

Gegevens omtrent het "Wiegen" bij de Zwartkopmeeuw *Larus melanocephalus*

Jacques Van Impe

New data on the "Rocking Long Call Sequence" of the Mediterranean Gull

Abstract

The Rocking Long Call Sequence (RLCS), a unique courtship display within the group of the Laridae (Fig. 1), distinguishes the Mediterranean Gull from all other species (Mauersberger 1970). Frequencies, patterns and functions of this display have been investigated during the stages of pairing and of reproduction behaviour in pairs and also in unpaired males. RLCS occurred in both sexes, but more often in males than in females (Tables 1 and 2). During pair formation males performed RLCS about seven times as much as females. The frequency of RLCS showed a sharp decrease during the later stages of the reproduction cycle (Table 2 vs Table 1). However, a slight increase in frequency was observed when the young were 10-25 days old. In unpaired males the RLCS frequency was higher among birds that conquered and defended their territory than among non territorial birds (Table 3).

In males, half of the RLCS were complete, whereas in females most were incomplete (71%) (Fig. 2). During pair formation complete RLCS was most common in both sexes. As the reproduction cycle progressed, the sequences became increasingly incomplete in both sexes. Of all RLCS in unpaired males (Fig. 3) 91% were complete during territory conquering, and in general complete RLCS occurred more often in unpaired than in paired males.

Several functions can be attributed to RLCS display: it attracts unpaired females, strengthens the pair bond and is a greeting ceremony, thus belonging to the group of 'distance-reducing' displays. RLCS can however, also be a 'distance-increasing' display used against intruders or near-intruders.

Jacques Van Impe, Dr. Van de Perrelei 51B, B - 2140 - Borgerhout (België).

INLEIDING

Na een uitgebreide studie van de biologie van de Zwartkopmeeuw besloot Mauersberger (1970) dat het gedrag van deze soort uniek is binnen de groep der meeuwachtigen. Daarom zou ze beschouwd kunnen worden als de enige vertegenwoordiger van een ontwikkeling die zich van de stamvorm van de huidige Laridae in een vroeg stadium heeft afgesplitst.

Hoofdstelut van dit bijzonder gedrag is het "Wiegen" (Wiegefolge of Rocking Long Call Sequence van Mauersberger 1970; Jauchzeremonie van Il'icev & Zubakin 1990; Long-call Display van Cramp & Simmons 1982). Zelfs bij een oppervlakkig bezoek aan de broedplaatsen treft dit zeer opvallend gedrag onmiddellijk het oog van de waarnemer.

De wiegebeweging, uitvoerig in hogervermelde werken beschreven, duurt drie tot acht seconden en bestaat in haar ideale, volledige uitvoering, uit drie fasen (Fig. 1):

a. Buigfase. Lichaam naar voor neigend; hals naar voor gestrekt; poten een weinig gebogen; licht geopende snavel naar beneden wijzend.

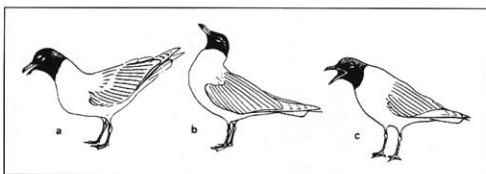
b. Na terugkeer tot een normale stand wordt de hals stijf naar achter geslagen en de borst opgericht; hierop volgen één à drie opwaartse kopstoten waarbij de snavel gesloten blijft.

c. Vervolgens wordt de hals in een ruk naar voor en naar boven gericht en met wijd opengesperde snavel wordt de hoofddroep "a-eu-a" geuit.

Mits enige ervaring zijn in het veld de verschillende fasen

goed te herkennen, zodat vrij vlug onvolledig uitgevoerde wiegebewegingen van volledige kunnen onderscheiden worden. Bij onvolledig Wiegen blijft meestal de derde fase achterwege. Van eenzelfde fase kunnen meerdere varianten optreden, maar de onderlinge volgorde der fasen blijft onveranderd. Voor meer details wordt verwezen naar Mauersberger (1970).

Omtrent dit bijzonder gedrag blijven vele vragen open. Mauersberger (1970) dacht dat Wiegen alleen bij mannetjes voorkwam. Deze mening is in klassieke handboeken overgenomen (Cramp en Simmons 1982, Glutz von Blotzheim en Bauer 1982, Il'icev en Zubakin 1990). Het voorkomen



Figuur 1. De drie fasen van het Wiegen bij de Zwartkopmeeuw *Larus melanocephalus* (naar Il'icev en Zubakin 1990).

a Buigfase, **b** Opwaartse kopstoten, **c** Halsruk naar voren. *Figure 1. The three phases of the Rocking Long Call Sequence in the Mediterranean Gull *Larus melanocephalus* (after Il'icev and Zubakin 1990).*

a Bowing phase, **b** Upward movement of head, **c** Forward thrust of neck.

van Wiegen tijdens de verschillende stadia van de voortplantingscyclus was nog niet kwantitatief onderzocht, waardoor de functie van het Wiegen niet nauwkeurig omschreven was. Deze bijdrage poogt de kennis van dit voor de Zwartkopmeeuw zeer kenmerkend gedrag aan te vullen.

MATERIAAL EN METHODEN

Waarnemingen en verwerking

Tijdens de drie broedseizoenen van de periode 1993-1996 werd in een gemengde kolonie Kokmeeuw/Zwartkopmeeuw in het Antwerpse het voortplantingsgedrag van de Zwartkopmeeuw bestudeerd. Gegevens betreffende alle belangrijke gedragingen werden verzameld vanop een dijk, die een goed uitzicht gaf op de nesten van de kolonie die 150 à 300 m voor deze dijk waren gelegen. De onderzochte vogels bevonden zich in kleine kolonies van 3-6 paar (1996) of afzonderlijk (overige jaren) tussen de Kokmeeuwen. Hun nesten waren vooral te vinden op veldjes omgewaaide, overjarige stengels van de Zeeaster *Aster tripolium*. Elk jaar werden 4-5 broedparen en een 3-tal ongepaarde mannetjes intens gevolgd.

De waargenomen wieggedragingen werden ingesproken op een cassette-recorder, waarbij voor zover mogelijk een onderscheid werd gemaakt tussen volledige en onvolledige bewegingen. Hun frequenties met de bijhorende 95%

betrouwbaarheidsgrenzen werden nadien berekend per tijdseenheid.

Tijdens het voortplantingsproces werden volgende stadia herkend: 1)paren in vorming, 2)paren zonder territorium 3)territorium veroverende paren en 4)territorium houdende + verdedigende paren. Nadien volgden: 5)nestbouw, 6)broeden en 7)hoeden. Bij ongepaarde mannetjes onderscheiden we de volgende stadia: 1)niet-territorium houdende, 2)territorium veroverend en 3)territorium houdend + verdedigend. Ongepaarde wijfjes werden te kortstondig opgemerkt om verwerking van gegevens mogelijk te maken. De Tabellen 1-3 vermelden voor elk geslacht en stadium de tijdsduur van de waarnemingen in minuten. Wiegbewegingen werden alleen aangetekend bij 'actieve' vogels: rust- en vliegtijden bleven buiten beschouwing. Afgezien van twee paar die in 1994 gevolgd werden vanop een afstand van ± 120 m, bleek de waarnemingsafstand doorgaans te groot om uitgebrachte roepen (hoofd-roep, 'mew-call') te identificeren.

Herkenning van de geslachten bij de Zwartkopmeeuw

In tegenstelling tot de Kokmeeuw *L. ridibundus* (Moynihan 1955), komt bij de Zwartkopmeeuw een vrij opvallend seksueel dimorfisme voor. Hierdoor zijn in het veld de partners vrij goed van elkaar te onderscheiden.

Mannetjes zijn heel wat groter dan wijfjes en hebben een zwaardere kop en een langere, hogere snavel. Mannetjes

Tabel 1. Frequentie van Wiegen bij beide geslachten van de Zwartkopmeeuw *L. melanocephalus* tijdens vroege en late stadia van het paargedrag (1993 - 1995).

Table 1. Frequency of the Rocking Long Call Sequence among both sexes of Mediterranean Gull during early and late stages of pairing behaviour (1993 - 1995).

Stadium / Stage	1993		1994		1995		Totaal / Total		
	Mann.	Vr.	Mann.	Vr.	Mann.	Vr.	Mann.	Vr.	
Paarvorming <i>Pair formation</i>	t	68	68		34	42	102	110	
	n/min.	1,000	0,176		1,706	0,190	1,235	0,181	
	n/30 min.	30,0	5,3		51,2	5,7	37,0	5,4	
							(34,2-39,9)	(3,3-7,6)	
Niet-territoriumhoudend <i>Non territorial pairs</i>	t	96	92	112	107	199	187	407	386
	n/min.	0,292	0,130	0,294	0,140	0,332	0,139	0,312	0,137
	n/30 min.	8,8	3,9	8,8	4,2	10,0	4,2	9,4	4,1
								(8,0-10,7)	(3,1-5,1)
Territorium veroverend <i>Territory conquering pairs</i>	t	100	96			99	99	199	195
	n/min.	0,320	0,104			0,545	0,242	0,432	0,174
	n/30 min.	9,6	3,1			16,3	7,3	13,0	5,2
								(10,9-15,0)	(3,6-6,8)
Terr. houdend en verdedigend <i>Territorial and territory defending pairs</i>	t	314	351	469	450	240	346	1023	1147
	n/min.	0,334	0,176	0,247	0,155	0,279	0,240	0,281	0,187
	n/30 min.	10,0	5,3	7,4	4,6	8,4	7,2	8,4	5,6
								7,6-9,3	4,9-6,3

Legende / Legend:

Mann. : male Vr. : female

t : waarnemingstijd in minuten / observation time in minutes

n : aantal Wiegacties (volledige + onvolledige)

() : 95 % betrouwbaarheidsgrenzen / 95 % confidence limits

Tabel 2. Frequentie van Wiegen bij beide geslachten van de Zwartkopmeeuw tijdens de stadia van voortplantingscyclus (1994 - 1996). Voor Legende zie Tabel 1.

Table 2. Frequency of the Rocking Long Call Sequence among both sexes of Mediterranean Gull during the stages of reproduction behaviour (1994-1996). For Legend see Table 1.

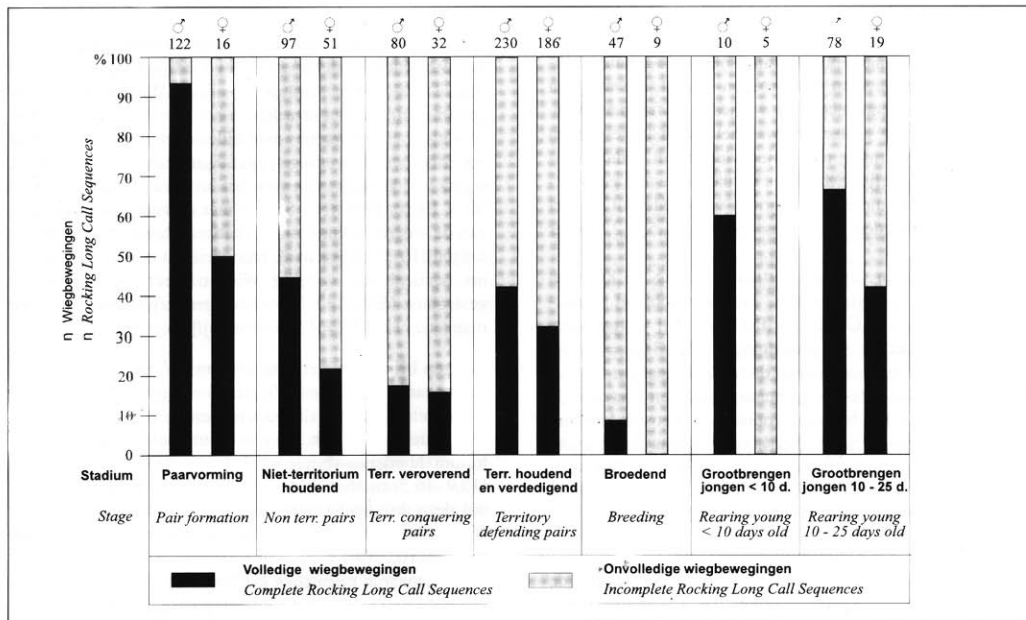
Stadium / Stage	1994		1995		1996		Totaal / Total	
	Mann.	Vr.	Mann.	Vr.	Mann.	Vr.	Mann.	Vr.
Nestbouw <i>Nestconstruction</i>	55 n/30 min. 0,0	55 0,0	64 0,5	59 0,0	88 0,0	112 0,0	207 0,1	226 0,0
Broeden <i>Breeding</i>	659 n/30 min. 1,6	767 0,1	557 0,2	602 0,2	720 0,3	279 0,0	1936 0,7	1648 0,2
Grootbrengen jongen <i>Rearing young</i>								
Jongen < 10 dagen <i>Young < 10 days old</i>	708 n/30 min. 0,3	425 0,2	450 0,2	753 0,1			1158 0,2	1178 0,1
Jongen 10-25 dagen <i>Young 10-25 days old</i>	1610 n/30 min. 1,3	1074 0,5	348 0,4	173 0,0			1958 1,2	1247 0,4
Totaal / Total							5259 0,8 (0,6-0,9)	4299 0,2 (0,1-0,3)

Figuur 2. Procentueel voorkomen van volledige en onvolledige Wiegbewegingen bij beide geslachten van de Zwartkopmeeuw tijdens verschillende stadia van de voortplantingscyclus.

Getal boven elke kolom: aantal onderzochte wiegbewegingen.

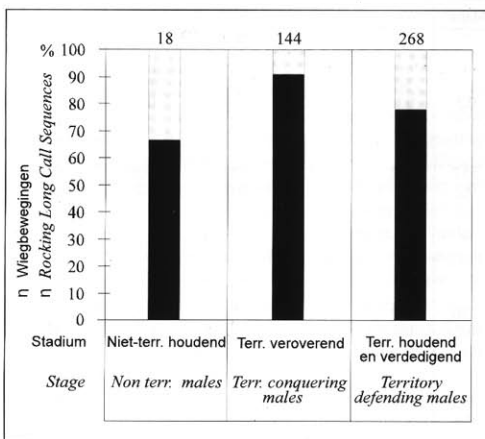
Figure 2. Occurrence (%) of complete and incomplete Rocking Long Call Sequences in both sexes of the Mediterranean Gull during the different stages of the reproduction cycle.

Number above each column: number of examined sequences.



Figuur 3. Procentueel voorkomen van volledige en onvolledige Wiegbewegingen bij ongepaarde mannetjes Zwartkopmeeuw op de broedplaats.

Figure 3. Occurrence (%) of complete and incomplete Rocking Long Call Sequences in unpaired males of the Mediterranean Gull on the breeding grounds.



vertonen bovendien een meer opgerichte houding en een bijzonder agressief verdedigingsgedrag. Door de voorjaarsrui naar het practklee kunnen witte vlekken in het zwart kopmasker een hulpmiddel zijn voor een individuele herkenning.

RESULTATEN

Wiegen tijdens vroege en late stadia van het paargedrag

In elk onderzocht stadium van het paargedrag kwam Wiegen bij beide geslachten voor (Tabel 1). Ditgedrag was vooral frequent bij het mannetje tijdens de paarvorming, met ongeveer één wiegbeweging per minuut of 37,0 (34,2 - 39,9) wiegbewegingen per 30 min. Tijdens de gehele periode die de nestbouw en het broeden voorafgaat wiegden mannetjes opvallend meer dan wijfjes. Het frequentiever-schil tussen beide geslachten was het meest uitgesproken tijdens de paarvorming; mannetjes wiegen dan bijna zevenmaal meer dan wijfjes. Maar ook bij paren die nog geen territorium hielden, die een territorium veroverden of die het verdedigden, Wiegden mannetjes ongeveer 1,5 à 2,5 meer dan wijfjes.

Tijdens alle stadia van de voortplanting (Fig. 2) kwamen volledige wiegbewegingen heel wat meer voor bij mannetjes dan bij wijfjes ($G = 38,84; P < 0,001$). Bij wijfjes overheersten onvolledige wiegbewegingen (226/318) = 71%), terwijl deze bij mannetjes maar de helft uitmaakten van het totaal (334/664 = 50%). Voor beide geslachten was over de periode die aan het broeden voorafging, het aandeel van volledige wiegbewegingen het hoogst tijdens de paarvorming (114/122 = 93% voor mannetjes en 8/16 = 50% voor wijfjes), in vergelijking met de drie andere stadia in Fig. 2 vermeld (230/676 = 34%) ($G = 147,6; P < 0,001$).

Wiegen tijdens het voortplantingsgedrag

Van zodra de eigenlijke voortplanting aanving, daalde de wiegfrequentie opvallend. Tijdens de nestbouw bleek

Tabel 3. Frequentie van Wiegen bij ongepaarde mannetjes Zwartkopmeeuw op de broedplaatsen (1993-1996). Voor Legende zie Tabel 1.

Table 3. Frequency of the Rocking Long Call Sequences among unmated males of Mediterranean Gull on the colony site (1993-1996). For Legend see Table 1.

Stadium / Stage	t	n/min.	n/30 min.
Niet-territorium houdend Non territorial males	116	0,302	9,1 (6,5-11,5)
Territorium veroverend Territory conquering males	271	0,491	14,7 (12,9-16,5)
Territorium houdend en verdedigend Territorial and territory defending males	714	0,534	16,0 (14,9-17,1)

Wiegen nagenoeg afwezig bij beide geslachten en ook in latere stadia werd doorgaans minder dan eenmaal per 30 min. gewiegd (Tabel 2). Bij deze zeer geringe frequenties schenen mannetjes opnieuw meer te wiegen dan wijfjes: $t_{0,05(\infty)} = 14,330; P < 0,001$. Een zeer lichte heropflakking van de wiegfrequentie werd vastgesteld wanneer de jongen 10-25 dagen oud zijn; mannetjes wiegden dan gemiddeld 1,2 (0,9 - 1,4) en wijfjes 0,4 (0,2 - 0,6) maal per 30 min. Voor beide geslachten leek deze frequentie statistisch toegenomen tegenover het stadium van het hoeden van jongen die nog geen 10 dagen oud zijn (voor mannetjes: $t_{0,05(\infty)} = 6,922; P < 0,001$ en voor wijfjes: $t_{0,05(\infty)} = 2,862; P < 0,01$).

Deze opvallende daling van de wiegfrequentie ging gepaard met een afname van het aandeel volledige wiegbewegingen (Fig. 2). Bij wijfjes werd geen volledig Wiegen meer waargenomen tijdens het broeden en het grootbrengen van klei-nen jongen. Bij mannetjes nam tijdens het broeden het aantal volledige wiegbewegingen zeer significant af (4/47 = 9%), tegenover de drie stadia voor het broeden (154/407 = 38%) ($G = 19,50; P < 0,001$). Samen met de zeer lichte toename van de wiegfrequentie tijdens het grootbrengen van grotere jongen (10-25 dagen oud), nam wellicht ook in dit stadium het aandeel van volledig Wiegen weer toe voor beide geslachten (52/78 = 67 % volledige wiegbewegingen voor mannetjes en 8/19 = 42 % voor wijfjes).

Wiegen bij ongepaarde mannetjes

Ongepaarde mannetjes Wiegden heel geregeld (Tabel 3). Bij vogels zonder territorium noteerden wij 9,1 (6,5 - 11,5) wiegacties per 30 min. Bij territorium veroverende en territorium houdende vogels lag de frequentie hoger: resp. 14,7 (12,9 - 16,5) en 16,0 (14,9 - 17,1) maal per 30 min. Verdelen wij deze drie stadia over twee categorieën, één zonder en één met territorium, dan onderscheiden deze zich zeer significant: $t_{0,05(\infty)} = 19,14; P < 0,001$.

Bij ongepaarde mannetjes lag het aandeel volledige wiegbewegingen hoog: van al hun wiegbewegingen waren 82%

(352/430) volledig. Dit is opvallend meer dan bij gepaarde mannetjes (Fig.2): 51% (268/529) ($G = 105,4$; $P < 0,001$). Van de drie stadia in Fig. 3 vermeld, is dit van territoriumverovering het rijkst aan volledige wiegbewegingen: 91% (131/144) in vergelijking met de andere stadia: 77% (221/286) ($G = 13,33$; $P < 0,001$).

DISCUSSIE

Voorkomen van het Wiegen

Wiegen kwam zowel bij mannetjes als bij wijfjes voor, zij het bij deze laatste in mindere mate. Naarmate het voortplantingsproces vorderde, daalde de wiegfrequentie en nam het aandeel volledige wiegbewegingen bij beide geslachten af. Deze regel werd blijkbaar niet meer gevolgd bij het grootbrengen van oudere jongen (10-25 dagen); de wiegfrequentie nam dan een weinig toe en volledige wiegbewegingen kwamen opnieuw meer voor. In het algemeen verliep de frequentie van de wiegbewegingen parallel aan de frequentie van de conflicten. Met het vorderen van het broedseizoen worden beide oudervogels zichtbaar rustiger en minder agressief, maar eens de jongen groter zijn, nam de agressiviteit van de ouders weer toe.

Wiegen was algemeen verspreid en kwam ook regelmatig voor bij zittende en zwemmende vogels. Zelfs vogels in eerste zomerkleed die maar tijdelijk de kolonie bezoeken, konden reeds volwaardig Wiegen. Maximale wiegfrequenties werden vastgesteld tijdens de paarvorming, wanneer zowel gepaarde als ongepaarde vogels samen verbleven op tijdelijke verzamelaarsplaatsen binnen de kolonie, in de zogenaamde "clubs" (Tinbergen 1953). Hier telden we bij een mannetje tot vijf wiegbewegingen in twee minuten. Het wieggedrag bleek sterk gebonden aan het stadium van de voortplantingscyclus en niet aan het jaargetijde. Ongepaarde mannetjes Wiegen immers tot diep in mei, wanneer paren met de broed- of jongenzorg bezig waren en nog maar zelden dit gedrag vertoonden.

Onze waarnemingen en bijkomend onderzoek van de literatuur (Moynihan 1955, 1962) bevestigden de mening van Mauersberger (1970) dat Wiegen de Zwartkopmeeuw eigen is. Ook de onlangs bestudeerde zeldzame Reliktmeeuw *L. relictus*, vertoont geen gedrag dat met het Wiegen kan vergeleken worden (Zubakin en Flint 1990). De specificiteit van het Wiegen komt nog meer tot uiting doordat vele uitingen van dreig- en baltsgedrag die bij andere Laridae zijn beschreven, niet of zeer weinig voorkomen bij de Zwartkopmeeuw (Mauersberger 1970; Taverner 1976; eigen waarnemingen). Wellicht vertoont Wiegen nog de beste overeenkomst met de 'Oblique-cum-Long-Call' van de Stormmeeuw *L. canus*, zoals blijkt uit de beschrijvingen gegeven door Weidmann (1955), Tinbergen (1960) en Glutz von Blotzheim & Bauer (1982).

Functies van het Wiegen

Uit onze waarnemingen volgt dat heel wat functies aan het Wiegen kunnen toegekend worden.

- Tijdens de paarvorming is Wiegen de voornaamste uiting van het baltsgedrag. Het Wiegen van mannetjes lokt ongepaarde wijfjes; is de paarband eenmaal gevormd, dan wordt deze door Wiegen bevestigd en versterkt. Bij het begin van de paarvorming kwamen ongeveer 32 % van alle wiegacties simultaan bij beide oudervogels voor ($n = 34$).
- Wanneer de paarband hechter wordt, treedt Wiegen regelmatig op als een begroetingsceremonie tussen de ouders,

vooral bij het neerstrijken.

- Wiegen komt bovendien voor als dreig- en aanvalshouding. Niet zelden wordt de wiegactie gevolgd door een flinke aanval tegen een al te aanstellerige soortgenoot of tegen een Kokmeeuw. Bij ongepaarde territoriumverdedigende mannetjes werd ongeveer 75 % van de wiegacties ($n = 258$) door een aanval gevolgd.

Het Wiegen heeft dus verscheidene functies. Dit gedrag wordt zowel aangewend om vogels dicht bij elkaar te brengen ("distance-reducing display", Tinbergen 1960) als om hun onderlinge afstand te bevorderen ("spacing-out display"). Zoals bij veel vogelsoorten (Tinbergen 1960), schijnt bij de Zwartkopmeeuw de paarvorming te worden opgebouwd uit gedragingen die identiek zijn aan of sterk lijken op gedragspatronen die worden aangewend bij vijandige ontmoetingen.

Meer dan waarschijnlijk ondergaat het Wieggedrag subtiel variaties die afhankelijk zijn van de uitgeoefende functie. Het opmerken van zulke detailwaarnemingen ligt echter buiten het bereik van de veldwaarnemer. Filmopnamen zouden de nauwkeurigheid van de waarnemingen aanzienlijk kunnen verhogen, zoals van Rhijn (1981) heeft aangetoond bij een gedragsstudie van de Kokmeeuw. Het zou zeker de moeite lonen een meer geraffineerd onderzoek in te stellen naar dit voor de Zwartkopmeeuw zo kenmerkend gedrag.

Dankwoord

Met veel dank aan wijlen Rogier De Fraine die het manuscript heeft verbeterd. K. Devos en A. Anselin gaven kritische opmerkingen.

Referenties

- Cramp S., K.E.L. Simmons (eds.), 1982. *The Birds of the Western Palearctic*. Vol.3. Oxford University Press, Oxford.
- Glutz von Blotzheim K.M., U.N. Bauer, 1982. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Band 8/1 Charadriiformes (3. Teil). Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- Il'icev V.D., V.A. Zubakin, 1990. *Handbuch der Vögel der Sowjetunion*. Band 6/Teil 1. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.
- Mauersberger G., 1970. Verhalten und taxonomische Stellung der Schwarzkopfmöwe (*Larus melanocephalus* Temminck). *Beitr. Vogelkd.* 15: 209-319.
- Moynihan M., 1955. Some aspects of reproductive behavior in the Black-headed Gull (*Larus ridibundus ridibundus* L.) and related species. *Behaviour* Suppl. 4: 1-201.
- Moynihan M., 1962. Hostile and sexual behavior patterns of South American and Pacific Laridae. *Behaviour* Suppl. 8: 1-365.
- Taverner J.H., 1976. Voice, behaviour and display of Mediterranean Gulls. *Brit. Birds* 69: 4-8.
- Tinbergen N., 1953. *The Herring Gull's World*. Collins, Londen.
- Tinbergen N., 1960. Comparative studies of the behaviour of Gulls (Laridae): a progress report. *Behaviour* 15: 1-70.
- van Rhijn J.G., 1981. Units of behaviour in the Black-headed Gull. *Anim. Behav.* 29: 586-597.
- Weidmann U., 1955. Some reproductive activities in the Common Gull, *Larus canus* L. *Ardea* 43: 85-132.
- Zubakin W.A., & W.E. Flint, 1980. Ökologie und Verhalten der Reliktmöwe (*Larus relictus* Lönbn.). *Beitr. Vogelkd.* 26: 253-275.