat de sociobiologen ook hun gebreken hadden. Zo hebben ze veel te weinig oog gehad voor het belang en de complexiteit van fenotypische plasticiteit: het gegeven dat dieren die genetisch identiek zijn zich totaal anders kunnen ontwikkelen afhankelijk van de opgroeiomstandigheden. Dit onderzoek maakt aannemelijk dat ook de sociale omstandigheden bij het opgroeien meetellen. Het zou mij niets verbazen als er op de kwelder van Schiermonnikoog helemaal niets zou veranderen als alle Scholeksters genetisch volkomen identiek zouden zijn. Het feit blijft dat de Scholeksters zich over de ruimte zullen moeten verdelen en dat de variatie in die ruimte in combinatie met de eisen die de Scholeksters aan die ruimte stellen onontkoombaar tot territoria van verschillende kwaliteit leidt. En dat is maar één van de vele mogelijke bronnen van variatie. Geen enkele Scholekster zal onder exact dezelfde condities carrière maken. Op grond van het principe van individuele optimalisatie verwachten we dat elk individu steeds de voor zijn specifieke condities beste beslissing neemt. Een Scholekster neemt in de loop van zijn leven niet één, maar een hele serie carrière-beslissingen en ons begrip daarvan is summier. Er is nog een lange weg te gaan voor we de maatschappij van de Scholekster volledig doorgronden. Wat dat betreft is enige bescheidenheid dus wel gepast. In plaats van een agressieve campagne is een sluipende erosie van het geloof dat mensen uniek zijn misschien effectiever om de sociale wetenschappers te overtuigen dat biologen iets te bieden heeft. Zo bezien levert elke krantekop dat niets menselijks de Scholekster vreemd is nog een bijdrage.

Omgekeerd heeft de sociologie mogelijk iets te bieden als het gaat om de oplossing van een fundamenteel probleem waar ik door mijn onderzoek

tegenop ben gelopen. Ik heb in het bovenstaande steeds aangenomen dat carrière-beslissingen afgestemd zijn op de heersende sociale orde. Zo ben ik bij de berekeningen aan de wachtrijhypothese er van uit gegaan dat de heersende sociale orde vaststond, oftewel dat het aantal hokker- en wipperteritoria niet kon veranderen. Dat betekent dat ik het probleem maar voor de helft heb opgelost, aangezien die heersende sociale orde niets anders is dan een optelsom van alle individuele carrière-beslissingen. Een werkelijk bevredigende verklaring vereist dat tegelijkertijd de effecten van de maatschappij (of populatie) op het gedrag van de individuen en de gevolgen van het gedrag van de individuen voor de maatschappij in ogenschouw worden genomen (figuur 13). Elke maatschappijhervormer die zichzelf serieus neemt, zal tegen dit probleem op lopen. Om de maatschappij te veranderen, moeten de individuen hun gedrag veranderen. Echter, de individuen zullen hun gedrag pas veranderen als dat loont, d.w.z. als de maatschappij veranderd is. Wiley (1981), die als één van de eersten dit probleem aan de orde heeft gesteld, gelooft niet dat het sociologisch gedachtengoed veel uitkomst biedt door de nadruk op de normen en waarden die groepen mensen met elkaar gemeen zouden hebben. Die normen en waarden worden door middel van introspectie of verbale interacties vastgesteld. Het is duidelijk dat voor onderzoek aan de Scholekster dergelijke technieken niet in aanmerking komen. Of de sociologie echt niets te bieden heeft kan ik niet zeggen. Interessant is de vraag die Charles Vlek (1993), hoogleraar in de cognitieve sociale psychologie, zich stelt: "how did (human) society get to the point where it now endangers its own natural living conditions and diminishes or destroys a multitude of nonhuman species?". En daarmee zijn we terug bij het gezegde aan het begin van dit verhaal dat zelfkennis het begin van alle wijsheid is. Wijsheid die we niet zo erg lang meer kunnen missen.



Figuur 13. De conceptuele bril die gedragsbiologen en populatiebiologen op zouden moeten zetten om nader tot elkaar te komen, aangezien de populatie-dynamica van een soort onlosmakelijk verbonden is met het gedrag van de individuen. *The conceptual glasses that behavioural biologists and population biologists should put on their noses to achieve the necessary synthesis between population biology and behavioural biology.*

*Dankwoord* Onderzoek zoals dit is alleen mogelijk met een team van onderzoekers en ondersteunende instanties. Het zou voor dit artikel te ver voeren iedereen te noemen, daarvoor verwijs ik naar het dankwoord in mijn dissertatie. Ik maak alleen een uitzondering voor Anneke Dekker, zonder wier opofferingsgezindheid ik mijn dissertatie mogelijk nooit voltooid had. Dick Visser maakte de tekeningen. Jan van de Kam gaf toestemming zijn mooie foto's te gebruiken. M. Dekker-Woltjer hielp met het begrijpelijk maken van de tekst. Tot slot hoop ik dat, wanneer ik net als G. F. Makkink de leeftijd van 85 jaar mocht halen, ik het dan net zo druk zal hebben als deze nestor van het onderzoek aan de Scholekster. Na mijn verzoek om commentaar op een eerdere versie van dit stuk vroeg hij me een paar dagen respijt, ook al gaf hij het stuk voorrang. Kort daarop ontving ik acht kantjes tekst met maar liefst 54 uiterst helder geformuleerde punten van kritiek.

## Summary

In this paper it is attempted to summarize major findings and insights gained during a seven year study of the social behaviour of the Oystercatcher (Ens 1992). My study has concentrated on the career decisions, which relate to access to scarce resources vital for reproduction and survival, to be distinguished from reproductive decisions, which deal with the various ways these resources may be allocated. Costs and benefits of career decisions are measured in terms of expected number of chicks fledged over a lifetime, and are strongly influenced by the intensity of social competition.

Establishment of a territory stands out as the major career decision in the life of an Oystercatcher. Competition for space of high quality is intense and only few Oystercatchers settle in high quality territories. That so many Oystercatchers settle in territories of poor quality is probably due to the large number of nonbreeders queuing for territories of high quality. Thus, prospecting nonbreeders are faced with a dilemma: settling immediately in a territory of poor quality, or waiting a long time for a high quality territory with the associated loss of potential breeding years and the risk of premature death. Queues arise because dominance relationships are site-dependent.

Formation of the pair bond is treated as a second career decision, though the observation that male and female cooperate in territorial defence suggests this is not justified. Divorces are rare but may occur when one of the partners has the option to switch to a mate of higher quality at low cost, for instance when a neighbouring rival has died in winter. Extra-pair copulations, where a male or a female copulates with a bird other than its mate, are interpreted as attempts to locate available mates of higher quality.

The general insight to emerge from the study is that individual Oystercatchers should be thought of as prisoners of their historically acquired local social relationships. Though the birds are physically free to move, the costs of moving territory or changing partner (i.e., the costs of establishing new social relationships and foregoing the benefits of the current social order) will usually not outweigh the benefits associated with the new social position. Fundamental as this insight may be, the problem is only partly solved, as my theorizing did not

include the reverse effects of behaviour on the society of the Oystercatcher. Yet, I am convinced that in order to understand how populations are linked to their resource base, it is necessary that both population biologists and behavioural biologists become more fully aware of the two-way links between a society (i.e., a population the social organisation of which is not ignored) and the social behaviour of the individuals comprising it (fig. 13). All animals that build up social relationships will become prisoners of those relationships.

## Literatuur

- Bradley J. S., Skira I. J. & Wooller R. D. 1991. A long-term study of Short-tailed Shearwaters *Puffinus tenuirostris* on Fisher Island, Australia. *Ibis* 133: 55-61.
- BURKE T. 1989. DNA fingerprinting and other methods for the study of mating success. *Trends in Ecol. and Evol.* 4: 139-144.
- CLUTTON-BROCK T. H. (ed.) 1988. *Reproductive Success: Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems*. The University of Chicago Press, Chicago.
- COULSON J. C. 1966. The influence of the pair-bond and age on the breeding biology of the Kittiwake gull *Rissa tridactyla*. *J. Anim. Ecol.* 35: 269-279.
- 1972. The significance of the pair-bond in the Kittiwake. *In Proceedings of the XVth International Ornithological Congress*, p. 424-433. Brill, Leiden.
- DAAN S., DIJKSTRA C., & TINBERGEN J. M. 1990. Family planning in the Kestrel (*Falco tinnunculus*): The ultimate control of covariance of laying date and clutch size. *Behaviour* 114: 83-116.
- DAVIES N. B. 1991. Mating systems. *In J. R. KREBS & N. B. DAVIES* (eds.), *Behavioural Ecology: an evolutionary approach*, derde editie, p. 263-294. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- DRENT R. H. & DAAN S. 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68: 225-252.
- DUNNET G. M. 1991. Population studies of the Fulmar on Eynhallow, Orkney Islands. *Ibis* 133: 24-27.
- EMLEN S. T. 1991. Evolution of cooperative breeding in birds and mammals. *In J. R. KREBS & N. B. DAVIES* (eds.), *Behavioural Ecology: an evolutionary approach*, derde editie, p. 301-337. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- ENS B. J. 1992. The social prisoner: causes of natural variation in reproductive success of the Oystercatcher. *Dissertatie Rijksuniversiteit Groningen*.
- FRETWELL S. D. 1972. Populations in a seasonal environment. Princeton Univ. Press, Princeton.
- HARRIS M. P., SAFRIEL U. N., BROOKE M. DE L., BRITTON C. K. 1987. The pair bond and divorce among Oystercatchers *Haematopus ostralegus* on Skokholm Island, Wales. *Ibis* 129: 45-57.
- HULSCHER J. B. 1989. Mortality and survival of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* during severe winter conditions. *Limosa* 62: 177-181.
- KOENIG W. D., & MUMME R. L. 1987. Population ecology of the cooperatively breeding Acorn Woodpecker. *Monographs in population biology* 24. Princeton University Press, Princeton.
- LESSELLS C. M. 1991. The evolution of life histories. *In*

- J. R. KREBS & N. B. DAVIES (eds.), Behavioural Ecology, an evolutionary approach, derde editie, p. 32-68. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- MAKKINK G. F. 1936. Er waren eens .... vier Scholeksters. *De Levende Natuur* 41, 55-61.
- 1942. Contribution to the knowledge of the behaviour of the Oystercatcher (*Haematopus ostralegus* L.). *Ardea* 31: 23-74.
- MAYNARD SMITH J. 1982. Evolution and the Theory of Games. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- NEWTON I. (ed.) 1989. Lifetime Reproduction in Birds. Academic Press, London.
- SAFRIEL U. N., HARRIS M. P., BROOKE M. DE L. & BRITTON C. K. 1984. Survival of breeding Oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *J. Anim. Ecol.* 53: 867-877.
- STACEY P. B. & LIGON J. D. 1987. Territory quality and dispersal options in the Acorn Woodpecker and a challenge to the habitat saturation model of cooperative breeding. *Am. Nat.* 130: 654-676.
- TINBERGEN J. M. & DAAN S. 1990. Family planning in the Great Tit (*Parus major*): optimal clutch size as integration of parent and offspring fitness. *Behaviour* 114: 161-190.
- TRIVERS R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. In B. CAMPBELL (ed.), Sexual selection and the descent of man, p. 136-179. Aldine, Chicago.
- VLEK C. 1993. Social-behavioural versus technical solutions to global environmental change. *Change (Research and Policy Newsletter on global change from the Netherlands)* 15: 7-9.
- WILEY R. H. 1981. Social structure and individual ontogenies: problems of description, mechanism, and evolution. In P. P. G. BATESON & P. H. KLOPFER (eds.), *Perspectives in Ethology*, Volume 4, p. 261-293. Plenum, New York.
- WILEY R. H. & RABENOLD K. N. 1984. The evolution of cooperative breeding by delayed reciprocity and queuing for favorable positions. *Evolution* 38: 609-621.
- WILSON E. O. 1975. Sociobiology: the New Synthesis. Cambridge Univ. Press, Cambridge, Mass.
- WOOLFENDEN G. E. & FITZPATRICK J. W. 1984. The Florida Scrub Jay: demography of a cooperative-breeding bird. *Monographs in Population Biology* 20. Princeton Univ. Press, Princeton.
- WOOLLER R. D., BRADLEY J. S. & CROXALL J. P. 1992. Long-term populations studies of seabirds. *Trends in Ecol. and Evol.* 7: 111-114.
- VAN ZOMEREN K. 1988. Een jaar in scherven. Arbeiderspers, Amsterdam.

---

*Bruno J. Ens, Zoölogisch Laboratorium, afdeling Dieroecologie, Rijksuniversiteit Groningen, Kerklaan 30, 9751 NN Haren & Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Postbus 167, 1790 AD Den Burg*

Aanvaard voor opname 25 januari 1994