De Levende Natuur 81 (1-2):11-21 (1978)

buiten gekomen zijn en daarna met luchtstroming op die dijk. Wel is merkwaardig, dat deze plant in Engeland, met zijn nog milder klimaat, voor zover bekend nooit gevonden is.
Een derde geval vormt het Saffraan-torkruid, *Oenanthe crocata,* zo genoemd vanwege het oranje, zeer vergiftige melksap (fig. 3). Deze schermbloemige is algemeen in Bretagne, waar ze in greppels langs bosranden voorkomt. In Noord-Frankrijk komt ze uitsluitend langs de kust voor op plekken met „kwel" (Nouvelle Flore de la Belgique van De Langhe e.a. blz. 371). Er staat zelfs, uniquement sur des suintements dans les sables entre Etaples et Boulogne, en bordure du litoral). Daarbij sluit de groeiplaats bij het Vliegveld bij Oostvoorne zich goed aan want deze vertoont ook „kwel" Het water staat links van de weg altijd hoger dan rechts, waar de twee planten staan. De mogelijkheid van uitzaaiing met fazantevoer is hier uitgesloten, zodat we aan kunnen nemen dat een vogel die gedronken heeft op een kwelplek, het zaad met slik aan de poten overgebracht heeft. De wind kan met deze grote zaden geen rol gespeeld hebben. De planten werden tijdens een inventarisatie voor het provinciaal bestuur ontdekt en aan het Rijksherbarium opgestuurd. Ze hebben goed zaad gezet. De plant, die door de Engelsen „dead-man's-fingers" wordt genoemd (wegens de dikke wortels), is zeer giftig en wordt door de talrijke Konijnen met rust gelaten.
De vraag is nu of deze soorten blijvers zijn. De mogelijkheid bestaat natuurlijk, dat onder een groot aantal zaden een zekere selectie plaats gehad heeft. Een hoger suikergehalte verhoogt de vorstresistentie. Van de hier gevonden *Dactylorchis sesquipedalis* zou zo verondersteld kunnen worden, dat ze een oecotype is met grotere resistentie tegen winterkoude dan normaal, want exemplaren uit Spanje in mijn tuin pasten zich niet aan. Komen er nu één of meer strengere, of zelfs normale winters in onze streek, dan valt hier meer van te zeggen. Een sneeuwloze winter en plotseling invallende vorst in december 1938 deed zelfs in Noord-Frankrijk groeiplaatsen van de Bijenorchis verdwijnen.
De groeiplaatsen lopen geen gevaar door ontginning of anderszins.

Onbehaaglijke co-existentie

N. TINBERGEN

We zijn er tegenwoordig zó aan gewend, dat Zilvermeeuwen (*Larus argentatus*) en Kleine mantelmeeuwen (*Larus fuscus*) in gemengde kolonies broeden, dat we het als vanzelfsprekend aanvaarden. Maar je vindt dit zo-vrijwel-(niet-helemaal-)regelmatig-verdeeld-in-één-kolonie-broeden maar bij heel weinig vogelsoorten. Als bv. Kokmeeuwen en Grote sterns „in dezelfde kolonie" broeden, zitten de sterns toch altijd in aparte, dichte kolonietjes op maar enkele plekken tussen de veel losser verspreid broedende Kokmeeuwen. Als je eenmaal op het bijzondere van die grote-meeuwensituatie opmerkzaam geworden bent, merk je dat ze op een heel eigenaardige manier samenleven, en dat ze ook alleen maar in de duinen echt

gemengd broeden. Op rotseilanden zitten de Zilvermeeuwen langs de rand op de min of meer steile rotshellingen, de Kleine mantelmeeuwen in afzonderlijke kolonies in vlakke weiden. En als je dat eenmaal gezien hebt, dan zie je ook makkelijk dat ook in de duinen *fuscus* op iets andere terreinen nestelt dan de Zilvermeeuwen. De eersten zitten bij voorkeur op vlakke grasweitjes in de duinvalleien, terwijl de Zilvermeeuwen het liefst op de hellingen, en tussen de Helm zitten. Desondanks, waarschijnlijk door bevolkingsdruk, nestelen er toch heel wat paren van beide soorten echt „door elkaar heen" (fig. 1). Maar in die echt gemengde kolonies gedragen de twee zich niet helemaal als afzonderlijke soorten. Aan de ene kant bastaarderen ze maar heel zelden met elkaar (zoals we straks zullen zien, iets meer onder invloed van de mens). Maar aan de andere kant dulden ze elkaar niet op hun territoria (weer met enige kwalificatie; ook hierop zal ik straks even ingaan). Dat doen elders in het vogelrijk eigenlijk alleen leden van dezelfde soort (als je afziet van „vergissingen" waarin een territoriumeigenaar een andere, op hemzelf lijkende soort aanvalt, en van gevallen waar het om een door meer dan één soort begeerde nestplaats gaat; denk aan Howard's oude voorbeeld van Raven en Slechtvalken).

In de laatste decennia hebben een aantal leden van onze ethologie-groep in Oxford zich wat nader op de studie van de *fuscus-argentatus*-verhouding toegelegd.

Hierbij is telkens, als het ware met horten en stoten, weer iets nieuws voor de dag gekomen. En nòg hebben we het gevoel, dat we er eigenlijk pas nèt iets meer van beginnen te begrijpen. Van het uiterst boeiende beeld dat zich langzamerhand voor ons begint af te tekenen, zal ik hier enkele aspecten kort bespreken.

Nu de evolutie van de grote meeuwen wat beter bekend geworden is, zijn de deskundigen het er over eens geworden, dat de twee soorten allebei lid zijn van een heel grote, in talloze ondersoorten gesplitste „supersoort", die in een ongeveer cirkelvormige zone rond de Noordpool woont. De Atlantische Oceaan scheidde aanvankelijk de twee extremen van die bijna volledige cirkel van elkaar, en de Zilvermeeuw is oorspronkelijk een Noordamerikaans lid van de supersoort, die zich pas na het Pleistoceen in West-Europa gevestigd heeft. Dáár waren de verschillende geografische rassen van de Kleine mantelmeeuw de oorspronkelijke bewoners: in Scandinavië de donker gemantelde *Larus fuscus fuscus,* in Engeland de meer leikleurige *Larus fuscus graellsii,* waarop ook de in Nederland broedende dieren het meeste lijken. Die hele supersoort is er een prachtig voorbeeld van, hoe door langzame uitbreiding van een soort-areaal een hele reeks van naast elkaar levende ondersoorten kan ontstaan, waarvan, als de uitbreiding op een of andere manier over een cirkelvormig of elliptisch gebied plaatsvindt, de twee uiteinden elkaar kunnen ontmoeten en zich dan als verschillende soorten gedragen, nl. niet met elkaar kruisen. Dit zijn de meest instructieve illustraties van geografisch bepaalde „allopatrische" soortsplitsing die je je kunt denken. Maar als die twee zojuist zelfstandig geworden ondersoorten nu hetzelfde gebied gaan bewonen en niet met elkaar kruisen, komt er ook een enorme pressie op ze te werken, om concurrentie in allerlei opzichten, vnl. om voedsel en om nestplaatsen, zoveel mogelijk te verminderen. Natuurlijke selectie werkt daar

De Levende Natuur 81 (1-2):11-21 (1978)



Fig. 1. *Een hoekje van de kolonie op Walney, waar de verschillende nestplaatskeuze van de twee soorten goed te zien is.*

onverbiddelijk naar toe, want ieder dier dat zich teveel in bv. het voedselgebied van de andere waagt (waaraan die andere iets beter aangepast is), *moet* het wel tegen hem afleggen; iedere „kiemende" soort wordt hierdoor gedwongen, zich steeds meer „met zijn eigen zaken te bemoeien" — „schoenmaker blijf bij je leest" wordt het wachtwoord.

Wat onze mensen vooral geïnteresseerd heeft, is de vraag: in hoeverre zijn die twee, geografisch en evolutionistisch gesproken, nog maar net naast elkaar levende soorten er in geslaagd, om oecologisch te divergeren?

Wat nestplaatsen betreft, hebben we al gezien dat ze in een intermediaire positie verkeren. Op allerlei kusten nestelen ze inderdaad gescheiden; in de duinen is er nog stevige concurrentie over broedterritoria. Maar die concurrentie is ietwat eenzijdig. De Zilvermeeuw is zwaarder, plomper, groter en sterker, en heeft een zwaardere snavel dan *fuscus*. Meestal echter weegt daar tegenop dat een mannetje, *fuscus* of *argentatus*, dat eenmaal een territorium bezet heeft, daar niet gemakkelijk verslagen wordt. Wat in werkelijkheid gebeurt, is heel eenvoudig en eigenlijk heel begrijpelijk. Voordat er eieren zijn, houden de verschillende paren zich wel voor het grootste deel van de tijd in hun eigen territoria op, maar af en toe krijgt een Zilvermeeuw het in zijn

hoofd, om, bv. op weg naar een veel verder staande andere Zilvermeeuw, dwars door een heel stel territoria van Kleine mantels te lopen. En al staan die dan dapper te dreigen (opgerichte houding, zelfs strootjes trekken), als puntje bij paaltje komt wijken ze uit! Ze nemen weliswaar extreme dreighoudingen aan (fig.2), bv. opgerichte standen waarbij de vleugelboegen net zo ver van het lichaam gehouden worden als Kokmeeuwen habitueel doen, maar verder komt het niet. Dat verandert echter zodra de Kleine mantelmeeuw zijn eerste ei in het nest heeft. Dat moet, het koste wat het wil, beschermd worden tegen de immers als kannibalen optredende andere meeuwen. En zo'n „jonge vader" valt dan inderdaad elke binnendringende Zilvermeeuw aan. Dat leidt tot verbitterde gevechten, waarbij geen van beide makkelijk opgeven. En na enige tijd leren de Zilvermeeuwen om zich geen geografische vrijheden te veroorloven.

De meeste van onze waarnemingen zijn in de reusachtige kolonie van Walney Island, bij Barrow-in-Furness gedaan. Onze vroegere schattingen van de daar broedende aantallen gaven, naar we thans weten nu onder leiding van Mike Norton-Griffiths een zuiverder telling verricht is, iets te hoge aantallen. Hoewel de kolonie nog steeds zowel groeit als dichter wordt (op zichzelf een interessant dubbel verschijnsel), bleken er in 1974 ongeveer 47.000 paren te broeden (in 1969 35.000; in 1965 18.500 paren); in al die tijd was de aantalsverhouding van de beide soorten ongeveer 50:50. Wat we over de voeding van de twee soorten weten, is grotendeels op Walney onderzocht, al hebben we incidentele gegevens van een stel andere kolonies.

Het voornaamste verschil tussen de twee soorten zit hem daarin, dat de Kleine mantelmeeuw, hoewel kleiner dan de Zilvermeeuw, toch langere en smallere vleugels heeft; de vleugelbelasting is bij *fuscus* minder, en hij is dan ook de beste vlieger van de twee. Dat heeft hij nodig ook, want terwijl de Zilvermeeuwen in West-Europa in de winter maar wat rondzwerven, trekken de Kleine mantels in september weg; onze vogels naar Portugal en de Middellandse Zee; de Scandinaviërs helemaal naar Noord- en West-Afrika. In het foerageren spelen nu zowel de verschillende grootte als de verschillen in vliegkust een rol. Wat de grootte betreft terwijl we, zoals ik vroeger al eens beschreven heb, op Walney onder de Zilvermeeuwen een stel specialisten hebben die vrij grote Noordzeekrabben van onder hun „zandkoepels" weten op te graven (wat veel kracht vereist; alleen de mannetjes lappen het hem), is de Kleine mantelmeeuw daar niet sterk genoeg voor; Dr. Lary Shaffer, die dit grondig bekeken heeft, meldt dat *fuscus* het wel eens probeert, maar er nooit in slaagt.

De verschillen in vliegkunst komen duidelijk uit in het feit dat de Kleine mantelmeeuwen veel meer dan de Zilvermeeuwen ver van de kust op zee vissen. Langs vaste banen, en hier en daar waaiervormig uit elkaar gaand, stromen grote aantallen *fuscus* dagelijks de Ierse Zee op, zó ver dat ze uit het gezicht verdwijnen voordat je ze ziet gaan vissen. Dr. Nico Verbeek uit Vancouver, die zojuist in Ardea het eerste deel van zijn op Walney verrichte studies gepubliceerd heeft, weet dat die *fuscus* niet alleen zelf vis vangen, maar ook veel achter de vissersboten aanvliegen als die afval over boord gaan gooien. Maar behalve vis eten vele Kleine mantelmeeuwen ook heel veel stadsvuil (tot voor kort was er een



Fig. 2. *Een typisch grenstreffen tussen een Zilvermeeuw-mannetje en zijn buurman, een Kleine mantelmeeuw. De laatste staat in extreme, van grote spanning getuigende, opgerichte dreighouding, maar ruimt tenslotte toch het veld.*

grote stortplaats op nog geen kilometer van de grens van de kolonie af en vlak voor de ochtendschemering zijn er ook altijd een paar tientallen bezig in de straten van Barrow, waar ze afval oppikken. Verder zijn er onder hen allerlei specialisten: sommige eten massa's Nonnetjes *(Macoma baltica),* andere eten heel wat regenwormen (op de „moors" boven de stad Lancaster heeft zich een zuivere *fuscus*-kolonie gevestigd die, zo lang het niet te droog is daarboven, haast alleen van regenwormen leeft (en waarschijnlijk nog nooit, zoals de plaatselijke jagers vreesden, van de „grouse"); zodra de wormen zich met droog weer te diep terugtrekken, gaan de meeuwen helemaal omlaag naar de stortplaats bij Lancaster, en vliegen dan weer moeizaam omhoog. Die laatste taak was waarschijnlijk voor de lompere Zilvermeeuwen eenvoudig te zwaar, vandaar dat er daar alleen maar *fuscus* broedden.

Op de grote vuilstortplaats vlak bij onze basis waren altijd veel meer Zilvermeeuwen dan Kleine mantelmeeuwen bezig (75% Zilvers); verder weg was het aandeel van *fuscus* wat hoger (maar die verhoudingen wisselden met de getijden, nl. verschillend voor springtij en wantij; zie later). Het was ook duidelijk dat, als de twee soorten elkaar daar tegenkwamen, de Kleine mantelmeeuwen meestal voor de Zilvermeeuwen uit de weg gingen. Toch loonde het hun, om op de stortplaats rond te hangen, en wel om twee redenen. Zodra een vuilniswagen zijn vuil kipte, vooral als dat voedsel be-

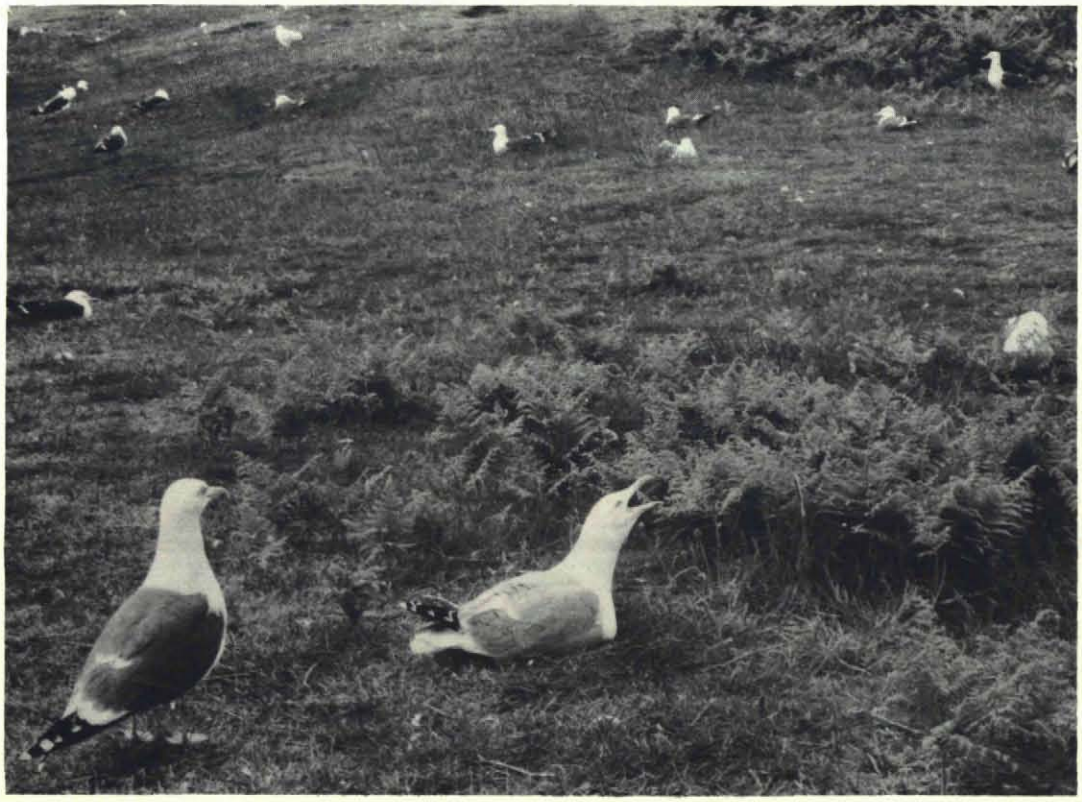


Fig. 3. *Een gemengd paar op Walney; het mannetje roept, als dreigement tegen een buur (rechts - niet op de foto).*

vatte, waren de gewiekste Kleine mantels er het eerste bij, en schrokten zij gauw heel wat op. Binnen één of twee minuten waren ook de Zilvermeeuwen ter plaatse, en dan trokken de Kleine mantels zich terug. Als voorts een meeuw een zó groot stuk eten in zijn snavel kreeg dat hij het niet ineens kon inslikken (bv. een half brood of zo) dan waren het de Kleine mantels die als de weerga achter hem aangingen, en of het dan een Zilver of een andere *fuscus* was, het waren altijd de laatsten die de buit te pakken kregen — weer, ongetwijfeld, omdat ze de meer gewiekste vliegers waren. En achter de vissersbootjes in de Ierse Zee was het percentage Zilvermeeuwen maar 5,4 ! Maar bij de grote vishallen van Fleetwood, helemaal aan de andere kant van Morecambe Bay, maar in vogelvlucht niet zo ver, waren er onder 456 Zilvermeeuwen maar 3 Kleine mantelmeeuwen op de dag dat Nico daar aan het tellen was. Er is dus duidelijk verschil in voedsel-„nis", maar er bestaat toch ook nog heel wat concurrentie.

Er waren nog allerlei andere voedselterreinen. Zo kwamen er met springlaagwater grote mosselbanken bloot niet ver van het eiland, en langs de rand daarvan enorme aantallen zeesterren, die dan, vooral door Zilvermeeuwen, veel gegeten werden. Om een indruk van de aantallen te krijgen: op 20 april 1973 telden Nico en zijn helpers na laagwater 20.473 meeuwen, van beide soorten, die van

banken en van verder uit Morecambe Bay terugkwamen (met opkomend water foerageren er vrijwel geen meeuwen in die buurt); verkeer van zulke omvang is machtig mooi om te zien!

Het zou me te ver voeren om op alle bijzonderheden in te gaan die we zo langzaamaan ontdekt hebben, maar het is de moeite waard om op enkele algemene principes te wijzen die ondanks alle detailverschijnselen toch naar voren komen. Ten eerste: beide meeuwsoorten zijn verbazingwekkende opportunisten. Als één voedselbron opdroogt, zoeken ze meteen naar een andere. Als er een nieuw soort voedsel verschijnt, vinden ze het, al is het dikwijls met merkwaardige vertraging. Ik heb bv. verscheidene malen een grote, verse vis open en bloot neergelegd op een totaal kaal ebstrand. Elke keer duurde het verscheidene uren voordat een van de (in totaal vele honderden) meeuwen die er overheen vlogen, op de vis reageerde en er van ging eten. Vele van die honderden waren op weg van de kolonie naar verre voedselgronden; één was eenmaal op niet meer dan tien meter afstand van de vis bezig om almaar kleine garnaalachtige diertjes op te pikken, maar ook hij negeerde de vis –een verse Zeeforel N.B. Al die meeuwen waren, naar we nu weten, „gepreoccupeerd": ze hadden een bepaald voedselgebied en voedselsoort op het oog, waaraan ze gewend waren en waar ze heenvlogen, wàt ze onderweg ook tegenkwamen. Maar als eenmaal één meeuw bij onze vis neerstreek, en er gulzig van begon te eten, dan kreeg je het tweede principe te zien: binnen twee minuten waren er minstens twaalf andere meeuwen, en ontstonden er felle vechtpartijen, of tenminste enorm geroep en gedreig (zoals wijlen Prof. Ger Broekhuysen het vroeger eens in Ardea van meeuwen in de winter beschreven heeft). Dit is, op de grond, hetzelfde verschijnsel als het achter-elkaar aanjagen als één meeuw een groot stuk brood of een hele Noordzeekrab in zijn snavel heeft. Er is dus een enorme preoccupatie ten aanzien van voedselbronnen en -soorten waaraan individuele meeuwen gewend zijn; er is ook dit jagen, door kleine groepen, dat uitsluitend afhangt van de grootte van het stuk eten. Maar die verschillende manieren van voedsel zoeken, en ook het rusten (maar niet op-de-eieren-zitten), worden allemaal onmiddellijk onderbroken wanneer er binnen een afstand van ong. 500-1000 m een dichte wolk van opgewonden stootduikende meeuwen verschijnt. Dat zie je telkens en telkens weer gebeuren wanneer er ergens in de omtrek scholen kleine vis naar boven komen, bv. Haring, die, nu hier dan daar, door (?) Makreel naar boven gejaagd worden. Het gebeurde ook wanneer Mike MacRoberts en Joost Tinbergen, op een rubbervlot door de baai kruisende, een aantal kleine stukjes brood uitgooiden (als ze dezelfde hoeveelheid als één groot stuk uitgooiden, kregen ze een jacht van maar zo'n 12 vogels te zien). Zodra nu zo'n wolk verschijnt (die ontstaat doordat één enkele meeuw ineens een zwenking maakt en gulzig gaat eten), dan stromen van alle kanten alle aanwezige meeuwen toe, en de wolk groeit snel tot honderden en honderden aan. Zo'n wolk beweegt zich zo'n beetje als een rook-ring, maar dan in omgekeerde richting: in het centrum van de vliegende troep duiken de meeuwen omlaag en verdringen zo de onder hen vissende meeuwen naar de buitenkant van de groep, van waar deze, als ze al te ver worden weggedwongen, tenslotte opvliegen, om zich



Fig. 4. *Het gemengde paar van fig. 3.*

via de buitenrand weer in het midden te storten. In onze film „Signals for Survival" tonen we zo'n wolk, opgenomen vanaf de top van het hoge vogel-„cliff" van St-Bee's Head, niet ver van Ravenglass. Alle „grote" meeuwen hebben deze gewoonte om alles (behalve broeden) in de steek te laten als er massaal, klein voedsel verschijnt. Precies hetzelfde verschijnsel heb ik dagen lang in de Straat Juan da Fuca ten NW van Seattle gezien, waar de „Glaucous-winged Gulls" (*Larus glaucescens,* de plaatselijke vorm van de supersoort) dit deden (en waar ze altijd vergezeld werden door een stel Aalscholvers. Vanuit mijn caravan op Walney zag ik eens plotseling, op een hete dag, terwijl het water langzaam aan het opkomen was, een heel stel van zulke wolken verschijnen, die precies boven de waterlijn hingen en klein voedsel oppikten dat kennelijk met het water mee omhoog kwamen drijven. Het bleken tienduizenden, honderdduizenden, ongeveer 2 cm lange jonge visjes te zijn, die met het warme water mee omhoog zwommen, ijverig algen en ander klein spul van het nèt overstromende wad opnemend. De meeuwen hadden dat in de gaten gekregen en hieven hun tol. We vingen enkele van de visjes, en stopten ze in de spiritus. Ik gaf ze aan een vriend die ze door zou geven aan een visspecialist, and that was the last we heard of them! In Ravenglass heb ik tweemaal zo'n wolk, maar dan van honderden Kokmeeuwen, gezien, die met afnemend water boven een zwin samenschoolden en ijverig aan het stootduiken gingen. Beide keren heb ik wat van de 5-7 cm lange visjes gevangen; de ene keer waren het Harinkjes, de andere keer Sprot. Het hele voedselzoeksysteem van beide meeuwsoorten zit dus prachtig in elkaar; een mooi „gemoduleerd" systeem van maar enkele manieren, die samen juist door die modulatie tot een prachtig opportunistische uitbuiting van vele verschillende voedselsoorten leidt.

Maar hoe zit het nu met die „reproduktieve isolatie", die bijna volkomen scheiding tussen de twee soorten, die maakt

dat kruising zelden voorkomt, en dat de twee soorten zich niet vermengen, hoewel ze nu al zo lang naast elkaar broeden? Ik heb persoonlijk een heel merkwaardige connectie met dat probleem, en de latere oplossing ervan. In 1929 kreeg ik, als grote gunst, vergunning van het Staatsbosbeheer om voor mijn vriend en mentor Gerard Tijmstra een stel foto's te maken van de Kleine mantelmeeuwen, die door Gerrit Brouwer een of twee jaar eerder op de tweede duintjes van de Bosplaat broedend waren aangetroffen. Wat Jan Bouma en ik daar ontdekten, staat in De Levende Natuur van januari 1929 precies beschreven: toen hij me bij een van de vijf *fuscus*-nesten in onze schuilhut gezet had, 's ochtends om zes uur, en rustig wegwandelde, kwam er op „mijn" nest een Zilvermeeuw zitten! Het bleek het nest van het eerst bekende gemengde paar te zijn. Later verschenen er op Terschelling en bij Wassenaar meer zulke paren, en stelden Wim van Dobben en Joost ter Pelkwijk vast dat ze vruchtbaar waren en om te zien normale jongen voortbrachten. Wéér later zagen we die jongen als volwassen, drie of vier jaar oude dieren terug, en konden we ze aan hun bleekgele poten en hun intermediaire mantelkleur herkennen (weer later ook aan gekleurde pootringen). Het ziet er naar uit alsof die bastaardjongen nogal variabel van uiterlijk zijn, en dat lang niet alle van hun zuiverbloedige ouders te onderscheiden zijn. Zulke hybriden verschenen spoedig ook in andere gemengde kolonies, en ook zij bleken vruchtbaar te zijn.

De verklaring van dit incidentele voorkomen van gemengde paren kwam, toen Dr. Mike Harris van het Edward Grey Institute of Field Ornithology een „bright idea" had. Denkend aan het in-

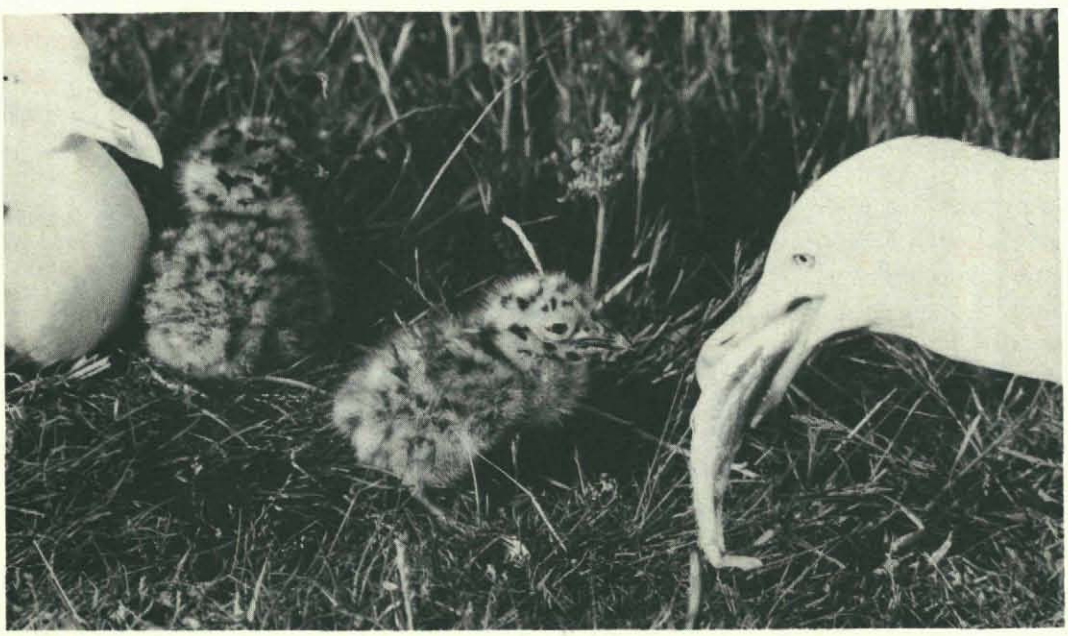


Fig. 5. *Het gemengde paar van de vorige foto's: de vader (Zilvermeeuw) brengt een grote vis.*

dertijd door Lorenz vastgestelde verschijnsel van „sexueel inprenten" begon hij te vermoeden, dat de dieren die met de verkeerde soort paarden, wel eens het slachtoffer van ongewild „onderschuiven" konden zijn, m.a.w. dat ze als kuikens door de verkeerde soort opgevoed waren. Hij toetste dat op het eiland Skokholm (het buureiland van Skomer bij de kust van Pembrokeshire in Zuid-Wales, waar wijzelf verscheidene heerlijke seizoenen doorbrachten). Hij verwisselde op grote schaal legsels van Zilver- en Kleine mantelmeeuwen. Die werden natuurlijk door hun pleegouders aanvaard, die ze uitbroedden en de kuikens grootbrachten. Toen moest hij drie jaar wachten. En inderdaad bleek toen dat vele (hoewel niet alle) van de overlevende pleegdieren inderdaad paarden met partners van de soort die hen opgevoed had. Later hebben wij zelf een dergelijke proef op Walney genomen. Hoewel daar de sterfte onder de kuikens veel hoger is (door kannibalisme in de kunstmatig zo heel dichte kolonie, ontzettend toegenomen), kwamen er niet zoveel van die stiefjongen later terug om te broeden; en bovendien weten we dat een aantal gemengde paren aan onze aandacht ontsnapten, doordat ze in de enorme en zo dichte kolonie makkelijk over het hoofd gezien konden worden. Toch kregen wij gemengde paren (fig. 3, 4, 5), en weer een jaar of vier later bleek er voor Joe Galusha's schuilhut een paar te broeden waarvan de man kennelijk een (uitzonderlijk forse) kruising tussen Zilvermeeuw en Kleine mantel was, en het wijfje een *fuscus*.

Maar nu wordt het weer zo interessant dat, ondanks heel wat verkeerd paren (en opvoeden van vruchtbare jongen), de twee soorten zich tòch niet echt vermengen. Het ziet er naar uit, alsof de hybriden toch op de lange duur niet zó levensvatbaar, en niet zó produktief zijn als de twee zuivere vormen. Dat zou theoretisch ook wel te verwachten zijn, zelfs al weten we van mogelijke „hybrid vigour", en ook al zouden de hybriden onder de moderne, door de mens zo sterk gewijzigde omstandigheden, ook wel even levensvatbaar of zelfs nog efficiënter kunnen zijn dan de zuivere soorten. Het antwoord weten we nog niet. Hoe dan ook, terugkijkend kunnen we nu wel begrijpen hoe de eerste „natuurlijke" gemengde paren ontstaan zijn. Ik dacht in 1929 dat, in de enorme zilvermeeuwenkolonie van de Bosplaat en de vier-en-een-half paar *fuscussen*, misschien één *fuscus* geen partner van de eigen soort had kunnen vinden, en toen met een Zilvermeeuw „genoegen had genomen". Nú lijkt het me meer waarschijnlijk, dat deze dieren als kuikens, misschien na een van de vele storingen door de bewakers of door bezoekers, na een alarm in een verkeerd nest teruggekeerd waren, waar ze aangenomen zouden zijn zo lang ze nog jonger dan een dag of vijf geweest zouden zijn.

Ik heb hier enkele van de voornaamste ontdekkingen over het „maar zo zo" samenleven van de twee soorten kort geschetst. Ik kan de verleiding niet weerstaan, om nog even op enkele details in te gaan, die tonen hoe prachtig de verschillende meeuwsoorten, en zelfs de verschillende ondersoorten van *fuscus* aan hun omgeving aangepast zijn. Wijlen professor Erwin Stresemann, die in de laatste jaren van zijn leven samen met zijn vrouw zulke prachtige onderzoekingen over de rui van vogels verricht heeft, ontdekte dat de Scandinavische Kleine

mantelmeeuw zijn grote slagpennen pas ruit nadat hij de najaarstrek naar het zuiden volbracht heeft, terwijl de Britse vorm zijn slagpennen al begint te ruien terwijl de jongen uit de eieren beginnen te kruipen. De functionele verklaring zit hem daarin, dat het rui-regime van elke soort en zelfs ondersoort aangepast is aan de eis, dat de vleugel op zijn best en het meest efficiënt moet zijn wanneer hij het meeste nodig is. In Scandinavië is het broedseizoen erg kort, en kan *fuscus* zich niet veroorloven, de draagkracht van zijn vleugels te verminderen terwijl hij de veeleisende taak moet volbrengen van behalve zichzelf ook een half gezin van snel groeiende jongen te voeden. De najaarstrek kan hij op zijn gemak, met ietwat versleten vleugels volbrengen, en in de betrekkelijke overvloed van subtropische winterverblijven kan hij dan gerust ruien. De Britse ondersoort kan zijn gezin meer op zijn gemak opvoeden, en dus net als de Zilvermeeuw al eerder aan de vleugelrui beginnen. Er wordt dus een fijn uitgebalanceerd compromis gesloten tussen de eisen van goed vliegen, en van de energieopoffering die voor de rui van grote pennen nodig is (en die niet gering is). En ook dit compromis kan in de evolutie „gemoduleerd" worden.

Binnen de meeuwengroep wordt dit principe van het aangepast-zijn van het tijdvak van de vleugelrui nog duidelijker gedemonstreerd door de arctische Ivoormeeuw. De kleine, prachtig sneeuwwitte Ivoormeeuwtjes leven vrijwel het hele jaar op het arctische pakijs. Ze voeden zich van afval dat ijsberen van hun maaltijden achterlaten, van nageboorten van zeehonden e.d. Daarvoor hebben ze het land helemaal niet nodig, en ze hoeven betrekkelijk weinig te vliegen; ze leven als het ware „in de keuken". Maar dat wordt anders wanneer ze moeten gaan broeden. Daarvoor moeten ze naar land toe, en wat meer is, ze worden daar een hele tijd aan één plaats, de nestplaats, gebonden. Als ze dus gaan broeden en nòg meer als ze hun jongen moeten grootbrengen, moeten ze geregeld van hun nest naar die keuken vliegen en terug, en naar die keuken moet telkens weer opnieuw gezocht worden, want die is nu hier, dan daar. En nu is de Ivoormeeuw de enige meeuwsoort, die zijn slagpennen in april vernieuwt, vóór de tijd waarin aan zijn vleugels de hoogste eisen gesteld worden! Voor wie zich graag verlustigt in het aangepast-zijn van levensvormen vormt dit trekje van de Ivoormeeuw wel de „klap op de vuurpijl". En hierbij wil ik het dan voor deze keer ook laten. Op andere aspecten van het aangepast-zijn van de grote meeuwen hoop ik binnenkort eens terug te komen.

Waarnemingen met betrekking tot licht en donker

L. VAN DER HAMMEN

In dit artikel worden een aantal verschijnselen behandeld die op een of andere manier betrekking hebben op het spel van licht en donker. De waarneming daarvan vormt een afzonderlijk aspect van de visuele waarneming, naast de waarneming van vorm, kleur en beweging. Dit laat zich gemakkelijk demonstreren aan de hand van een voorbeeld. Bekijken wij een volgroeid blad van de