nina). Langs enkele greppels wordt Koningsvaren *(Osmunda regalis)* gevonden.
Bij de brug over de beek wordt een door een meidoornheg omgeven oude hoogstamboomgaard gevonden. Doordat deze boomgaard niet meer werd gemaaid, is er een ruderale vegetatie ontstaan, die tot het Zevenblad-verbond (Aegopodion podagrariae) moet worden gerekend.
Andere ruderale zoomvegetaties worden aangetroffen in enkele bosranden die tot de Associatie van Look-zonder-look en Dolle kervel (Alliario-Chaerophylletum temuli) behoren. Hierin komen o.a. voor Stinkende gouwe *(Chelidonium majus),* Dolle kervel *(Chaerophyllum temulum),* Akkerkool *(Lapsana communis),* Frans raaigras *(Arrhenatherum elatius)* en Look-zonder-look. Elders groeit nabij de bosrand massaal Groot springzaad.
Tot slot moet worden vermeld dat langs de steile beekoevers het zeldzame Kegelmos *(Conocephalum conicum)* groeit.

In het natuurmonument zijn in totaal 188 soorten hogere planten aangetroffen; dit is een hoog aantal, zeker voor een dergelijke kleine oppervlakte. Als bijzondere kwaliteit van het natuurmonument kan tenslotte worden vermeld dat er 35 oorspronkelijk inheemse houtsoorten groeien.

Litteratuur:

1. Westhoff, V. en H. de Miranda, 1938. Kotten, zoals de N.J.N. het zag.
2. Westhoff, V. en A. J. den Held, 1969. Plantengemeenschappen in Nederland. Zutphen.
3. Westeringh, W. van de, 1972. Landschap en landbouw in het Winterswijkse. Natuur en Landschap 26 (3): 233-246.
4. Lichthart, R. H. en H. Piek, 1976. Het Bönnink, Beheersrichtlijnen (intern rapport Natuurmonumenten). 's-Graveland.

Interspecifieke agressie en sociale organisatie bij onze inheemse Corviden

I. BOSSEMA, A. RÖELL, G. BAEYENS, H. ZEEVALKING, H. LEEVER
Zoölogisch Laboratorium, Haren (Gr.)

In ons land zijn Zwarte kraai, Roek, Kauw, Ekster en Vlaamse gaai standvogel. Deze kraaiachtigen komen het gehele jaar naast elkaar voor en men kan zich afvragen op welke wijze deze soorten aangepast zijn om zich naast elkaar te handhaven. Zoals bekend komen ze slechts ten dele in dezelfde habitat voor; in fig. 1 is aangegeven hoe de soorten over de verschillende habitats verdeeld zijn.
De Vlaamse gaai is een typische bosvogel die praktisch voor al zijn levensfuncties op een bosbiotoop is aangewezen. De Ekster is evenals de gaai in hoge mate aangepast aan het leven in een boomrijk milieu, maar gebruikt in tegenstelling tot de gaai ook het open veld. In het algemeen kan men zeggen dat de Ekster een voorkeur heeft voor randsituaties: de boszone levert nestelgelegenheid, dekking en een deel van het voedsel, terwijl de veldzone intensief gebruikt kan worden voor de voedselvergaring. Zwarte kraai, Roek en Kauw zijn voor hun voedselvoorziening praktisch geheel op het open veld

aangewezen. De eerste twee nestelen in bomen, de Kauw bouwt zijn nest meestal in holen. Zoals we straks zullen zien, bestaat er een grote overlap in voedselkeuze bij onze inheemse Corviden. Wat betreft de sociale organisatie bestaan er aanzienlijke verschillen; Zwarte kraai, Ekster en Vlaamse gaai zijn territoriaal in een vrij groot gebied en leven dientengevolge meer geïsoleerd van hun soortgenoten dan Roeken en Kauwen, die slechts de directe omgeving van hun nestplaatsen verdedigen, vaak in kolonies leven en bij voorkeur in groepsverband foerageren.

De laatste jaren is er in de litteratuur een levendige discussie gaande over de vraag waarom bepaalde soorten in groepsverband leven, terwijl andere een min of meer solitaire levenswijze hebben. Algemeen wordt aangenomen dat de sociale structuur een aanpassing is om de soms moeilijke levensomstandigheden in de soorteigen oecologische nis het hoofd te kunnen bieden. Factoren die hier een rol zouden kunnen spelen, zijn selectiedrukken uitgeoefend door roofvijanden, en verder de doeltreffende wijze waarop voedsel gevonden en gegeten kan worden (3; 11; 19). Bij ons onderzoek kregen we sterk de indruk dat een derde factor, en wel de aard en de gevolgen van interacties tussen naverwante soorten, een grote invloed uitoefent op het gedrag en de sociale structuur van elk der genoemde soorten. Hiermee zijn we aangekomen bij de kernvraag van dit artikel: Op welke wijze zijn onze inheemse Corviden aangepast om onderlinge competitie het hoofd te kunnen bieden?

De sociale organisatie binnen de soorten

Nu zal de lezer zich afvragen waardoor wij zo geïnteresseerd raakten in dit probleem. Dit laat zich als volgt verklaren. Na de bouw van het Zoölogisch Laboratorium gingen er Kauwen in de ventilatie-kokers van het aquariumhuis broeden. Geleidelijk aan werden er grote nestkasten aan de muren opgehangen en dientengevolge kwamen er steeds meer Kauwen broeden. De vogels werden gevangen en van kleurringen voorzien, waardoor individuele herkenning mogelijk werd. In De levende Natuur heeft Röell (16) al in grote lijnen beschreven hoe de sociale structuur van deze vrijlevende kolonie Kauwen in elkaar zit. Door verder onderzoek is nu het volgende beeld verkregen. In en rondom Haren treft men min of meer duidelijke subpopulaties aan. Deze eenheden komen voor op plaatsen waar geschikte gelegenheid tot nestelen aanwezig is. Binnen een subpopulatie vinden we een duidelijke rangorde, waarbij de volgende punten opvallen: 1. de mannetjes zijn dominant over de wijfjes, zowel binnen de strikt monogame paren als daarbuiten; 2. de wijfjes profiteren van de rangpositie van hun man, maar in afwezigheid van hun partner zijn ze toch ondergeschikt aan de mannetjes; 3. met hoge rangpositie van de mannetjes zijn positief gecorreleerd: leeftijd, aantal in bezit gehouden nestkasten en rangpositie van de wijfjes. Verder is gebleken dat binnen een subpopulatie twee categorieën dieren te onderscheiden zijn: de *blijvers* zijn broedparen die het gehele jaar door contact onderhouden met de nestkasten, terwijl de *zwervers* zich in het voorjaar een nestplaats veroveren om direct na de afwikkeling van de voortplanting weer te verdwijnen. De blijvers zijn altijd de meest ranghoge dieren. Na het vertrek van de zwervers vindt een herverdeling van de nestelgelegenheden plaats, waarbij de dieren sterk reageren op de kwaliteit van de nestkasten. In het voorjaar kan de aandrang van zich vestigende zwervers zo groot worden dat de blijvers weer een deel van hun nestkasten, meestal kwalitatief de slechtste, aan de zwervers moeten afstaan.

De Levende Natuur 79 (7-8):149-166 (1976)

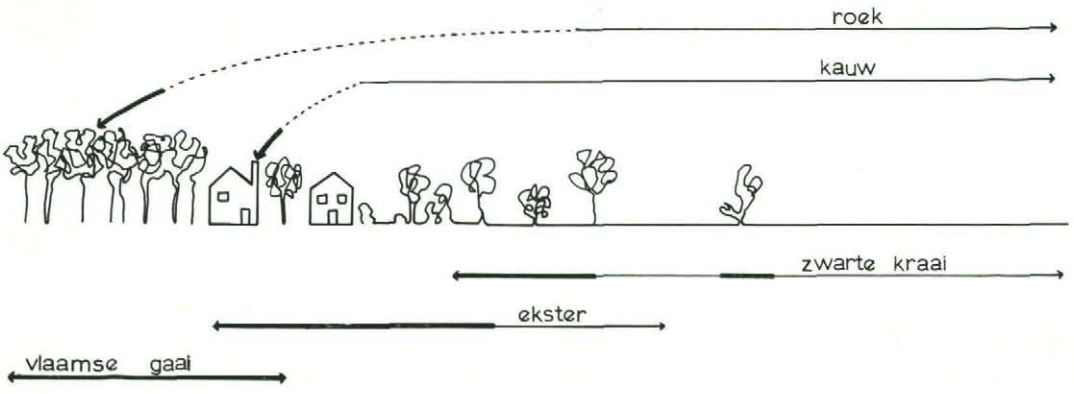


Fig. 1. *Schematische weergave van de habitat-keuze. De dunne lijn geeft aan waar gefoerageerd, de dikke lijn waar gefoerageerd en gebroed wordt.*

Kauwen foerageren in nauw groepsverband, waarbij vooral de blijvers uit een subpopulatie de neiging hebben om samen te foerageren. Bij proeven is gebleken dat overname van „kunstjes", zoals het vrijmaken van meelwormen uit kleiballetjes, alleen plaats vindt tussen Kauwen die tot dezelfde subpopulatie behoren.

Uit het bovenstaande volgt dat de groepsstructuur bij de Kauw nogal ingewikkeld is en de vraag rijst: waartoe dient deze structuur of met andere woorden onder invloed van welke selectie-drukken is deze structuur tot stand gekomen? Straks zal blijken dat we hier slechts duidelijkheid kunnen krijgen als ook de overige kraaiachtigen in de beschouwing worden opgenomen. Daarom nu eerst iets meer over Eksters, Roeken en Zwarte kraaien.

Rondom het Zoölogisch Laboratorium leven veel Eksters. Ook deze vogels zijn individueel herkenbaar aan pootringen en blonderingsmerken. In het gebied vindt men twee categorieën: de vaste broedparen, voor het merendeel adulte vogels, en verder de niet-gevestigde Eksters, meestal juveniele vogels, die (nog) niet aan de voortplanting deelnemen. De broedparen blijven in de regel jaar in jaar uit samen binnen eenzelfde gebied van gemiddeld ca. 5 ha en betrekken daaruit alles wat nodig is om zichzelf in stand te houden en tot een succesvolle voortplanting te komen. In het voorjaar blijken de bezitters van een broedgebied de exclusieve rechten, althans binnen de soort, binnen hun gebied tot gelding te kunnen brengen. Men kan hier dus spreken van een territoriaal systeem, waarbij elk paar dominant is binnen eigen gebied. In zomer en herfst neemt de intolerantie tegen soortgenoten af; dan kunnen rondzwervende juveniele Eksters zonder veel storing binnen de territoria van de vaste paren foerageren.

De rondzwervende Eksters houden zich, ten dele in groepsverband, het vaakst op in „niemandsland", d.w.z. in die terreinen waarop door geen enkel broedpaar aanspraak wordt gemaakt; dit zijn voornamelijk de relatief open landschapsdelen. In de loop van januari, februari en maart komen veel van deze vogels tot paarvorming. In deze periode vindt ook vestiging plaats, en wel op een van de volgende wijzen. Ze kunnen een paarband aangaan met een reeds gevestigde Ekster, die zelf zijn of haar partner verloor door dood of echtscheiding; op deze

wijze wordt een „hiaat" binnen een bestaand territorium opgevuld. Ook worden er nieuwe territoria gevestigd in het niemandsland, in vakante gebieden en tussen bestaande territoria in.

De Roek komt eveneens in deze omgeving voor. We zijn er nog niet aan toe gekomen om ook Roeken individueel herkenbaar te maken. Zoals reeds vermeld, zijn Roeken evenals Kauwen erg sociaal: ze nestelen dicht bij elkaar in hoog geboomte en foerageren in groepen. In vergelijking met de Kauw zijn de groepen bij Roeken tijdens het foerageren nogal open, met grotere afstanden tussen de vogels; bij Kauwen zijn de groepen hechter, de vogels blijven steeds op korte afstanden van elkaar en ze treden meer dan Roeken in een gesloten formatie op.

In en rond Haren treft men veel Zwarte kraaien aan. In het voorjaar van 1975 hebben we een begin gemaakt met het kleurringen van jonge kraaien. Het is ons gebleken dat in ons gebied het terrein, met inbegrip van grote delen van de bebouwde kom, opgedeeld is door territoriale paren. Elk paar heeft een gebied van 15 tot 50 ha, met een gemiddelde van 45 ha (zie fig. 2 voor verdere details). De verdediging van deze gebieden vindt het gehele jaar plaats (zie ook 20). In het territorium wordt het voedsel vergaard en vindt de afwikkeling van de voortplanting plaats. In het algemeen blijven de uitgevlogen jongen tot het begin van het nieuwe broedseizoen binnen het gebied van hun ouders. Evenals bij Eksters is een deel van de populatie niet gevestigd. Dit segment van de populatie trekt in groepen in het gebied rond. Binnen deze groepen vindt veelal paarvorming plaats, tussen de paren bestaan rangorde-relaties en Charles (geciteerd in 22) heeft in Schotland gevonden dat het meest dominante paar zich kan gaan vestigen in reeds bestaande territoria als hier beide of een der partners van een territoriaal paar

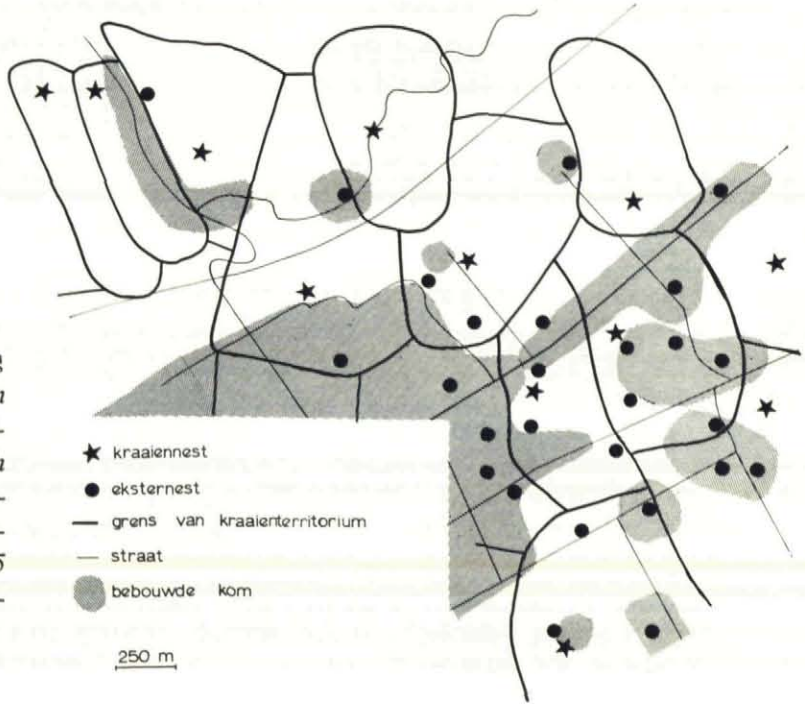


Fig. 2. *De verdeling van de territoria van Zwarte kraaien rondom het Zoölogisch Laboratorium te Haren. Alleen de bezette nesten van 1975 zijn in de figuur opgenomen.*

verdwijnt.

De territoriale verdediging is bij Zwarte kraaien zeer intensief. Dit ondervonden wij tijdens introductie van tamme Zwarte kraaien die door ons waren opgefokt. In open territoria werden deze vrijvliegende dieren in de regel ogenblikkelijk door de gevestigde paren opgemerkt en terstond uit de territoria verjaagd. Vooral het mannetje van een territoriaal paar is bij de verdediging betrokken en het wijfje geeft veelal pas steun als het optreden van het mannetje niet direct tot de uitdrijving van de indringers leidt. De uitgevlogen jongen doen niet mee aan de territoriale verdediging. Het is ons gebleken dat het gehele jaar door indringers verdreven worden; van enige tolerantie, ook ten opzichte van foeragerende indringers, is dus geen sprake. Anders wordt het als een grotere groep niet-gevestigde kraaien een territorium bezoekt. Dan proberen de adulte territorium-bezitters de indringers te verdrijven, maar bij grote aantallen blijkt effectieve verdediging niet meer mogelijk te zijn en in deze overmachtspositie moeten de indringers wel toegelaten worden.

Uit het bovenstaande is duidelijk dat de gevestigde paren al hun voedsel uit hun territorium *moeten* halen. Hiermee is in overeenstemming dat de Zwarte kraai een zeer brede voedselkeus heeft (7; 10): de soort eet regenwormen, spinnen, insekten, schelpdieren, vis, kikkers, eieren en jongen van vogels, muizen, jonge Konijnen en Hazen en verder allerlei dode dieren. Ook plantaardig materiaal, vooral granen, staat op het menu. Ongetwijfeld maakt deze brede voedselkeus het mogelijk dat de Zwarte kraai het gehele jaar door binnen een beperkt gebied aan de kost kan komen; het ziet er naar uit dat deze soort het zich niet kan permitteren om tijdens voedselopname al te kieskeurig te zijn. Ook de hoge drang tot voedsel-exploratie (4) staat hiermee in verband. Zwarte kraaien zijn bijkans voortdurend doende om naar voedsel te zoeken. Zij gaan hier ook mee door als ze ogenschijnlijk weinig honger hebben. Dit bleek duidelijk toen we in het veld voerplaatsen gingen aanleggen.. De territoriale kraaien aten van het voer, verstopten er wat van en gingen daarna weer onverdroten voort met voedsel-exploratie. Waarschijnlijk leidt dit gedrag er toe dat een kraaienfamilie binnen de grenzen van het territorium goed op de hoogte blijft van de momentane voedselsituatie; in moeilijke omstandigheden zoals bij sneeuwval en vorst, kan het geheugen goede diensten bewijzen. Bij wilde en tamme vrijlevende Zwarte kraaien hebben we gevonden dat verstopt voedsel tot minstens enkele dagen na verstoppen weer teruggevonden kan worden (zie ook 18). Dat het hierbij gaat om echt precies onthouden, bleek uit waarnemingen aan tamme kraaien. Als deze ten dele op de mens ingeprente dieren in de gaten kregen dat een van ons in de buurt van de verstop-plaatsen kwam, kwamen ze snel toe, vielen ons soms echt aan, gingen de „bedreigde" plaatsen inspecteren en namen dan vaak het voedsel op om het op andere plaatsen weer te verstoppen.

Het leven binnen een beperkt gebied vereist eveneens dat de Zwarte kraai aangepast moet zijn concurrentie om voedsel en geschikte nestelplaatsen met andere kraaiachtigen goed te kunnen doorstaan. In het navolgende zullen we nagaan hoe dit in zijn werk gaat.

Aard van de interspecifieke interacties

Allereerst bespreken we nu de interacties tussen Zwarte kraai en Kauw. Het gehele jaar door kan men geregeld in het veld een Zwarte kraai, soms luid roepend, een aanval zien uitvoeren op een groepje foeragerende Kauwen; in zulke gevallen gaan de Kauwen er meestal schielijk van door. Zelfs is wel gezien dat een kraai uit een familiegroep

vertrok om een Kauw, die op grote afstand van de kraaiengroep foerageerde, laagvliegend te benaderen en vervolgens met de poten te grijpen en enige tijd vast te houden. Kauwen reageren echter niet op elke Zwarte kraai in dezelfde mate. Voor een territoriaal mannetje nemen zij in de regel snel de benen, maar voor het wijfje en de jongen gaan zij vaak alleen maar een paar stapjes opzij. Het territoriale mannetje valt veel feller aan en in tegenstelling tot het wijfje en de jongen roept hij vaak wanneer hij komt aanvliegen. Ook achtervolgt hij Kauwen over veel grotere afstanden dan de rest van zijn familie. Zelfs wanneer het territoriale mannetje in een boom roept, gaan foeragerende Kauwen er vaak al vandoor.

Bij een territoriale familie, bestaande uit man, vrouw en 4 jongen, werden de volgende waarnemingen verricht. In november en december hebben we in het territorium van deze groep bijna dagelijks twee vaste voerplaatsen, op ca. 30 meter van elkaar, van gemengd graan en brood voorzien. Binnen enkele dagen kwamen zowel de leden van de genoemde kraaienfamilie als Kauwen, Roeken en Eksters op het voer. Op deze wijze hoopten we de sociale voorkeuren van de verschillende soorten te kunnen vaststellen. Hoe zouden de keuzen van de individuen van elk der soorten voor de ene of de andere voerplaats worden beïnvloed door de aanwezigheid van leden van de eigen of andere soort op een of beide voerplaatsen? Zo bleek o.a. dat de leden van de kraaienfamilie een voerplaats waar Kauwen waren, prefereerden boven een onbezette voerplaats (zie tabel 1).

De Kauwen daarentegen hadden geen voorkeur voor een der voerplaatsen als de ene onbezet was en bij de andere Zwarte kraaien zaten maar het territoriale mannetje afwezig was. Was de man wel aanwezig dan hadden de Kauwen een zeer sterke voorkeur voor de onbezette voerplaats.

Tabel 1. Benadering van de vaste voerplaatsen A en B door de leden van een familie Zwarte kraaien. Duidelijk blijkt dat als op A Kauwen foerageren kraaien de voorkeur hebben om naar deze voerplaatsen te gaan; als de Kauwen op B zitten gaan de kraaien naar deze voerplaats.

	A	B
Alleen Kauwen op A	28	3
Alleen Kauwen op B	0	9

Aangezien de Kauwen meestal eerder bij het voer neerstreken dan de Zwarte kraaien, wil dit zeggen dat de kraaien zich lieten leiden door de Kauwen in de keuze van de voerplaats. Dit ligt voor de hand; de kraaien zetten de Kauwen immers eenvoudig bij het voer weg. Voor Kauwen heeft het weinig zin om naar een voerplaats te gaan waar al kraaien zijn; ze komen er, vooral als het mannetje aanwezig is, domweg niet aan bod. Ook tijdens de vestiging van Kauwen kunnen Zwarte kraaien sterk ten nadele van Kauwen interfereren. Als in een territorium van Zwarte kraaien nestkasten worden opgehangen, jagen de adulte kraaien in de kasten geïnteresseerde Kauwen weg en we hebben sterk het vermoeden dat dit gedrag er toe leidt dat Kauwen er erg moeilijk of zelfs in het geheel niet tot vestiging komen (zie ook 20). Vermoedelijk vertonen Zwarte kraaien deze interspecifieke agressie om te voorkomen dat in de loop der tijd een groep Kauwen zich permanent binnen het territorium gaat vestigen. We vermoeden dat de functionele betekenis van dit gedrag de volgende is. Kauwen eten ten dele hetzelfde voedsel (bodeminsekten en granen) als Zwarte kraaien en foerageren, vooral in het voorjaar, intensiever in de directe omgeving van de kolonie dan verder weg. Toelaten dat Kauwen zich vestigen, zou betekenen dat een territoriaal paar het gehele jaar door een groepje regelmatige meeëters in het territorium zou

hebben en dit zou voor de Zwarte kraai wel eens nadelig kunnen zijn.
Zwarte kraaien en Eksters treden eveneens in competitie, zowel bij het voedsel zoeken als in de nestelsituatie. Vooral in de overgangsstroken tussen de, in ons gebied rijk van bomen voorziene, bebouwde kom en de meer open terreinen (akkers en weilanden, schaars omzoomd door houtwallen en afzonderlijk staande bomen) vinden ontmoetingen tussen kraaien en Eksters geregeld plaats. Wanneer men zelf een voerplaats aanlegt, komt het tot veelvuldige agressieve interacties; dan geldt altijd dat één adulte kraai dominant is over één adulte of juveniele Ekster. In de meeste gevallen wijkt de Ekster al voordat echt lichaamscontact heeft plaatsgevonden. De aanvalsneiging van territoriale kraaien tegenover Eksters is in het voorjaar veel sterker dan in andere seizoenen. Een bepaald kraaienpaar bleek in mei in staat te zijn om Eksters tot een aantal van 15 van een voerplaats weg te houden door onder voortdurend roepen herhaalde duikvluchten uit te voeren. Toen in november op dezelfde plaats werd gevoerd, en er ook ca. 15 Eksters op af kwamen, beperkten de kraaien er zich toe om zo nu en dan een stotende snavelbeweging op de Eksters te richten, die op hun beurt alle kans hadden om het voer onder de poten van de kraaien weg te pikken.
In het broedseizoen kan een kraaienpaar op velerlei wijze het broeden van eksterparen verhinderen. In de nestbouwfase stelen kraaien niet alleen nestmateriaal bij de Eksters, maar nemen zelfs simpelweg eksternesten over door het bouwende paar uit het nest te verdrijven en wel vaak juist vóór de Eksters met de bouw van de nestkap beginnen. Tevens hebben we evidentie voor roof van eieren en nestjongen, gepleegd door Zwarte kraaien in eksternesten die niet overkapt zijn. We komen hier straks nader op terug.



Fig. 3. *De territoriale agressie bij Eksters werd o.a. gemeten aan de reactie van territoriale Eksters op in kooien ingevoerde soortgenoten. We gebruikten deze methode ook om Eksters te vangen; het linker dier heeft zich verstrikt. Foto G. Baeyens.*

Wat betreft de functionele betekenis van het bovenbeschreven gedrag van Zwarte kraaien ten opzichte van Eksters hebben we de volgende vermoedens. Daar de voedselkeuze van de Ekster ten dele overeenkomt met die van de Zwarte kraai (7; 10; 1), lijkt het voor de kraai voordelig om Eksters zo veel mogelijk te weren. Verder lijkt het waarschijnlijk dat Eksters als zij ongestoord de kans zouden krijgen, ook de nestinhoud van de Zwarte kraai niet onberoerd zullen laten. Sterke intolerantie van de Zwarte kraai in het voorjaar leidt er toe dat zij Eksters sterk ontmoedigen om in de buurt van een kraaienest te gaan foerageren, wat naar alle waarschijnlijkheid de veiligheid van het eigen nest ten goede komt. Verder lijkt het voor de Zwarte kraai nuttig om energie te sparen door een onvoltooid eksternest over te nemen en verder zelf af te bouwen.

Tenslotte iets over de aard van de interactie tussen Zwarte kraaien en Roeken. Volgens onze waarnemingen zijn kraaien in de foerageersituatie altijd dominant over Roeken. Het volgende voorbeeld is karakteristiek voor Roek-Zwarte kraai interacties. Twee Roeken foerageerden met een paar Kauwen op een van de voerplaatsen als omschreven in tabel 1. Na verloop van tijd kwamen daar twee jonge Zwarte kraaien bij. De Kauwen vertrokken, maar de Roeken bleven. Ze weken wat uit voor de jonge kraaien maar dropen na enige schermutselingen toch af in de richting van de andere voerplaats, waar echter inmiddels het territoriale mannetje Zwarte kraai en zijn wijfje aanwezig waren. De Roeken stopten halverwege en bleven daar wachten totdat beide jonge kraaien van de eerste voerplaats vertrokken; toen gingen ze snel naar deze vrijgekomen voerplaats terug en gingen er weer eten. De leden van een Zwarte-kraaienfamilie hebben sterk de neiging om foeragerende Roeken op te zoeken en deze daarna bij het voedsel weg te zetten. Het volgende cijfermatige voorbeeld illustreert dit nader. Op de voerplaatsen A en B, in de situatie als eerder beschreven, werd voer gelegd. Er werd 11 maal waargenomen dat de kraaien naar A gingen als hier alleen Roeken foerageerden en geen enkele maal dat ze naar de vrije voerplaats B gingen. Was B door Roeken bezet en A onbezet, dan vonden we dat de kraaien 11 maal naar B en geen enkele maal naar A gingen. We mogen dus concluderen dat de kraaien de neiging hadden om de Roeken op te zoeken.

Tot dusver hebben we nog geen waarnemingen kunnen verzamelen over interacties tussen Roeken en Zwarte kraaien in de nestelsituatie. Dit vindt ten dele zijn oorzaak in het geringe aantal roekenkolonies in ons waarnemingsgebied en ten dele in de ligging van deze kolonies. We komen hier straks verder op terug.

Roeken eten veel regenwormen, vooral in het voorjaar en de vroege zomer, en in de rest van het jaar nemen zij veel plantaardig materiaal (vooral granen) op. Ook hier vinden we weer een overlap in de voedselkeus met de Zwarte kraai en alle waarnemingen wijzen erop dat de Zwarte kraai in zijn gedrag is aangepast om ook deze concurrentie het hoofd te kunnen bieden.

De Zwarte kraai treedt maar zelden in interactie met de Vlaamse gaai. Dit kan toegeschreven worden aan verschillen in habitat-keuze (zie fig. 1). In de zeldzame gevallen dat interactie tussen beide soorten waargenomen werd, bleek de Zwarte kraai altijd dominant. In gevangenschapsomstandigheden, waarbij Zwarte kraaien, Eksters, Kauwen en Vlaamse gaaien in een grote kooi gehuisvest waren, bleken de Zwarte kraaien sterk te domineren over de andere soorten. De Eksters en de Kauwen durfden niet op de grond te komen zolang de kraaien zich daar ophielden. De Vlaamse gaaien echter hadden het zwaarst te lijden: ze werden door de kraaien gevangen, gedood en opgegeten.

In het bovenstaande hebben we een overzicht gegeven van de relaties tussen Zwarte kraai en overige inheemse kraaiachtigen. Voor de rest van ons betoog is het nodig dat we eerst een overzicht geven van de relaties tussen Roek en Kauw, Ekster en Roek en tenslotte Kauw en Ekster. Kauwen en Roeken foerageren geregeld samen in gemengde groepen. Beide soorten worden tot elkaar aangetrokken. Kauwen landen bij een voerplaats met foeragerende Roeken significant vaker dan bij een onbezette foerageerplaats en omgekeerd prefereren Roeken een voerplaats waar Kauwen zijn boven een onbezette voerplaats. Desondanks bestaat er een duidelijke dominantie-relatie tussen Roeken en Kauwen en wel in die zin dat de Roeken domineren. De interacties tussen de-

De Levende Natuur 79 (7-8):149-166 (1976)

ze soorten missen echter de felheid die de interacties waarbij Zwarte kraaien betrokken zijn, vaak kenmerken. De Kauwen doen simpelweg een stapje opzij voor de Roeken, waarbij deze zelden de moeite nemen om te dreigen, laat staan aan te vallen.

Het gezamenlijk voorkomen van Roeken en Kauwen kan men vaak ook in de voortplantingsperiode bespeuren. Het ziet er dan echter naar uit dat de Kauwen meer de Roeken opzoeken dan andersom. Vaak kan men in roekenkolonies nestelende Kauwen aantreffen. De Roeken hebben dan bezit genomen van de boomkruinen, terwijl de Kauwen op een lager niveau beslag leggen op allerlei holten. Roeken hebben tijdens de nestbouw zeer veel agonistische interacties, zoals stelen van nestbouwmateriaal en verkrachtingen (2); de Kauw onttrekt zich aan deze schermutselingen, die zeker in haar nadeel zouden verlopen, door een afwijkende nestplaatskeuze.

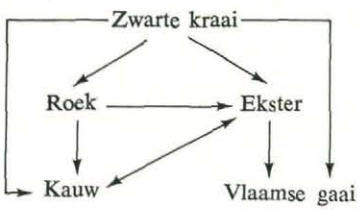
Naar onze ervaringen — we brachten samen vele duizenden uren in het veld door — ontmoeten Roeken en Eksters elkaar maar zelden. Enerzijds is dit te verklaren door de neiging van Roeken om tijdens het foerageren bosranden te vermijden (15) en anderzijds door de neiging van Eksters om zich niet al te ver uit de bosrand te wagen. Voor voerplaatsen die bij Eksters erg in trek zijn, vertonen Roeken weinig belangstelling. Bij een ontmoeting wijkt de Roek soms voor een Ekster, maar het omgekeerde kan ook gebeuren.

Ook in de voortplantingstijd bestaat er geen bepaalde affiniteit tussen deze soorten; het ziet er eerder naar uit dat de Ekster roekenkolonies mijdt. Verder hebben we nooit Roeken bij eksternesten aangetroffen. Eksters en Kauwen ontmoeten elkaar geregeld tijdens het voedselzoeken. In de regel is de Ekster dan de baas over de Kauw, maar als ontmoetingen plaatsvinden tussen Eksters en ranghoge Kauwen op een voerplaats gelegen in de nabijheid van de kauwenkolonie, kan men geregeld zien dat een Ekster uitwijkt voor een ranghoge Kauw.

Tijdens nestbouw en broeden storen beide soorten elkaar weinig. Wel is waargenomen dat Kauwen nestmateriaal uit eksternesten kaapten; daar Eksters door agressief optreden indringende Kauwen effectief weten te verdrijven, ondervindt de Ekster in dit opzicht echter weinig nadeel van de Kauw. Wederzijdse roof van eieren en/of nestjongen is niet waargenomen. Verder is gebleken dat Eksters geen speciale belangstelling hebben voor in holen nestelende Kauwen.

Tenslotte nog een paar woorden over de Vlaamse gaai. Deze soort heeft een sociale organisatie die vermoedelijk het meest lijkt op die van de Ekster. Door zijn sterke gebondenheid aan bomen ziet men eigenlijk alleen maar ontmoetingen tussen gaaien en Eksters. In foerageersituaties zijn gaaien altijd ondergeschikt aan Eksters. In het broedseizoen verdedigen Eksters en gaaien hun nesten tegen elkaar en soms vindt wederzijdse nestroof plaats.

In onderstaand schema zijn de besproken dominantie-relaties tussen de inheemse kraaiachtigen nog eens samengevat.



A—>B: A dominant over B; A<—>B; geen duidelijk dominantie-overwicht; A<—>>B: A domineert meer dan andersom.

Wederzijdse aanpassingen in de foerageersituatie

Zoals boven vermeld, worden niet alleen niet-gevestigde soortgenoten door territoriale

Zwarte kraaien gedomineerd, maar ook Kauwen, Roeken en Eksters kunnen in moeilijkheden komen als zij binnen de territoria van Zwarte kraaien foerageren. Het agressieve gedrag van gevestigde Zwarte kraaien tegen soortgenoten en overige kraaiachtigen hebben we in verband gebracht met voedsel-concurrentie; gevestigde kraaien moeten binnen de grenzen van hun territorium aan de kost kunnen komen en het weren van voedselconcurrenten lijkt dan ook van groot belang.

De vraag doet zich nu voor hoe de niet-gevestigde Zwarte kraaien en de andere soorten zich tijdens het foerageren weten te handhaven in gebieden die vaak geheel zijn opgedeeld in territoria van Zwarte kraaien. We hebben gezien dat niet-gevestigde kraaien direct door de territoriale kraaien worden opgemerkt; in het algemeen worden ze dan, althans wanneer ze alleen komen, snel uit de territoria verdreven. Wanneer de niet-gevestigde kraaien in groepen de territoria binnendringen, hebben ze veel meer kans om zich te handhaven. Groepsgewijs optreden lijkt hier dus voorwaarde om überhaupt samen met gevestigde dieren in hetzelfde gebied te kunnen voorkomen.

In dit verband is het voorkomen van de Bonte kraai van belang. Deze overwinteraar komt nauwelijks in en rondom Haren voor. We hebben dan ook nog geen interacties tussen Zwarte en Bonte kraaien gezien. Toen we echter wat verder in de omgeving gingen kijken, werden we getroffen door een frappante negatieve correlatie in het lokale voorkomen van beide soorten. Als men in de winter van Haren naar de Lauwersmeerpolder rijdt, treft men steeds families territoriale Zwarte kraaien aan met af en toe een groep ongevestigde Zwarte kraaien. Zolang er nestelgelegenheid bestaat, komen er praktisch uitsluitend Zwarte kraaien voor, maar in de vlakke polder ziet men geen Zwarte maar wel Bonte kraaien. In de polder komen de Bonte kraaien alleen, in paren en soms in kleine groepjes voor. In andere gebieden, zoals de Groninger en Drentse veenkoloniën, treft men eveneens grote kale gebieden aan, maar hier is ook wat boomgroei. In dit soort gebieden komen de Bonte kraaien vaak in grotere groepen voor. Deze verspreiding en organisatie van Bonte kraaien zou in verband kunnen staan met de sociale organisatie van de Zwarte kraai en wel op de volgende wijze. Bonte kraaien komen in het winterhalfjaar in territoria van hun zwarte neven terecht en worden hieruit verdreven bij een dichte bezetting aan Zwarte kraaien. Bij een ijle bezetting in gebieden met weinig nestelgelegenheid zouden Bonte kraaien zich in grotere groepen kunnen handhaven. In volkomen kaal terrein zoals de Lauwersmeerpolder bevinden zich, door ontbreken van nestelgelegenheid, geen territoriale Zwarte kraaien.

Ook niet-gevestigde Zwarte kraaien ziet men hier niet. Dit hangt mogelijk samen met de omstandigheden dat niet-gevestigde Zwarte kraaien steeds alert moeten blijven voor vestigingskansen binnen de bestaande territoria. Zouden niet-gevestigde Zwarte kraaien zich geregeld ophouden in vlak terrein, dan zouden zij plotseling optredende mogelijkheden tot vestiging soms voorbij laten gaan. Voor de Bonte kraaien ligt dat heel anders; zij zijn hier slechts tijdelijk en zijn erbij gebaat om in overzichtelijk gebied zonder storing van Zwarte kraaien te kunnen foerageren. We hopen deze gedachten nader te kunnen toetsen door verdere waarnemingen in de wijde omgeving van Haren, maar bovenal door experimenten. Eén van de voorgenomen experimenten is het volgende. Komend voorjaar hopen we uit het verspreidingsgebied van de Bonte kraai (13) een aantal nestjongen te betrekken, die we net zo willen opvoeden als de eerder beschreven Zwarte

kraaien. Deze op de mens ingestelde vogels kunnen dan in de Harense territoria van Zwarte kraaien ingevoerd worden. Mochten deze Bonte kraaien net zo bejegend worden als de tamme Zwarte kraaien, dan zou dit een bevestiging zijn van boven geformuleerde gedachten.

Voor niet gevestigde leden van de eigen soort geldt dus dat zij alleen in groepen aan bod kunnen komen in de territoria van de gevestigde paren. Dit heeft ertoe geleid dat we ons gingen afvragen of het foerageren in groepen door Kauwen en Roeken niet op dezelfde wijze bescherming zou kunnen bieden tegen het intolerante gedrag van territoriale Zwarte kraaien. Voor Kauwen hebben we al wat evidentie die in deze richting wijst. Het bleek ons dat Kauwen bij een keuze tussen twee voerplaatsen waar al (uitsluitend) Kauwen aanwezig waren, een duidelijke voorkeur aan de dag legden voor die voerplaats waar op het moment van de keuze zich de meeste Kauwen ophielden (zie tabel 2).

Tabel 2. Keuze van Kauwen tussen een voerplaats met een grotere groep en een voerplaats met een kleinere groep Kauwen. Situering van voerplaatsen als aangegeven in tabel 1.

	A	B
Grotere groep op A, kleinere groep B	30	5
Grotere groep op B, kleinere groep A	9	33

Verder bleek deze voorkeur voor de grotere groep voordelig voor de Kauwen te zijn, want hoe groter de groep Kauwen was hoe minder het territoriale mannetje Zwarte kraai in staat bleek ze te verjagen (zie tabel 3).

Het frappante van dit resultaat is dat Kauwen op een andere plaats waar nooit Zwarte kraaien kwamen, in een vergelijkbare situatie een veel minder duidelijke voorkeur voor de voerplaats met de meeste Kauwen

Tabel 3. Reactie van Kauwen op aanval van territoriaal mannetje Zwarte kraai in relatie tot de groepsgrootte bij Kauwen. Uitgangssituatie is een groep Kauwen op een voerplaats.

Groepsgrootte Kauwen	1-2	3-6	7-14	>14
Wegvliegen	90%	78%	67%	53%
Landen binnen 10 m van de voerplaats	10%	22%	33%	37%
Bij de voerplaats blijven	0%	0%	0%	10%
Aantal waarnemingen	31	26	33	19

vertoonden. Door deze en de andere waarnemingen zijn we geneigd te geloven dat Kauwen al naar gelang de aard van hun ervaringen zich in kleinere of grotere groepen verenigen. Het ziet er dus naar uit dat Kauwen door wijzigingen in de groepsgrootte zich momentaan kunnen aanpassen tegen intolerante Zwarte kraaien.

We hebben nog onvoldoende gegevens om met zekerheid te kunnen zeggen dat het bovenstaande ook voor Roeken geldt. De waarnemingen wijzen wel in dezelfde richting. Bij de dispersie van Roeken spelen waarschijnlijk ook andere factoren een rol. Deze soort eet veel regenwormen en bij het bemachtigen van deze prooien zou de nabijheid van een soortgenoot wel eens hinderlijk kunnen werken. In elk geval is verder onderzoek nodig om te kunnen begrijpen waarom Roeken in losse groepen, met grotere afstanden tussen de dieren, foerageren.

Uit het bovenstaande volgt dat er redenen zijn om aan te nemen dat Kauwen en Roeken zich tegen de intolerantie van territoriale Zwarte kraaien beschermen door in groepen op te treden. Hiermee „imiteren" deze soorten als het ware de groepsstrategie die niet-gevestigde Zwarte kraaien tegen hun territoriale soortgenoten toepassen. Er bestaat echter nog een wijze waarop Kauwen en Roeken zich kunnen onttrekken aan een directe confrontatie met territoriale Zwarte

kraaien. Het is ons gebleken dat in het algemeen territoriale kraaien veel argwanender zijn dan genoemde soorten. In ons gebied mijden de Zwarte kraaien die delen van hun territoria waarin geregeld storing, zoals druk verkeer en andere menselijke activiteiten, plaatsvinden. Als een deel van de bebouwde kom in het territorium ligt, treft men de kraaien daar alleen in de vroege morgenuren aan. De Kauwen, en 's winters ook de Roeken, scharrelen de gehele dag in de tuinen en gazons en trekken zich van verontrusting door mensen weinig aan. Ook in de echt landelijk gelegen territoria van kraaien vindt men hetzelfde verschijnsel. Als hier een drukke weg aanwezig is, ziet men daar veel Kauwen en Roeken foerageren, terwijl de territoriale Zwarte kraaien dan juist in de rustige delen te vinden zijn. Het ziet er dus naar uit dat het intolerante gedrag van territoriale kraaien ertoe leidt dat Kauwen en Roeken de voor Zwarte kraaien „obscure" delen van het terrein opzoeken. Bij de bespreking van nestplaatskeuze van genoemde soorten komen we op dit verschijnsel nader terug.

Ook de Ekster is aanmerkelijk minder schuw dan de Zwarte kraai. Een Ekster schrikt er niet voor terug om zich dichtbij menselijke activiteiten op te houden en laat zich weinig beïnvloeden door veranderingen in de omgeving, zoals het plaatsen van een schuilhutje bij een pas aangelegde voerplaats. Op zo'n voerplaats op 40 meter van tent of auto komen alleen Eksters. Op 80 meter afstand neemt het zwarte-kraaienbezoek al iets toe, maar de kraaien gaan direct op de wieken als zij enige beweging van de waarnemer opmerken. Pas op 200 meter afstand trekken ze zich niets meer aan van de waarnemer. Wanneer Zwarte kraaien een onbekende voerplaats bezoeken, komen ze pas 0,5 tot 2 uur na de Eksters aan. Eksters landen vrijwel onmiddellijk wanneer ze een voor hen onbekende voerplaats ontdekken; Zwarte kraaien vliegen, na wat rondcirkelen, dikwijls toch weer weg.

In de tijd dat territoriale Eksters alleen op de voerplaats zijn, gaan ze in hoog tempo veel voer verstoppen, waarbij grote brokken als eieren, vlees of vet, het eerst aangesproken worden. Zowel tegenover Zwarte kraaien, die immers altijd in staat zijn om hen van het voer te verdringen, als tegenover grote groepen rondzwervende juveniele Eksters, kan op deze wijze heel wat voedsel veilig gesteld worden.

De Ekster heeft in de foerageer-situatie dus de volgende afweer-strategie tegen Zwarte kraaien: 1. foerageren in voor de kraai „obscure" delen van het terrein; 2. bij achtervolging door Zwarte kraaien zich terugtrekken in de boszone (kraaien achtervolgen Eksters daar zelden; Eksters zijn door afmetingen en lichaamsbouw veel beter dan de zwaardere kraaien aangepast om zich snel tussen dunne twijgen te kunnen verplaatsen); 3. snel naderen van voedsel, ook als dit op een nieuwe plaats ligt en vervolgens eerst hamsteren en dan pas eten.

Wederzijdse aanpassingen in de nestelsituatie

We hebben gezien dat Kauwen, Roeken en Eksters tijdens het foerageren zich veel minder laten beïnvloeden door onrust veroorzaakt door menselijke activiteiten dan Zwarte kraaien. Dit is eigenlijk ook wel begrijpelijk als we bedenken dat territoriale Zwarte kraaien veelal alleen foerageren en daarom voortdurend op moeten letten voor gevaren. In dit opzicht hebben Kauwen en Roeken het een stuk gemakkelijker: zij komen juist veelal in groepen voor en in de groep hoeft een bepaald individu minder op gevaren te letten dan alleen. Vooral bij Kauwen hebben we sterk de indruk dat solitair foeragerende Kauwen veel schuwer zijn dan Kauwen in de groep.

Zoals gezegd zijn territoriale Eksters een stuk minder schuw dan Zwarte kraaien. Bij gevaar in de veldzone trekt de Ekster zich snel terug in de boszone, maar de Zwarte kraai heeft in zijn territorium in het open veld veel minder de gelegenheid om zich snel aan gevaar te kunnen onttrekken.
In de nestelsituatie vindt men bovengenoemde verschillen in schuwheid tussen de soorten ook terug. De Zwarte kraai bouwt zijn open nest in het algemeen op plaatsen waar de kans op storing gering is. Het nest wordt niet in de top van een boom, maar veel lager in een vork of tegen de stam gebouwd. Verder valt het op dat vanaf het nest een goed inzicht in het terrein mogelijk is. In dicht aangeplant bos wordt het nest langs de rand met het open veld gebouwd; als in een gebied naast hoger geboomte ook dichte struwelen voorkomen, vindt men het nest meestal in het hogere geboomte.
De relatief minder schuwe Kauwen, Roeken, en Eksters laten zich minder beïnvloeden door storing die veroorzaakt wordt door menselijke activiteiten. Vooral bij de Kauw is dit zeer duidelijk. Deze soort komt in ons land vooral voor in dorpen en steden, waar schoorstenen, oude gebouwen en kerktorens als nestelgelegenheid benut worden. In het bovenstaande hebben we betoogd dat juist deze gebieden door Zwarte kraaien gemeden worden en dientengevolge is storing veroorzaakt door Zwarte kraaien in deze gebieden dan ook minimaal. Kauwen zijn echter niet altijd aan menselijke bebouwing gebonden. In onze omgeving hebben we in zes gevallen dichte broed-kolonies van Kauwen aangetroffen op ruime afstand van de bebouwing. In vijf van deze gevallen waren de kolonies gevestigd in dichte plantages van hoge Fijn-

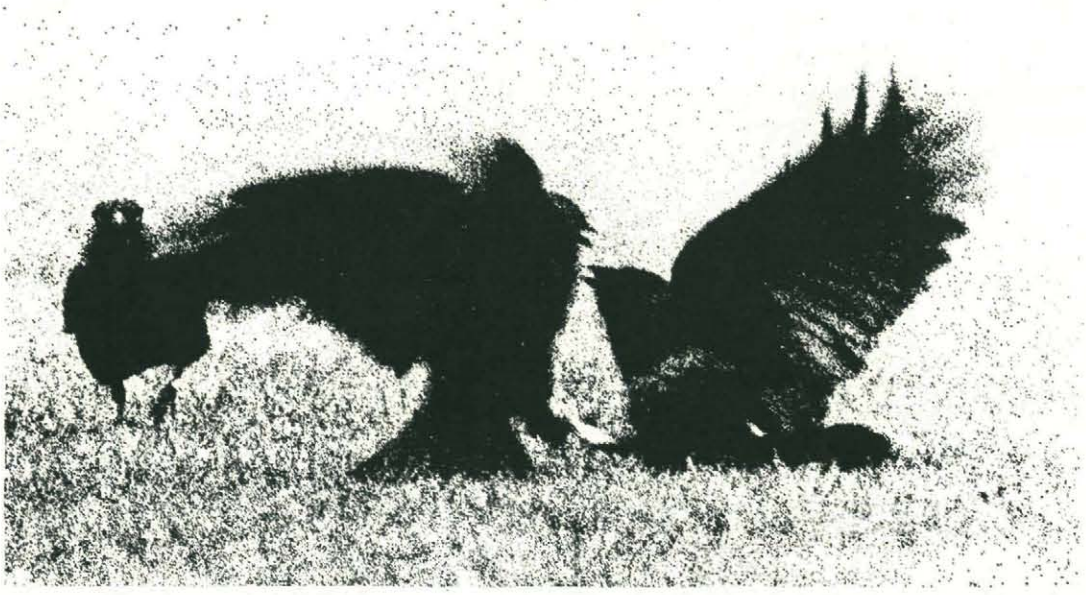


Fig. 4. *Een vechtpartij tussen twee Kauwen. Tussen de leden van een subpopulatie komt openlijke agressie weinig voor; meestal gedragen zij zich keurig volgens de etiquette van de strikt lineaire rangorde. De meeste gevechten worden gezien tussen dieren die in rang dicht bij elkaar staan en dan gaat het initiatief meestal uit van de ranghoogste Kauw. Foto D. Visser.*

spar. Hier bouwden de Kauwen zelf hun nesten in de bomen. In deze gevallen was het opvallend dat de Kauwen steeds in een groot homogeen gebied op een klein plekje dicht bijeen en op ruime afstand van het open veld broedden. In het zesde geval werd de kolonie midden op een grote heidevlakte aangetroffen. Hier nestelden de Kauwen dicht bijeen in konijneholen. Deze waarnemingen wijzen er dus op dat onder bepaalde omstandigheden Kauwen de neiging hebben om dicht bij elkaar te broeden. Rond het Zoölogisch Laboratorium echter deden we andere ervaringen op. Als hier in het voorjaar lege kasten werden opgehangen in de kolonie en afzonderlijk in de hortus, met onderlinge afstanden van ongeveer 100 meter, bleek er geen sprake te zijn van voorkeur voor de kasten die in de kolonie opgehangen waren. Ook in meer natuurlijke omstandigheden, zoals in oud loofbos, troffen we vaak Kauwen solitair broedend aan.

Het ziet er dus naar uit dat Kauwen in sommige gevallen wel een neiging hebben sociaal te broeden, maar dat in andere gevallen deze neiging niet bestaat of niet aan te tonen is. We weten nog niet goed hoe deze verschillen tot stand komen. We vermoeden echter dat interferentie door Zwarte kraaien een rol speelt bij de nestplaatskeuze en de verspreiding van broedende Kauwen. Mogelijk wijken Kauwen voor territoriale Zwarte kraaien uit naar voor kraaien „obscure" delen van het terrein en dan bepaalt daar waarschijnlijk het aanbod en de verdeling van geschikte nestelgelegenheid of Kauwen solitair of in kolonies broeden.

In ons gebied broeden Roeken altijd in kolonies. Eén keer hebben we de opbouw van een kolonie kunnen volgen. In dit geval gingen twee paren Roeken op ca. 2 km afstand van een grote roekenkolonie dicht bij elkaar broeden. Elk jaar kwamen hier nieuwe broedparen bij en nu bestaat deze kolonie uit enige tientallen broedparen. Opvallend is dat de kolonies in onze omgeving dicht bij menselijke bebouwing gelegen zijn. Bij de bovenbeschreven vestiging was dit verschijnsel erg opvallend. De nieuwkomers bouwden hun nesten in de rand van een blok homogeen oud loofbos en wel precies bij een druk bezocht openbaar gebouw. Dus, evenals bij de Kauwen, hebben we de indruk dat Roeken die plaatsen opzoeken waar de kans op ontmoetingen met Zwarte kraaien gering is: dit zijn juist de plaatsen die de Zwarte kraai door zijn grote schuwheid mijdt.

Bij Eksters hebben we eenzelfde verschijnsel gevonden. Eksters bouwen hun nesten vaak in terreindelen waar de Zwarte kraai door zijn grotere schuwheid maar zelden komt. In territoria van Zwarte Kraaien waar door de mens veroorzaakte storing gering is, vindt men bij overigens geschikte omstandigheden, òf geen broedende Eksters, òf worden indien er wel Eksters voorkomen, de nesten vaak gevonden in struwelen, zoals dichte meidoornhagen. We hebben de indruk dat naast de nestplaatskeus ook het al dan niet hebben van een kap op het nest gevolgen heeft voor de Eksters. Tabel 4 geeft hiervoor wat kwantitatieve informatie. Er is gekeken naar de invloed van beide factoren op het bezoek van Zwarte kraaien aan Eksternesten. Eksternesten blijken namelijk ofwel nauwelijks ofwel het gehele voorjaar door kraaien te worden bezocht en eventueel geplunderd. In de tabel is aangegeven het percentage nesten dat door kraaien wordt lastig gevallen wanneer ze al dan niet overkapt zijn, en wanneer ze al dan niet op een afstand van 0-20 meter (= +mensen) of verder weg (=—mensen) van huizen, straten, drukke parkeerterreinen en dergelijke waren gebouwd.

Hoewel de gegevens nog summier zijn, tekent zich toch al een beeld af: eksterparen die dicht bij menselijke activiteit bouwen en hun

Tabel 4. Percentage storing door Zwarte kraaien i.v.m. nestplaats en nestconstructie.

	+mensen	—mensen
Met kap	0% (n=8)	50% (n=4)
Zonder kap	50% (n=2)	100% (n=4)

nest toedekken met een kap hebben minder last van kraaienbezoek. Hetzelfde beeld tekent zich af als we het broedsucces, gemeten in aantal jongen van tenminste twee weken oud, in ogenschouw nemen. In de situatie nest *met* kap bij mensen (n = 10) en weg van mensen (n = 8), bleek het broedsucces resp. 3 en 1,25 jongen per paar te zijn. In de situatie nest *zonder* kap bij mensen (n = 2) en weg van mensen (n = 2) was het broedsucces resp. 2,5 en 0 jongen per jaar. Hoewel er meer oorzaken aan deze verschillen ten grondslag kunnen liggen, lijkt het waarschijnlijk dat interferentie door de Zwarte kraai één van de oorzaken is geweest.

Het ziet er dus naar uit dat de Ekster binnen de territoria van Zwarte kraaien vaak wel tot voortplanting kan komen. Daarbij zijn de volgende kwaliteiten van de Ekster van belang: 1. de soort is weinig schuw en kan zich terugtrekken in voor Zwarte kraaien „obscure" of weinig toegankelijke delen van het terrein; 2. de soort bouwt vaak overkapte nesten en kan zich door het bezit van een nestkap beter beschermen tegen nestroof door Zwarte kraaien.

Tenslotte nog een paar opmerkingen over Roeken en Kauwen. We hebben gezien dat de solitair nestelende Eksters last ondervinden van rovende Zwarte kraaien. Ook territoriale Zwarte kraaien staan bloot aan nestroof. Zowel Wittenberg (20) als Charles (22) hebben aanwijzingen dat niet-gevestigde soortgenoten geregeld binnen de soort nestroof plegen. Een open en solitair gelegen nest geeft bij Zwarte kraaien en Eksters dus al grote risico's voor nestroof. Het is duidelijk dat als de aan Zwarte kraaien ondergeschikte Kauwen en Roeken ver uit elkaar gelegen open nesten zouden bouwen, deze soorten door nestroof van Zwarte kraaien en Eksters in een kwetsbare positie zouden komen. We hebben nu sterk het vermoeden dat het in holen broeden bij Kauwen een aanpassing is die mede door selectiedrukken uitgeoefend door Zwarte kraaien, en mogelijk ook door Eksters, tot ontwikkeling is gekomen. Het hol biedt bescherming tegen nestroof en het al of niet broeden in groepsverband voegt dan maar weinig aan de bescherming toe. Anders wordt het als Kauwen zelf nesten in bomen bouwen. We hebben gezien dat ze dan steeds in kolonies broeden. In open nesten is de nestinhoud gemakkelijker bereikbaar dan in holen en bij open nesten lijkt sociaal nestelen met collectieve afweer meer noodzakelijk dan bij broeden in holen.

Gezien de belangstelling van Zwarte kraaien voor elkaars nesten en de nesten van Eksters en Kauwen mag verwacht worden dat solitair broedende Roeken problemen hebben om hun nest en nestinhoud tegen rovende Zwarte kraaien te beschermen. Het ziet er naar uit dat Roeken deze problemen opgelost hebben door in dichte kolonies te gaan broeden. Uiteraard kan het broeden in kolonies mogelijk ook andere voordelen hebben: misschien is het voor Roeken eenvoudiger om vanuit een broedkolonie aan de kost te komen (19) en zeer waarschijnlijk schrikt een kolonie Roeken behalve nestrovende Zwarte kraaien ook andere roofvijanden af. Het spreekt vanzelf dat deze opmerkingen ook van toepassing zijn in de gevallen dat Kauwen in groepsverband tot broeden komen.

Discussie

In het bovenstaande hebben we de aard en de gevolgen van de interacties tussen onze inheemse Corviden besproken. Het zal de le-

zer niet ontgaan zijn dat we pas een eerste begin gemaakt hebben met de uiteenrafeling van de vele factoren die hierbij een rol spelen. We hebben echter de stellige overtuiging dat verder onderzoek erg de moeite waard is en wel vooral omdat we nu al het vermoeden hebben dat genoemde soorten door „dynamische evenwichten" naast elkaar voor kunnen komen. In het navolgende zullen we deze zienswijze in het kader van in de litteratuur ontwikkelde hypothesen pogen in te passen.

Reeds Darwin (5) legde er de nadruk op dat competitie tussen soorten — en wel vooral tussen naverwante soorten die in het algemeen in hun gedrag, constitutie en structuur veel gelijkenis vertonen — evolutionaire gevolgen kan hebben. Door natuurlijke selectie zijn individuen van die soorten in het voordeel die in de directe confrontatie het sterkste zijn. Na Darwin (zie o.a. 12) heeft men het begrip competitie een bredere basis gegeven. Naast echte „lijfelijke" competitie kunnen soorten ook op een meer indirecte wijze, zoals door verschillen in groeisnelheid, met elkaar in competitie treden. Williamson (21) heeft het begrip competitie nader omschreven. Hij stelt dat twee soorten met elkaar in competitie treden als hun aantallen mede door eenzelfde regulerende factor bepaald worden. Zulk een regulerende factor is dichtheidsafhankelijk, d.w.z. dat de invloed van de factor relatief groter is bij hoge dan bij lage dichtheden.

Als twee soorten met dezelfde aanspraken op het milieu samen in hetzelfde gebied voorkomen, kan men het volgende verwachten: 1. de soort die in de directe en indirecte competitie het best uit de bus komt, zal de andere soort geheel wegconcurreren, of 2. een of beide soorten ontwikkelen onder invloed van natuurlijke selectie verschillen in oecologische behoeftes, bijvoorbeeld door de voedsel- en/of habitatkeuze te wijzigen. De laatstgenoemde gang van zaken staat bekend als het principe van Gause (6), dat in de wandeling ook wel de regel van de competitieve uitsluiting wordt genoemd. Bij onze bespreking hebben we vermeld dat de Vlaamse gaai, en in mindere mate de Ekster (zie o.a. fig.1) door hun afwijkende habitatkeuze, zich aan competitie met andere kraaiachtigen onttrekken. Ook geografische scheiding komt voor: in de voortplantingsperiode komen Zwarte en Bonte kraai alleen maar langs smalle grenszones met elkaar in contact (zie ook 13). Deze gevallen kunnen dus met het principe van Gause goed begrepen worden.

Bij Zwarte kraai, Roek, Kauw en in mindere mate bij de Ekster treffen we een grote overlap in oecologische aanspraken. Deze sympatrische soorten bestaan dagelijks naast elkaar en beïnvloeden elkaar op een wijze zoals we boven aangegeven hebben. Door adaptief gedrag, dat ten dele in de evolutie en ten dele in de loop van het leven der individuen tot stand kan zijn gekomen, kunnen deze soorten ondanks competitie naast elkaar voor blijven komen. In ons betoog hebben we minder dan gebruikelijk is de nadruk gelegd op oecologische verschillen tussen de soorten, maar meer het accent gelegd op de aard van de aangepastheid van de sociale organisatie en het gedrag van elk der soorten aan hun competitief samenleven. Het dynamische karakter hiervan komt o.a. tot uitdrukking in de nestplaatskeuze, het in mindere of meerdere mate in groepsverband foerageren en de keuze van de foerageerterreinen. In deze gevallen wordt men getroffen door de grote mate van flexibiliteit in het gedrag van onze Corviden. In veel situaties zijn zij kennelijk in staat om met behulp van hun intelligentie problemen, veroorzaakt door met hen in competitie tredende soorten, momentaan op te lossen.

Nu nog een paar woorden over de aange-



Fig. 5. *Het territorium van een zwarte kraaienpaar. De twee tamme kraaien, op de voorgrond, kunnen onder „dekking" van de fotograaf gezamenlijk foerageren met de jongen van het territoriale paar. Foto I. Bossema.*

pastheid van interspecifieke agressie. In de litteratuur bestaan hierover verschillende opinies. Hamilton (8) en Murray (23) stellen dat agressie tussen naverwante soorten het gevolg kan zijn van grote gelijkenis voor wat betreft uiterlijk en geluiden. Volgens hen reageren zulke soorten in een agressieve context dan op elkaar alsof zij tot dezelfde soort behoren. Als zulke soorten tijdens hun ontstaan oecologische verschillen hebben ontwikkeld en dan weer sympatrisch worden, kan men verwachten dat zij op grond van gelijkenis in uiterlijk elkaar ten onrechte als concurrenten beschouwen. Interspecifieke agressie berust dan op een vergissing en zal door natuurlijke selectie verdwijnen.

Andere auteurs echter, beschouwen interspecifieke agressie wel als adaptief gedrag. Simmons (17) vermoedt dat door intra- en interspecifieke agressie bij o.a. tapuiten en klauwieren de concurrentie tussen nauwverwante soorten verminderd wordt, terwijl o.a. Moynihan (14) veronderstelt dat interspecifieke agressie soms zoveel voordelen voor de betrokken soorten kan opleveren dat zij in de loop van de evolutie juist op elkaar zijn gaan gelijken (sociale mimicry).

Bij onze inheemse Corviden hebben we redenen aangevoerd die ervoor pleiten dat de interspecifieke agressie adaptief is, maar meer onderzoek — zowel beschrijvend als experimenteel — is nodig om aan de weet te komen hoe de aangepastheid bij de genoemde soorten nu precies in elkaar zit. Naar onze overtuiging is kennis van de werkingswijze van selectiedrukken, uitgeoefend op een soort, nodig om met enige zekerheid iets te kunnen zeggen over de evolutie van sociale systemen. In de loop van ons onderzoek ging steeds meer de gedachte leven dat bij kraaiachtigen een territoriaal systeem met grote verdedigde gebieden (zie 9), waarin gedurende het gehele jaar of tenminste gedurende het voortplantingsseizoen solitaire paren praktisch al hun levensfuncties uitoefenen, het oorspronkelijke systeem is geweest.

Volgens deze zienswijze is de Kauw van oorsprong solitair en territoriaal geweest, waarbij zij, evenals de andere besproken kraaiachtigen, een open nest bouwde. Door selectiedrukken, uitgeoefend door andere kraaiachtigen, en wel vooral door de Zwarte kraai, ging zij meer groepsgewijs broeden in open, maar goed verborgen nesten. Het in holen broeden kan dan gezien worden als de meest recente ontwikkeling binnen deze soort. Bij de Roek heeft zich vermoedelijk een vergelijkbare ontwikkeling — in dit geval van min of meer solitair naar sterk sociaal broeden — voorgedaan. De Ekster kon het oorspronkelijke systeem grotendeels behouden. Weliswaar broedt deze soort vaak binnen de territoria van de sterkere en onverdraagzame Zwarte kraai, maar de Ekster is beter dan deze aan het boomleven aangepast en vindt binnen de boszone van de habitat vaak mogelijkheden om binnen de invloedsfeer van de Zwarte kraai tot voortplanting te komen. Nader onderzoek zal leren of de in dit artikel ontwikkelde gedachten bewaarheid zullen worden.

Litteratuur:

1. Brugge, T., 1974, Literatuurstudie over de rol van de Zwarte kraai, Ekster, Kauw en Vlaamse gaai bij de regulatie van vogels en zoog- Arnhem.
2. Coombs, C. J. F., 1960. Observations on the rook, Corvus frugilegus in south-west Cornwall. Ibis 102: 394-419.
3. Crook, J. H., 1964. The evolution of social organization and visual communication in the weaver birds (Ploceinae). Beh. Suppl. 10.
4. Croze, H. J., 1970. Searching Image in the Carrion Crow. Z. f. Tierpsychol. Suppl. 5.
5. Darwin, C., 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. John Murray, London.
6. Gause, G. F., 1934. The struggle for existence. Williams and Wilkins, Baltimore.
7. Groebbels, F., 1932. Der Vogel. Berlin.
8. Hamilton, T. H., 1962. Species relations and adaptation for sympatry in the avian genus Vireo. Condor 64: 40-68.
9. Hinde, R. A., 1956. The biological significance of the territories of birds. Ibis 98: 340-369.
10. Holyoak, P., 1968. A comparative study of the food of some British Corvidae. Bird Study 15: 147-153.
11. Lack, D., 1968. Biological adaptations for breeding in birds. Methuen, London.
12. Mayr, E., 1963. Animal species and evolution. Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge.
13. Meise, W., 1928. Die Verbreitung der Aaskrähe (Formenkreis Corvus corone L.). J. Ornithol. 76: 1-203.
14. Moynihan, M., 1968. Social mimicry; character convergence versus character displacement. Evolution 22: 315-331.
15. Pinofski, J., 1959. Factors influencing the number of feeding rooks (Corvus frugilegus L.) in various field environments. Ekol. pol. A, 7 (16): 435-482.
166. Röell, A., 1973. Een kolonie Kauwen. De Levende Natuur 76: 88-96, 101-107.
17. Simmons, K. E. L., 1951. Interspecific territorialism. Ibis 93: 407-413.
18. Tinbergen, N., M. Impekoven & D. Franck, 1967. An experiment on spacing out as a defence against predation. Beh. 28: 307-321.
19. Ward, P. & A. Zahavi, 1973. The importance of certain assemblages of birds as information centres for food finding. Ibis 115: 517-534.
20. Wittenberg, J., 1968. Freilanduntersuchungen zur Brutbiologie und Verhalten der Rabenkrähe (Corvus c. corone). Zool. Jb. syst. 95: 16-146.
21. Williamson, M. H., 1957. An elementary theory of interspecific competition. Nature 180: 422-425.
22. Yom-Tov, Y., 1974. The effect of food and predation on breeding density and success, clutch size and laying date of the crow (Corvus corone L.). J. Anim. Ecol. 43: 479-498.
23. Murray, B. G., 1971. The ecological consequences of interspecific territorial behaviour in birds. Ecology 52: 414-423.