

zicht op overtreding ervan vooralsnog doeltreffend is, is een tweede. Hoewel, aan de andere kant, zagen we tijdens onze vogeltellingen in de winter van 1972 door het Vlaamse land veel niet schuwe vogels en boven onze verwachting ook heel wat ander wild, zodat het daar met de uitoefening van de jacht toch wel mee lijkt te vallen. Was het in Frankrijk en niet te vergeten Italië maar alvast zover!

Aanstaande winter willen wij daar in het zuiden zelf eens poolshoogte gaan nemen als gast van onze landbouwer, wiens hart zo verpand is aan het welzijn van de levende sieraden, die men vogels noemt. Echter niet bepaald een plezierreisje vanwege de ergernis, die ongetwijfeld ruimschoots ons deel zal zijn bij het ter plaatse meemaken van het droeve lot van vele van onze vliegende vrienden.

Een kauwen-kolonie (vervolg)

A. RÖELL

(Zoölogisch Laboratorium R.U. Groningen)

In de vorige aflevering van De Levende Natuur is globaal de sociale structuur van een vrij levende kolonie Kauwen in Haren beschreven. Nu zal nader worden ingegaan op enige consequenties die deze sociale structuur heeft voor de wijze waarop individuen gebruik maken van de ruimte in en om de kolonie. Wat zijn eventueel de voor- en nadelen van een hoge rangpositie, bijvoorbeeld bij de nestkast-betutting en het bemachtigen van voedsel? Zulke vragen zijn gemakkelijker gesteld dan beantwoord, maar een eerste begin is gemaakt door te onderzoeken wat de Kauwen in een bepaalde keuze-situatie doen. Het grootste deel van de gegevens in de voorafgaande publikatie werd verzameld door het gedrag van de Kauwen rond één voerplaats te observeren. Hierdoor werden de Kauwen gedwongen zich in een situatie te begeven waar, naar kon worden verwacht, een overvloed aan agressieve interacties uit zou voortkomen. In plaats van één werden nu drie voerplaatsen aangeboden en is bekeken hoe de Kauwen zich over die voerplaatsen verdeelden. Deze voerplaatsen bestonden uit putjes in de grond, ± 5 cm diep, met

een doorsnede van 6 à 7 cm. De onderlinge afstand tussen de putjes bedroeg 10 m en ze bevonden zich op een grasveld onder de muren waaraan de nestkasten waren opgehangen. De waarnemingen werden verricht tussen januari en april 1972.

Bij een dergelijke keuze-situatie kunnen, in beginsel, drie factoren een rol spelen. Ten eerste kunnen de Kauwen zich bij hun keuze voor een bepaald putje laten leiden door een plaatsvoorkeur, ten tweede door een voorkeur zich sociaal aaneen te sluiten, d.w.z. telkens een bezet putje te kiezen, en ten derde kunnen de dominantie-relaties met reeds bij de putjes aanwezige dieren de keuze voor een bepaald putje beïnvloeden.

Alleen de acht paren die ten tijde van de keuze-proeven een nestkast bezaten, hebben in verschillende situaties voldoende keuzen gemaakt om met enige zekerheid uitspraken over hun gedrag te kunnen doen. Over de sporadische bezoekers kan nog weinig worden gezegd. Situaties waarbij de partner van het kiezende dier op een van de putjes aanwezig was, zijn in het volgende niet meegeteld. Deze situaties zullen later ter sprake

komen. Onder een keuze wordt verstaan het toevliegen en landen bij een putje. Meestal zaten de Kauwen vóór ze een keuze maakten op het dak van het Zoölogisch Laboratorium, vanwaar ze de toestand konden overzien.

De plaatsvoorkeur is vastgesteld aan de hand van de keuzen wanneer alle drie de putjes onbezet waren. Elf van de zestien Kauwen hadden een statistisch significante plaatsvoorkeur (Chi-kwadraat test $P < .05$). Op één na hadden de acht mannetjes een voorkeur voor hetzelfde putje. De plaatsvoorkeuren van de wijfjes waren min of meer gelijk over alle putjes verdeeld.

Rekening houdend met de plaatsvoorkeuren, uitgedrukt in percentages waarin putje 1, 2 of 3 werd gekozen wanneer alle drie onbezet waren, kan de vraag in hoeverre een neiging tot sociale aansluiting een rol speelt, worden beantwoord door te bekijken hoe de Kauwen kiezen wanneer slechts één putje is bezet. Alleen de situaties waarin meer dan vijfmaal door een bepaalde Kauw is gekozen, zijn in het volgende meegeteld. Er waren 8 regelmatig aanwezige en kiezende mannetjes en 3 putjes, waarvan één bezet. Dit levert 24 situaties op. Aan de hand van het bovengenoemde criterium, meer dan 5 keuzen, bleven er 19 situaties voor nadere analyse over. In 13 van deze situaties kozen de mannetjes het bezette putje vaker dan op grond van hun plaatsvoorkeur werd verwacht, in 3 situaties minder vaak en in 3 situaties even vaak (Sign-test $P < .01$). De neiging om een bezet putje te kiezen was bij de dominante mannetjes over het algemeen sterker dan bij de ondergeschiktere mannetjes.

In dezelfde situaties, één van de drie putjes bezet, gedroegen de wijfjes zich anders dan de mannetjes. Zij kozen in 12 situaties het bezette putje juist minder vaak dan werd verwacht, in 3 situaties kozen zij het bezette putje vaker en in 3 situaties kozen zij gelijk

aan hun plaatsvoorkeur (Sign-test $P < .01$).

Het aantal gegevens is nog vrij gering, maar er zijn geen aanwijzingen dat de sporadische bezoekers van de kolonie (voorzover geringd en dus individueel herkenbaar) zich anders gedroegen. Dat wil zeggen, de mannetjes kozen meestal het bezette putje en de wijfjes een onbezet putje.

De invloed van de rangplaats op de keuze

De vraag kan worden gesteld of het hierboven gevonden verschil in keuzen tussen de beide seksen afhankelijk is van de rang van de Kauw die bij het ene bezette putje foeraageert. Aangezien de wijfjes ondergeschikt zijn aan de mannetjes, is het mogelijk dat de wijfjes vaker dan de mannetjes een dominante Kauw aantreffen bij het bezette putje en daarom vaker kozen voor een onbezet putje. Inderdaad bleken de wijfjes in 53% van de keuzen bij het ene bezette putje een dominante Kauw aan te treffen en de mannetjes slechts in 15%. Vergelijkt men de keuzen van de mannetjes en de wijfjes in deze gevallen, dan blijkt er geen verschil tussen de seksen te bestaan: beide kozen dan meestal een onbezet putje. In die gevallen echter waarbij een ondergeschikte Kauw op het ene bezette putje werd aangetroffen, bleef het eerder geconstateerde verschil gehandhaafd: de wijfjes kozen ook dan veelal het onbezette putje, de mannetjes voegden zich meestal bij de ondergeschikte Kauw (Chi-kwadraat test $P < .005$).

Wellicht kan dit verschil als volgt worden uitgelegd. De wijfjes lopen een zo grote kans bij hun keuze een dominante Kauw te ontmoeten dat zij het zekere voor het onzekere nemen en vaak liever alleen foerageren. Voor de mannetjes loont het echter gebruik te maken van hun rang: waar een Kauw foeraageert is voedsel aanwezig en, als deze ondergeschikt is, bovendien bereikbaar.

Treedt er eenzelfde verschil op tussen de

seksen wanneer twee van de drie putjes bezet zijn?

Hoe kiezen in zo'n geval de mannetjes?

Ten eerste zijn de situaties bekeken waarin bij een van de putjes een dominante Kauw en bij een ander putje een ondergeschikte Kauw aanwezig was. In 11 situaties kozen de mannetjes het putje waar de ondergeschikte Kauw foerageerde vaker dan op grond van hun plaatsvoorkeur werd verwacht, in 2 situaties minder vaak en in 3 situaties even vaak als de verwachting (Sign-test $P < .01$). Het onbezette putje werd in slechts 1 van de 16 situaties vaker dan verwacht gekozen.

Ten tweede zijn de situaties geanalyseerd waarbij op beide putjes een ondergeschikte Kauw aanwezig was, van wie de een 1 of 2 en de ander 5 of meer rangplaatsen onder het kiezende mannetje stond. Voor een Sign-test waren de gegevens onvoldoende. Aangezien in alle situaties waarvan genoeg keuzen werden verzameld, het in rang dichterbij staande dier op putje 2 zat en het in rang verder afstaande dier op putje 1 of 3, en bovendien alle mannetjes die kozen een plaatsvoorkeur voor hetzelfde putje hadden (putje 2), heb ik hun plaatsvoorkeur gemiddeld. Met behulp van een Chi-kwadraat test is deze gemiddelde plaatsvoorkeur (de verwachte waarde) vergeleken met de waargenomen keuzen.¹⁾

Dit gaf het volgende resultaat.

Putje 2 bezet door —1 of —2:

waargenomen 27, verwacht 20.

Putje 1 of 3 bezet door —5 of lager:

waargenomen 3, verwacht 10.

(Chi-kwadraat = 7.3 $P < .01$).

Bij een keuze tussen twee ondergeschikte Kauwen kozen de mannetjes dus vaker dan op grond van hun plaatsvoorkeur werd verwacht de minst ondergeschikte van de twee. Het onbezette putje werd niet gekozen.

Voor de beantwoording van de vraag die hier logisch op volgt — wat doen de mannetjes wanneer zij kunnen kiezen tussen een Kauw die 1 of 2 rangplaatsen, en een Kauw die 5 of meer rangplaatsen boven hen staat — ontbreken tot nu toe helaas de gegevens.

Hoe kiezen de wijfjes wanneer een van de putjes bezet is door een dominante en een ander putje door een ondergeschikte Kauw? Aangezien ik geen lineaire rangorde tussen de wijfjes heb kunnen vinden en bovendien het aantal waargenomen keuzen van de wijfjes vrij gering was, bleven alleen de volgende situaties voor nadere analyse bruikbaar: een van de putjes is bezet door een mannetje en een ander putje door een wijfje. Alle mannetjes beschouw ik eenvoudigheidshalve als dominant en alle wijfjes als gelijkwaardig in rang. In 6 situaties kozen de wijfjes het putje waar een wijfje foerageerde vaker dan op grond van hun plaatsvoorkeur werd verwacht, in 1 situatie het putje waar een mannetje zat en in 4 situaties het onbezette putje.

Hieruit blijkt nogmaals dat de wijfjes, evenals de mannetjes, in bepaalde keuze-situaties die plaatsen mijden waar een dominante Kauw aanwezig is. Bovendien treedt ook nu weer het eerder gevonden verschil tussen de seksen enigszins op: de wijfjes kiezen, in tegenstelling tot de mannetjes, in vele gevallen zelfs niet de plaats waar een ondergeschikte Kauw foerageert. Slechts één wijfje ging in één bepaalde situatie vaker dan verwacht naar een putje waar een mannetje aanwezig was. Dit wijfje was de partner van het top-mannetje. Zij won vrij geregeld van de laag-

¹⁾ De plaatsvoorkeur van de mannetjes is uitgedrukt in de percentages waarin elk der putjes, wanneer ze onbezet waren, door de 8 mannetjes werd gekozen. Van de waargenomen keuzen in de situatie dat putje 2 bezet was door —1 of —2, en putje 1 of 3 door —5 of lager, is ditzelfde percentage genomen, en beschouwd als de verwachte waarde.

ste mannetjes in de rangorde, ook bij afwezigheid van haar partner.

De invloed van de partner op de keuze

Wanneer hun partner een van de putjes bezette en beide andere onbezet waren, gingen de mannetjes telkens naar dat ene bezette putje, de wijfjes daarentegen kozen in alle 6 de situaties waarin alleen haar partner een putje bezette, dit putje minder vaak dan op grond van plaatsvoorkeur werd verwacht. Waren alle putjes bezet, waarvan een door haar partner, dan was er bij de wijfjes over het algemeen een neiging om naar haar partner te gaan. Indien mogelijk meden de gepaarde wijfjes in deze proefopstelling dus zelfs haar partner. Maar zij verkozen hem wel boven een andere Kauw. In het laatste geval aten beide partners vaak tegelijkertijd uit hetzelfde putje, hetgeen tussen niet-partners niet voorkwam. Desondanks was ook binnen het paar het wijfje duidelijk ondergeschikt aan het mannetje en moest zij geregeld uitvallen van de kant van haar partner ontwijken. Wanneer zij echter bij een ander putje foerageerde dan haar partner en daar door een Kauw werd aangevallen, schoot haar partner haar vaak te hulp. Het omgekeerde, een wijfje dat haar voerplaats verliet om haar partner te helpen, is door mij niet waargenomen.

Slotopmerkingen

Hoewel de waarnemingen al enig inzicht geven in de sociale organisatie van de Kauwen, wil ik, liever dan waarschijnlijk voorbarige conclusies te trekken, enige vragen die zich op grond van het voorgaande voordoen, proberen te formuleren.

Waarom leven Kauwen eigenlijk in kolonies? Mogelijk is in vele gevallen de kolonie simpelweg het gevolg van het feit dat de Kauwen op een hoop worden gedrongen doordat geschikte nestgelegenheden nu eenmaal vlak

op elkaar liggen, zoals bijvoorbeeld in kerktorens. In hoeverre de Kauwen, ook wanneer ze daartoe niet door de omstandigheden worden gedwongen, een voorkeur hebben om in kolonies te broeden, wordt momenteel onderzocht. Er zijn twee groepen nestkasten opgehangen. De ene groep is over een vrij grote oppervlakte verspreid, de andere groep bestaat uit dicht bij elkaar opgehangen nestkasten. Nu maar afwachten welke kasten het eerst worden bezet en door wie. Voor het geval dat de Kauwen de kolonie-vorm prefereren, wat is daarvan dan het voordeel? Op welke wijze profiteren de leden van een kolonie van elkaars nabijheid? Voor Kapmeewen heeft Kruuk (2) aannemelijk gemaakt, dat de kolonie-vorm door het elkaar attenderen op naderend gevaar en door collectieve aanvallen op roofvijanden voordelen biedt. Voor de Kauwen zijn hiervoor ook wel enige aanwijzingen gevonden. Ten eerste heeft Lorenz, aan de lijve, de reactie van zijn Kauwen ondervonden toen hij met een zwarte zwembroek in de hand het kauwenverblijf binnenstapte. Blijkbaar beschouwden de Kauwen de zwembroek als een gevangen soortgenoot en was hun reactie erop gericht de „rover” te dwingen zijn prooi los te laten. Een dergelijke reactie, zonder daadwerkelijke aanvallen, heb ik alleen tijdens het broedseizoen, en in het bijzonder vlak na het uitvliegen van de jongen, bij de Kauwen kunnen opwekken. Wanneer ik een uit het nest gevallen jong te pakken probeerde te krijgen, cirkelde de gehele kolonie boven mijn hoofd en waren de alarmroepen niet van de lucht. Ook bij bezoeken aan kerktorens moest tijdens het broedseizoen voorzichtig te werk worden gegaan. Zodra een Kauw gealarmeerd van zijn nest vloog, was de gehele kolonie gewaarschuwd. Een andere mogelijkheid zou kunnen zijn dat de individuen van een kolonie van elkaar profiteren, doordat ze elkaar informatie verschaften,

fen omtrent de plaatsen waar voedsel voorhanden is. Juist bij Kauwen, die over verspreide en wisselende gebieden meestal in groepjes foerageren, lijkt dit een goede mogelijkheid, maar bewijzen hebben we nog niet.

Een tweede vraag die zich voordoet, is of de verschillen tussen de kolonie van Lorenz en die in Haren geheel te wijten zijn aan het feit dat de Kauwen van Lorenz in semi-gevangenschap leefden en de onze in vrijheid. Of is er ook bij in vrijheid levende Kauwen variatie in de sociale structuur in samenhang met de heersende omstandigheden, zoals de beschikbaarheid en wijze van verspreiding van voedsel en nestgelegenheid, de druk van roofvijanden, de dichtheid van de populatie, of eventuele plaatselijke „tradities?” Het zou van belang zijn hierover meer te weten te komen, omdat dit inzicht kan geven in de vraag hoe flexibel het sociale systeem is en op welke wijze het zich aanpast aan de heersende omstandigheden. Bijvoorbeeld zou onderzocht kunnen worden in hoeverre er bij de Kauwen werkelijk altijd sprake is van een plaats-ongebonden rangorde. In de kolonie in Haren is gevonden dat alleen op de nestkasten iedere bezitter heer en meester is, maar dat buiten de kolonie een rangorde heerst die onafhankelijk is van het feit of de groep zich op enkele of op honderden meters van de kolonie bevindt.

Bij andere soorten, zoals bijvoorbeeld de Korhoenders, is een plaats-gebonden rangorde gevonden. De hanen bezitten een territorium, waarbinnen de copulaties plaatsvinden (dit is een van de voornaamste functies van het bezit van een terrein). Andere hanen kunnen wel in zo'n territorium worden toegelaten en gezamenlijk met de bezitter foerageren, maar ze zijn dan altijd ondergeschikt aan de bezitter en worden gejaagd zodra ze vertoon beginnen te geven. Onder de bezitters van het complex hebben sommi-

ge hanen een hogere, andere een lagere rang. Hierbij bleek dat hoge rangplaatsen vaak worden ingenomen door hanen die vlak in de buurt zelf een territorium bezitten. De rang die een bepaald individu heeft in een groep foeragerende Korhanen, wisselt dus van plaats tot plaats, en deze verschillen hangen samen met de afstand tussen de plaats waar de rangorde wordt gemeten en de plaats waar ieder der leden van de groep zijn territorium heeft (1). Iets dergelijks is ook bij Koolmezen gevonden (P. J. Drent, *mond. meded.*). De vraag rijst of de plaats-ongebonden rangorde van de Kauwen een gevolg is van het feit dat niemand in een dicht opeen gepakte broedkolonie de kans krijgt zich ergens anders dan alleen op zijn nestkast een gebied te scheppen waar hij de status van alleenheerser heeft. Indien de nestgelegenheden verder uiteen zouden liggen, ontstaat er dan wel een plaats-gebonden rangorde? Of zou een plaats-ongebonden rangorde zich ook in een dergelijke situatie handhaven en zo ja, hoe kunnen we dat dan verklaren?

Een derde vraag is waarom de Kauwen er zo'n stabiele en voor wat de mannetjes betreft, strikte rangorde op na houden? Lorenz noemde als mogelijke functie, de hulp die dieren van hoge rang bieden aan de zwakkere dieren. Langs de weg van de rangorde zou een van de dieren van de kolonie, namelijk het top-mannetje in de rangorde, de leidersrol worden toebedeeld. De functie van de leidersrol is niet alleen gelegen in het ingrijpen ten gunste van zwakkere maar ook bv. in het bij elkaar houden van de leden van de kolonie, met name de jongen. Bij de kolonie in Haren is niets gebleken van deze vorm van altruïsme van hogere dieren ten aanzien van lagere, behalve de steun die de mannetjes hun partner geven. Een tweede mogelijkheid is, dat de rangorde waarin ieder der individuen een bepaalde positie

heeft waar hij zich min of meer bij neerlegt, een zekere rust en stabiliteit schept. Voor ieder der individuen is het gedrag van de ander tot op zekere hoogte voorspelbaar, waardoor iedereen (eventueel al naar gelang zijn sociale positie) de tijd en gelegenheid krijgt maximaal te profiteren van de beschikbare hoeveelheid nestplaatsen, voedsel e.d. Het is niet zo gemakkelijk aan te tonen dat deze veronderstelling juist is. Men zou hier toe ter vergelijking een kolonie zonder rangorde wensen. Wel is echter al gebleken, dat er binnen de kolonie een rangorde heerst die door middel van de etiquette der dreighoudingen wordt geuit en in stand gehouden. Nieuwkomers storen zich niet aan deze etiquette. Waarschijnlijk doordat hun gedrag voor de gevestigde dieren „onbegrijpelijk” is,

weten de nieuwkomers zich tijdelijk enig voordeel te verschaffen, althans ten aanzien van hun status zoals die in rangpositie tot uitdrukking komt. Op den duur passen ze zich echter aan de heersende etiquette aan. Wat hen hiertoe dwingt, is niet geheel duidelijk, maar de sterke toename in het begin van het aantal agressieve interacties tussen de nieuwkomers en de gevestigde mannetjes en de latere geleidelijke afname wijzen op een mogelijke functie van een vaste rangorde bij het onderdrukken van geweld. Immers de rangorde leidt tot het mijden van dominante dieren en derhalve tot het voorkomen van geweld. Het lijkt er dus op dat de rangorde inderdaad een zekere rust tot gevolg heeft in de kolonie. Dit waarschijnlijk ten voordele van alle leden daarvan.

Summary. Social behaviour and social organisation of color-banded colonial Jackdaws in Haren (Neth.) were studied from March 1971 until December 1972. The causation of some displays and the effects they had on the behaviour of an opponent at a feeding place were analysed roughly. The relations between individuals appeared to play an important role in the frequency and intensity of the exchange of displays and probably also in the effects of the display. It therefore seemed necessary to study the social structure of the colony more thoroughly as a first step towards a better understanding of the communication between individuals and the colonial system of the Jackdaws.

Apart from similarities some remarkable differences were found between the colony in Haren and a colony in Altenberg (Austria) studied by Lorenz.

Haren

1. Males only interfere to protect their mates.
2. All females are usually subordinate to all males. A female is subordinate even to her own mate, but she profits from his presence (and intervention in her conflicts with others).
3. No special behaviour towards strangers present.

Choice experiments in which food was offered at three spots close together showed that:

1. Females prefer to feed alone, while males prefer a spot where another Jackdaw is feeding, if the latter is inferior in rank.
2. Females prefer to feed with their mate only if all feeding places are occupied.
3. Males and females prefer a feeding place where a subordinate bird is feeding to a place where a dominant is feeding.
4. Males prefer a feeding place where a subordinate close in rank is feeding to one where a more subordinate bird is feeding.

Thus it appears that high rank for males and the pairbond with her mate for females are advantageous in a situation where the birds compete for food.

Some questions concerning the variability of the social structure and inter-individual relations are considered.

Altenberg

High ranking birds interfere in aggressive interactions, thereby protecting subordinates and young. Paired females are of equal rank as their mate.

Strange Jackdaws are collectively driven away.

Litteratuur:

1. Kruijt, de Vos, Bossema, 1972. The arena system of Black Grouse. (reprinted from) Proceedings of the XVth International Ornithological Congress, 399-423, E. J. Brill, Leiden.
2. Kruuk, H., 1964. Predators and Anti-Predator behaviour of the Black-Headed Gull (*Larus ridibundus* L.). Behaviour 10 (supplement).
3. Lorenz, K., 1951. Er redete mit dem Vieh, den Vögeln und den Fischen. Verlag Dr. G. Borotha-Schoeler, Wenen.
4. Lorenz, K., 1931. Beiträge zur Ethologie sozialer Corviden. In: Ueber tierisches und menschliches Verhalten (Band 1). R. Piper & Co. Verlag, München.

Een Bruinvis met luizen

J. H. STOCK

(Instituut voor Taxonomische Zoölogie, Universiteit van Amsterdam)

Aan het Zoölogisch Museum te Amsterdam werd onlangs een Bruinvis, *Phocoena phocoena* (Linnaeus, 1758), aangevoerd, gevangen tussen Petten en Callantsoog in de periode 24/31 augustus 1972. Het dier, een wijfje van 112 cm lang, zat vol met zogenaamde walvisluizen, witte, spinachtige vlokkreeftjes van de familie Cyamidae. De luizen

zaten vooral in oude, deels geheelde wonden van de Bruinvis, doch ook in de bek, in de geslachtsopening en in de oksels. De grootste exemplaren waren ongeveer 5 mm lang, maar er waren ook jonge luizen van 1 mm. In het totaal werden 101 luizen op die ene Bruinvis gevonden.

Determinatie aan de hand van de sleutel van

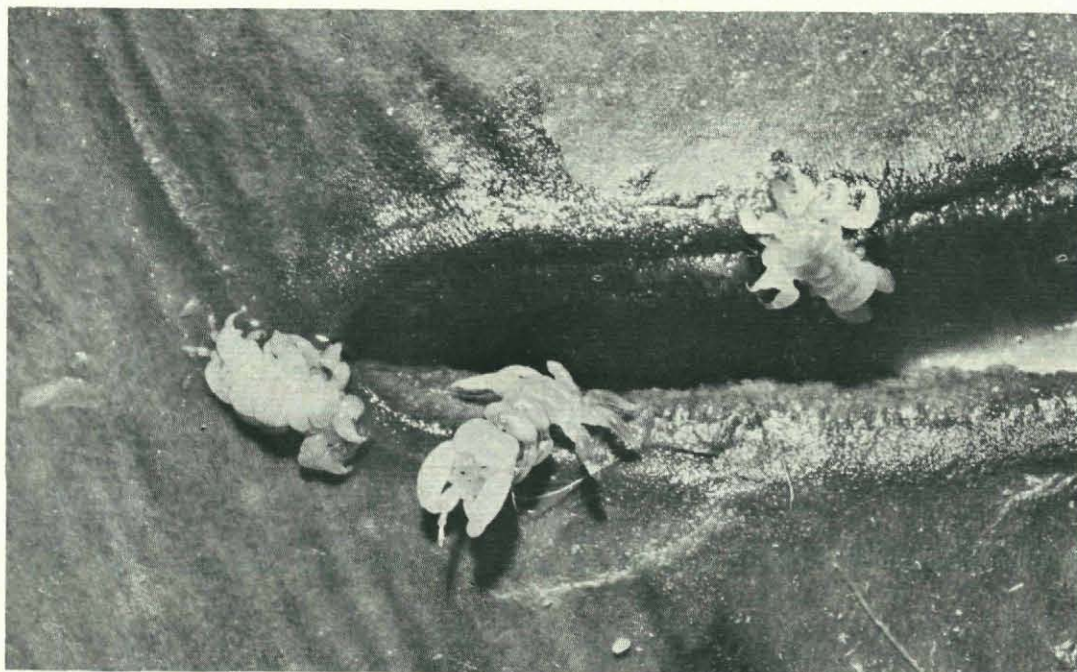


Fig. 1. Drie walvisluizen (*Isocyamus delphini*) bij een oude wond in de huid van een Bruinvis. Ware grootte van de parasieten ong. 5 mm. Foto L. A. van der Laan.