

DE GEOGRAFIESE VARIATIE VAN DE ZEEKOET
(URIA AALGE, PONTOPPIDAN) EN DE MOGE-
LIJKE RELATIE HIERVAN MET DE LAAT-
PLEISTOCENE GESCHIEDENIS VAN DE NOOR-
DELIJKE ATLANTIESE OCEAAN.

W.J.R.de Wijs

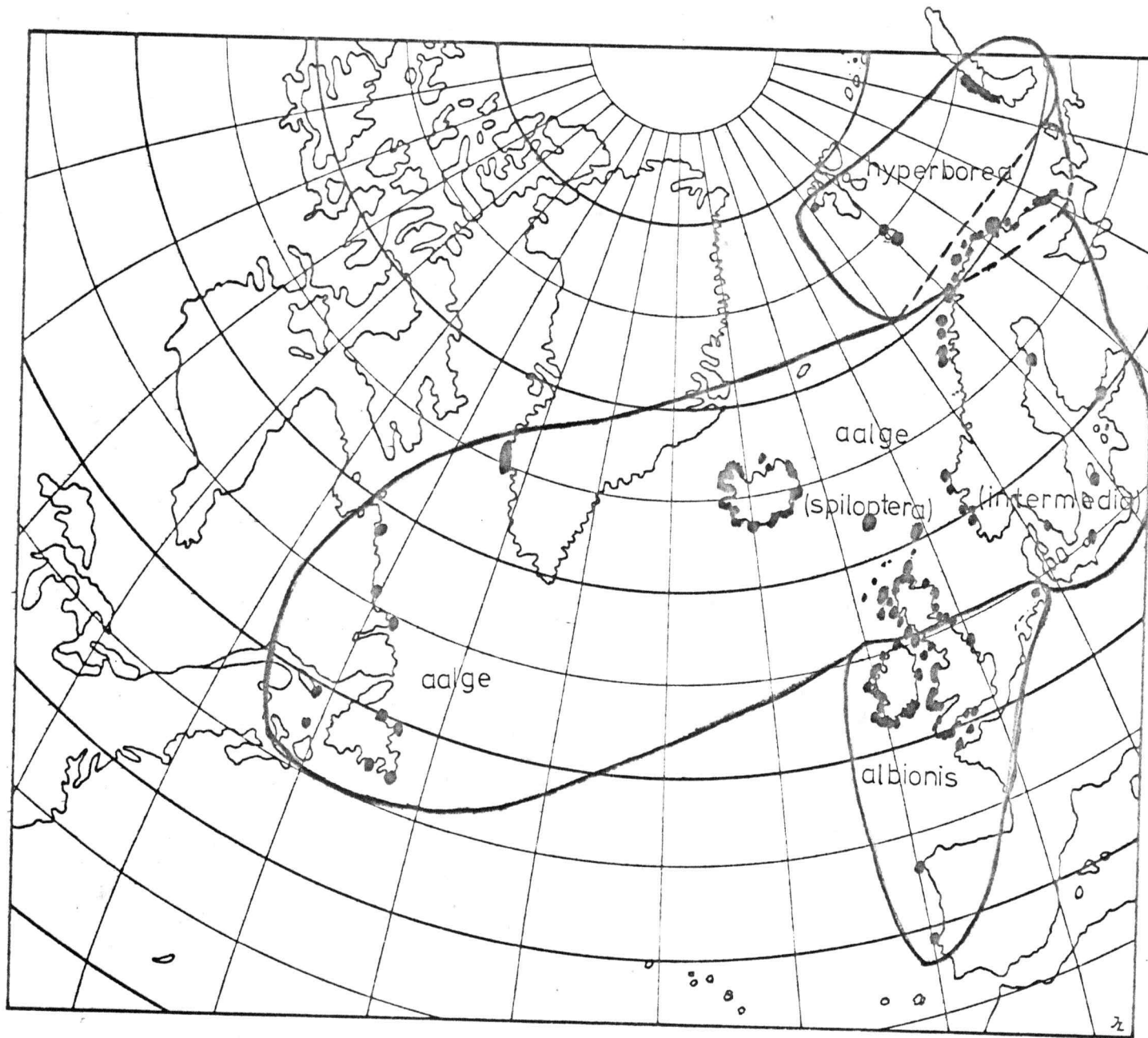
DOKTORAALVERSLAG SYSTEMATIESE EN
GEOGRAFIESE DIERKUNDE
© ITZ:UNIVERSITEIT VAN AMSTERDAM
APRIL 1978

INHOUD

1	<u>INLEIDING</u>	2
1.1	Inleiding en probleemstelling	2
1.2	Over het begrip subspecies	2
2	<u>METHODE</u>	2
3	<u>RESULTATEN</u>	5
3.1	De Nederlandse Zeekoeten	5
3.1.1	Inleiding (materiaal)	5
3.1.2	Seizoensvariatie	8
3.1.3	A en C dieren	8
3.1.4	Aanwezigheid van A en C dieren in Nederland	8
3.1.5	Mogelijke herkomst van het Nederlandse materiaal	9
3.2	De broedvogels	11
3.2.1	Materiaal	11
3.2.2	Vleugellengte	12
3.2.3	Tarsuslengte	12
3.2.4	Middenteenlengte	12
3.2.5	Snavellengte (v/a neusgat)	14
3.2.6	Snavellengte (v/a 1 ^e veerbases)	14
3.2.7	Snavelhoogte (thv.gonys)	14
3.2.8	Snavelhoogte (thv.1 ^e veerbases)	16
3.2.9	Gonys	16
3.2.10	Rugkleur	16
3.2.11	Flankstreping	18
3.2.12	Ondervleugelvlekken	18
3.2.13	Samenvatting van de resultaten en enkele verhoudingen	18
4	<u>ANDERE BRONNEN VAN GEGEVENS</u>	24
4.1	Trekgegevens	24
4.2	De gebilde vorm	24
5	<u>DE SITUATIE TIJDENS HET WÜRM EN DE PERIODE DAARNA</u>	26
5.1	De gegevens van McIntyre et al	26
5.2	Waar zaten de Zeekoeten tijdens het Würm en wat deden ze erna	26

6	<u>AREALEN VAN ANDERE ATLANTIESE ALCIDAE EN</u> <u>HUN MOGELIJKE REFUGIA</u>	33
6.1	Uria lomvia	33
6.2	Alle alle	33
6.3	Alca torda	33
6.4	Fratercula arctica	37
6.5	Cepphus grylle	37
6.6	Mogelijke refugia en de vormen die hier ver- blijf hielden	42
7	<u>KONKLUSIES</u>	43
7.1	Verskillende Atlantiese Zeekoet-subspecies of niet ?	43
7.2	Hoe kwam de huidige geografiese variatie tot stand ?	44
7.3	Wenken voor toekomstig onderzoek	46
8	<u>DANK</u>	46
	<u>LITERATUUR</u>	58

AREAAL VAN URIA AALGE



- 1 -

Subspecies volgens Vaurie (1965),
tussen haakjes Salomonsen (1944)

1 Inleiding en probleemstelling

1.1 Inleiding en probleemstelling.

In de Atlantiese Oceaan vertoont de Zeekoet Uria aalge geografiese variatie in afmetingen, rugkleur en hoeveelheid vlekken en strepen op resp. ondervleugeldekveren en flanken. Door diverse auteurs worden op grond hiervan een aantal Atlantiese subspecies van Uria aalge onderscheiden, variërend van 3 (Witherby et al, 1941 en Vaurie, 1965) tot 5 (Salomonsen, 1944); zie kaart 1. In het kader van het onderzoek op het Instituut voor Taxonomische Zoölogie naar de zoögeografie van Noord-Atlantiese zeevogels werd door mij materiaal van Uria aalge bestudeerd in het Zoölogisch Museum Amsterdam (ZMA), het Rijksmuseum van Natuurlijke Historie (RMNH) te Leiden en het Universitetets Zoölogiske Museum (ZMK) te Kopenhagen en voorts materiaal geleend uit het British Museum (Natural History) (BM).

De resultaten van mijn bevindingen werden vergeleken met die van Salomonsen (1944), Storer (1952) en Vaurie (1965), waarna getracht werd om een oorzaak te vinden voor deze geografiese variatie en wel met name in verband met de laatste ijstijd (Würm).

1.2 Over het begrip subspecies.

Wil men een aantal populaties van een diersoort als aparte subspecies beschouwen, dan moet men hiervoor een goede reden hebben. Mayr (1969, p.41) definiëerde de subspecies als: "an aggregate of phenotypically similar populations of a species, inhabiting a geographic subdivision of the range of the species, and differing taxonomically (= by sufficient diagnostic morphological characters) from other populations of the species". Dat "sufficient" is natuurlijk nogal vaag, maar Mayr's "Coëfficiënt of Difference" is hierin weer een tegemoetkoming, hoewel er ook wel weer te discussiëren valt over de grenswaarde hiervoor. Het lijkt er echter op dat vele onderzoekers de 75%-regel hebben geaccepteerd die korrespondeert met een CD-waarde van 1.28 (zie Mayr, 1969, p.190). In 7.1 kom ik hierop terug.

2 Methode

Van vogels in zomerkleed, ouder dan de eerste winter, werden maten van vleugel, snavel en poot genomen. Eerstejaars vogels zijn te herkennen aan kleine, lichtgekleurde snavels; vaak ook aan nog niet geheel uitgegroeide vleugels. Voor de beperking van het onderzoek tot vogels in zomerkleed zie 3.1.2 .

Vleugellengte

Gemeten werd de maximale lengte, m.b.v. een lineaal met een stopblokje bij zoveel mogelijk gestrekte en platgedrukte vleugel, tot op 1 mm. nauwkeurig.

Tarsuslengte

Deze maat werd bepaald volgens Storer (1952) (zie fig.1a), aan de binnenzijde van de poot, omdat een andere maat nauwelijks mogelijk is. Tot op 0.5mm. nauwkeurig werd er afgelezen m.b.v. een steekpasser en een lineaal.

MEETMETHODEN

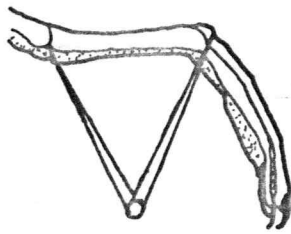


fig.1a tarsus

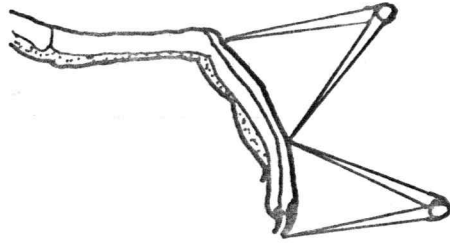


fig.1b middenteen

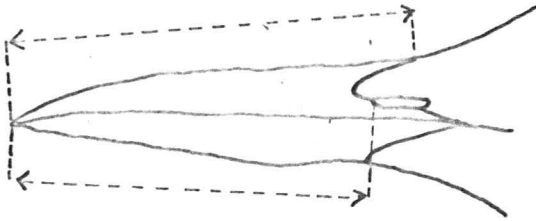


fig.2a snavellengte

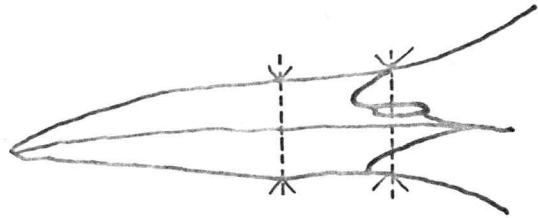


fig.2b snavelhoogte

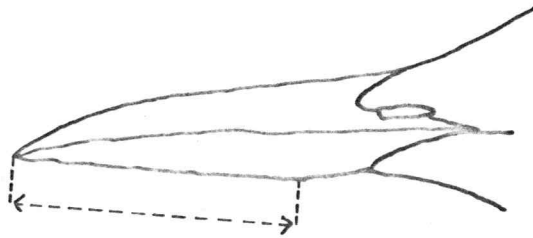


fig.2c gonys

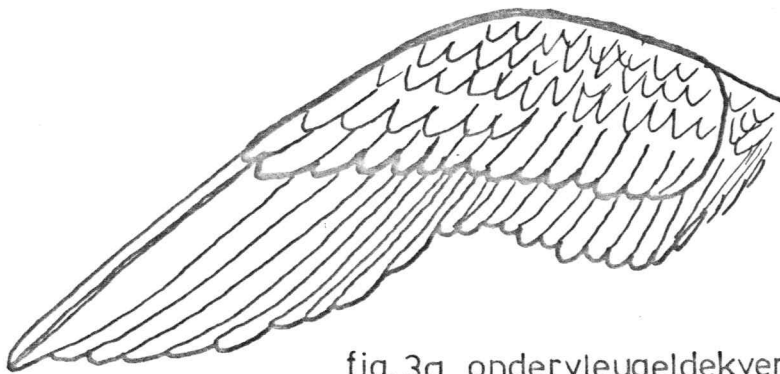


fig.3a ondervleugeldekkeren



fig.3b weinig

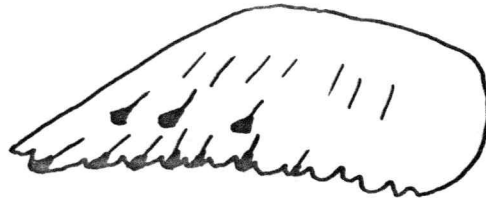


fig.3c matig



fig.3d zwaar



fig.3e
veertje bij
zeer zwaar

Middenteenlengte

Deze maat werd verkregen door optelling van de afstanden: van het begin van de middenteen tot het 2^e gewricht en van de afstand vanaf het 2^e gewricht tot de punt van de nagel, met behulp van een steekpasser en een lineaal (zie fig.1b) tot op 0.5 mm.nauwkeurig.

Snavellengte vanaf de bases van de eerste veertjes op de rug van de snavel

Deze klassieke maat is in mijn ogen niet zo betrouwbaar, omdat het beginpunt van de snavel, dwz.daar waar de veren ophouden, vaak niet goed te bepalen is.Tot op 1 mm.nauwkeurig werd deze maat mbv.een steekpasser en een lineaal bepaald. (zie fig.2a).

Snavellengte vanaf het (echte) neusgat

Een in mijn ogen zeer betrouwbare en zeer nauwkeurig mbv. een schuifpasser te bepalen maat. Gemeten wordt de afstand van de voorste rand van het ademgat (neusgat) tot de snavelpunt (zie fig.2a). Tot op 0.1 mm.nauwkeurig bepaald. Deze maat is door iedereen goed te meten en is niet voor velerlei uitleg vatbaar zoals de vorige maat.

Snavelhoogte ter hoogte van de gonys

Deze maat spreekt voor zichzelf, zie fig.2b, wel werd er steeds voor gezorgd dat de snavel tijdens de meting goed gesloten was. Tot op 0.1 mm.nauwkeurig werd er met behulp van een schuifpasser gemeten.

Snavelhoogte ter hoogte van de bases vd.eerste veertjes op de rug van de snavel

Omdat het punt "eerste veertjes" vaak niet goed te bepalen is (zie bij snavellengte) is ook deze maat niet altijd even betrouwbaar , te meer daar op dit punt enigszins wijkende snavels vaak niet goed meer te sluiten zijn. Desalniettemin werd toch mbv.een schuifpasser tot op 0.1 mm.nauwkeurig gemeten (zie fig. 2b).

Gonys

Gemeten werd de afstand van de zichtbare"hoek" van de ondersnavel tot de punt van de ondersnavel (zie fig.2c)mbv. een schuifpasser en tot op 0.5 mm.nauwkeurig.

Bovendien werd van elk dier genoteerd:

Zijde (flank) streping

De mate hiervan is echter voor een niet onbelangrijk deel afhankelijk van de methode van balgen (prepareren). Dik opgestopte huiden hebben de flankstreping duidelijker zichtbaar dan minder opgestopte. De mate van streping werd door mij ingedeeld in 3 categorieën: weinig,matig en veel.

Hoeveelheid vlekken op de ondervleugeldekveren

Deze werd in 4 categorieën ingedeeld:

geen: ondervleugel geheel wit.

weinig: alleen enkele randjes en/of schachten donker (zie fig.3b)

matig: enkele veertoppen wat uitgebreider donker tot vlekken duidelijk aanwezig (zie fig. 3c).

veel (zwaar): over het gehele ondervleugeldekverenveld duidelijke (grote) vlekken aanwezig, soms zelfs zo dat de veertjes zelf grotendeels donker zijn (zie fig.3d en e).

Rugkleur

Van alle vogels (in zomerkleed) werd de rugkleur, met name midden op de (boven)rug, vergeleken met die van een tweetal standaardexemplaren en wel altijd bij diffuus daglicht. De rugkleur werd gekozen omdat de kopkleuren van alle populaties minder verschillen (en altijd wat bruiner zijn) dan de rugkleuren.

De standaardexemplaren waren:

A: ♂ zomerkleed, ZMA 22584, maart 1967, zuidkust Engeland.
kop: boven Munsell 10 YR 3/2, onder 10 YR 3/1.5,
rug: 10 YR 3.8/1

C: ♂ zomerkleed, ZMA 27762, dec. 1973, Hollandse kust.
kop: boven Munsell 10 YR 3/1.5, onder: 10 YR 3/1.5,
rug: 10 YR 2.5/0.5.

Aanvankelijk werden bovendien ook nog standaardexemplaren B en D gebruikt. B bleek later minder geschikt omdat de rugveren erg gesleten waren, D was zō donker (rug: 2.5 Y 2.5/0) dat deze kleur verder nergens werd aangetroffen, bovendien was dit exemplaar in winterkleed. Wel was leuk dat dit dier geringd was te Fair Isle en de herkomst dus bekend was, ook al werd hij als verkeersslachtoffer op de Afsluitdijk gevonden.

De rugkleuren werden als volgt ingedeeld:

A: als A of bruiner.

A-C en A-C: intermediair gekleurd, sommigen wat dichter bij A dan bij C.

A-C: donkere intermediairen.

C: als C of iets donkerder.

3 Resultaten

3.1 De Nederlandse Zeekoeten

3.1.1 Inleiding (materiaal)

In de musea te Leiden en Amsterdam is een vrij groot aantal uit Nederland afkomstige Zeekoeten aanwezig. Het merendeel bestaat uit duidelijk jonge (eerstejaars) dieren en deze werden dus niet verder bestudeerd (zie ook 2). De rest kon voor het onderzoek van de geografiese variatie niet gebruikt worden omdat de herkomst (het broedgebied) niet bekend was. Wel konden deze dieren gebruikt worden om de seizoensvariatie te demonstreren.

TABEL 1 SNAVELLENGTE (neusgat) VAN NEDERLANDSE ZEEKOETEN
PER KLEURKLASSE EN PER KLEED

kleed	sex	kleur	n	spreiding	gem.	SD	t
Z	♂	A	21	40.1 - 46.5	42.66	1.90	0.56
W	♂	A	12	39.8 - 45.4	42.29	1.62	
Z	♂	C	4	42.2 - 44.8	43.45	1.08	1.56
W	♂	C	7	39.4 - 43.7	41.67	2.09	
Z	♀	A	26	37.4 - 45.1	40.66	1.91	-0.17
W	♀	A	11	38.0 - 43.8	41.16	1.72	
Z	♀	C	3	39.9 - 43.5	41.67	1.80	0.21
W	♀	C	8	37.9 - 46.5	41.28	2.93	

TABEL 2 SNAVELHOOGTE (thv.gonys) VAN NEDERLANDSE ZEEKOETEN
PER KLEURKLASSE, KLEED EN GESLACHT

kleed	sex	kleur	n	spreiding	gem.	SD	t
Z	♂	A	22	12.8 - 14.3	13.51	0.45	5.81
W	♂	A	12	12.0 - 13.1	12.63	0.37	
Z	♂	C	4	12.6 - 14.9	13.75	1.01	2.74
W	♂	C	8	11.2 - 13.2	12.48	0.63	
Z	♀	A	26	11.1 - 14.2	13.26	0.69	4.38
W	♀	A	11	11.3 - 12.9	12.24	0.52	
Z	♀	C	3	13.3 - 14.7	13.77	0.81	2.80
W	♀	C	8	11.4 - 13.6	12.34	0.74	

TABEL 3 AFSTAND VAN DE HOEK VD.GONYS TOT DE ONDERSNAVEL-
PUNT VAN DE NEDERLANDSE VOGELS

kleed	sex	kleur	n	spreiding	gem.	SD	t
Z	♂	A	21	27.5 - 35.5	31.85	2.06	2.61
W	♂	A	11	26 - 32.5	29.91	1.88	
Z	♂	C	4	28 - 35	32.00	3.16	1.73
W	♂	C	7	23 - 32	28.64	3.07	
Z	♀	A	25	27 - 35	30.98	2.12	1.96
W	♀	A	11	26 - 33	29.50	2.00	
Z	♀	C	4	29 - 33	30.88	1.93	0.92
W	♀	C	8	26.5 - 32	29.75	2.02	

3.1.2 Seizoensvariatie

Eigenlijk is het gebruik van deze term niet geheel juist; ik heb namelijk alleen de variatie bekeken in relatie met het verenkleed. Nu komt het winterkleed (W) wel voornamelijk in het najaar voor en het zomerkleed (Z) voornamelijk van februari tot augustus, maar enkele afwijkingen hiervan komen ook voor. In de tabellen 1 t/m 3 zien we dat de snavel-lengte tussen Z en W nauwelijks verschilt. (Dit duidt er dus mogelijk op dat hun herkomst ook niet verschilt). De snavel-hoogte daarentegen verschilt statisties significant (tabel 2). Dit is er vermoedelijk tevens de oorzaak van dat de gonys-afstand tot de ondersnavelpunt ("gonys") ook tussen de beide kleden verschilt (bij de A-rugkleurige dieren zelfs nagenoeg significant; voldoende aantallen!)(tabel 3).

Vandaar dan ook dat voor het onderzoek verder uitsluitend Z-dieren zijn gebruikt.

Deze seizoensvariatie werd ook al door Verwey, 1923 en door Salomonsen, 1944 genoemd. Kennelijk is dit iets wat bij alle alkachtigen voorkomt.

3.1.3 A en C dieren

In de volgende hoofdstukjes (3.1.4 en 3.1.5) worden "A en C dieren" behandeld. Hieronder versta ik dan:

A dieren: alle A-rugkleurige dieren van voor 1964 en alle A-C-rugkleurige dieren van na 1964. Uitgegaan is namelijk van de veronderstelling dat C-dieren van voor 1964 dmv. "foxing" ("verbruining", ouderdomsverschijnsel van balgen) terecht kunnen komen in de categorie A-C.

C dieren: alle A-C en C en donkerder rugkleurige dieren van voor 1964 en alle C en donkerder rugkleurige individuen van na 1964.

1964: gekozen vanwege de gunstige aantalsverhoudingen van dieren ervoor en erna en bovendien redelijk recent.

3.1.4 Aanwezigheid van A en C dieren in Nederland

In het museum te Amsterdam (ZMA) werden de volgende aantallen aangetroffen: zie tabel 4.

TABEL 4	A	C	n
voor '64	34	15	49
%	69.4	30.6	
na '64	21	17	38
%	55.3	44.7	
G = 1.83 $\chi^2_{\text{vr.gr.1, 0.05}} = 3.48$			
dus $G < \chi^2$: geen korrelatie			

$p < 0.20$

→ Kortom: zelfs met het mogelijk bevoordelen van categorie A na 1964 zien we dat deze categorie duidelijk (maar niet significant) kleiner is dan A voor 1964.

Dit betekent dat het aandeel van bruinruggige dieren ("albionis") relatief is verminderd en dus dat dit (ook al is het niet significant) toch een aanwijzing is voor een achteruitgang van de albionis populatie. Nu noemde ook Cramp et al, 1974, al een achteruitgang van met name de vorm albionis en hebben er zich bovendien sinds 1964 een aantal rampen voorgedaan binnen deze zuidelijke populatie zoals de ramp met de "Torrey Canyon" in 1967 en de zg. "Irish Sea Wreck" in 1969, dus de door mij aangetroffen achteruitgang lag wel in de lijn der verwachtingen.

De gegevens uit het museum te Leiden heb ik niet in deze tabel gebruikt omdat het meeste aldaar aanwezige materiaal zo oud is dat ik bang was dat de meeste C-kleurige dieren al tot A-kleurig verbruind waren ("foxing", zie 3.1.3). Bovendien had men daar nauwelijks materiaal van na 1964. Overigens waren de percentages van voor 1964 aldaar gelijk aan die van Amsterdam nl. A = 70.2%, donkerder = 29.8%, n=84.

De meeste dieren werden aangetroffen in de maanden november t/m februari (ruim 70 % in ZMA), met als topmaand januari (dat laatste ook in Leiden). In die maanden werden ook nagenoeg alle donkere dieren aangetroffen.

3.1.5 Mogelijke herkomst van het Nederlandse materiaal

De bruinrugkleurige dieren zijn vermoedelijk allen albionis en kunnen afkomstig zijn van Helgoland (Stechow, 1938), de oostkust van Engeland (t/m de Farnes eilanden) en in mindere mate van de Ierse Zee en Lundy (Mead, 1974).

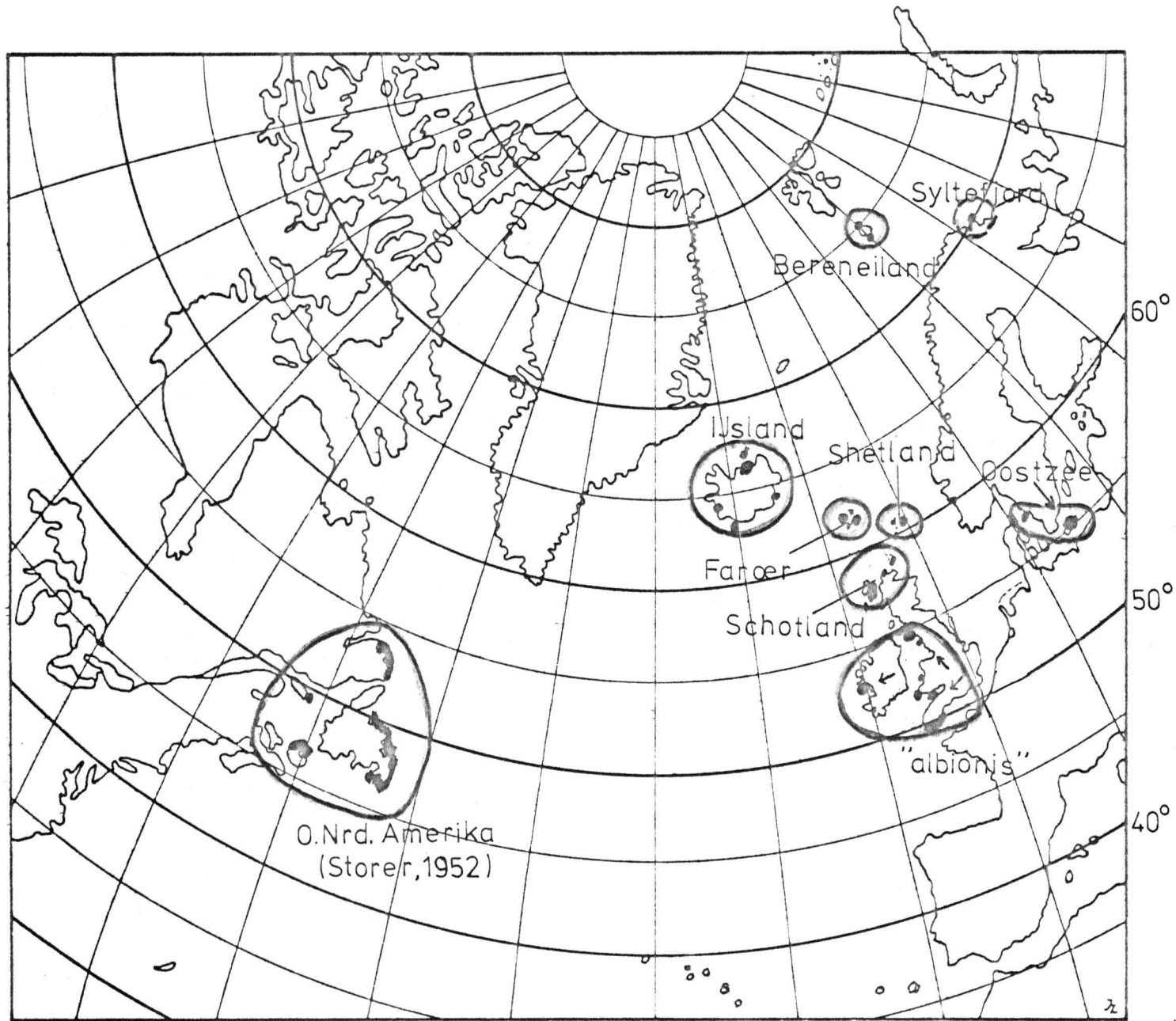
De donkerder dieren behoren vermoedelijk grotendeels tot de aalge-populaties en zijn afkomstig van Schotland (oostkust met name) (Mead, 1974), Shetland (vondst in 1974), Faroer (vondst in 1973) en misschien ook wel van Noorwegen, hoewel ik hierover geen ringgegevens tot mijn beschikking had. (Zie ook kaart 7 en par. 4.4).

Eén exemplaar, ZMA 17.311, 5/2/1964 Wijk aan Zee, gesl. onbekend, heeft een ongekend zware snavel. (hoogte bij gonys 15.2 mm., bij basis 15.8, tarsus 40, middenteen 60, snavellengte v/a neusgat 41.4, v/a veerbases 51, vleugel 202, zomerkleed, matige flankstreping, weinig tot matige onder-vleugelvlekken, rugkleur A-C). Op grond van tarsus, middenteen (!), snavellengte (v/a veerbases) en snavelhoogte (gonys)! zou dit exemplaar tot de vorm hyperborea kunnen behoren (zie 3.2). De andere maten sluiten dit niet uit, behalve de vleugellengte. Deze is zelfs zo klein dat hij het behoren tot deze populatie uitsluit, want zelfs Le Roi trof in 1911 zo'n kleine vleugel niet aan, hoewel hij er toch 70 had gemeten (Salomonsen, 1944, p.50). Zijn kleinste vleugel was 204 mm. (En ik meet de maximale maat). Wel vallen deze maten (met name vleugellengte en snavelhoogte) binnen de range van Pethon's dieren uit Finnmarken (Pethon, 1967), zodat we hier misschien de herkomst van dit exemplaar moeten zoeken.

In dat laatste geval gaat het erom: behoren de noord-Noorse dieren tot de vorm hyperborea of niet? (zie 3.2.4).

Een ander interessant geval is de losse vleugel ZMA 5687. Hiervan vermeldt Voous, 1948, p.13, dat de lengte (214 mm., ikzelf meet 215 mm.) zo groot is dat hij hem tot hyperborea rekent. Uit mijn gegevens (zie 3.2.1) blijkt dat deze maat niet bepalend is voor de vorm hyperborea alleen, maar ook voorkwam in mijn monster van de Faroer, terwijl Storer's gegevens aangeven dat een dergelijke lengte in O.Nrd.Amerika

HERKOMST MATERIAAL



ook voorkomt. Bovendien zegt Voous dat de ondervleugeldeveren gevlekt zijn. Bij kontrôle door mij bleek dat het uiterlijk van de ondervleugel inderdaad gevlekt is, maar dat dat komt omdat de veertjes nogal rommelig en verschoven op de vleugel zitten en we dus de altijd donkere veerbases zien (ook bij witte ondervleugels altijd aanwezig, ook in de Pacific). De veertjes, indien goed op hun plaats geschoven, blijken daarentegen in mijn categorie "weinig" te vallen (alleen een aantal schachten donker). De categorie "weinig" is echter bij mijn hyperborea-monster maar aanwezig in 15.4 % van de gevallen (2 van de 13). Het lijkt mij dan ook beter om in het geheel geen uitspraak te doen over de herkomst van dit dier, omdat de snavellengte van 52 mm., vermeld op het etiket, hoewel dat nogal lang is, toch ook nog voorkwam bij een nederlands dier met typiese albionis-rugkleur (ZMA 18.908). Dat de kleur van de bovenzleugel, die door Voous "dark mouse-grey" werd genoemd en nu door mij erg bruin werd bevonden, veranderd is in de loop van 30 jaar, is toe te schrijven aan "foxing" ("verbruining") door ouderdom van de balg. Desalniettemin is "dark mouse-grey" toch niet een kleur die veel voorkomt bij hyperborea, maar eerder bij albionis te verwachten is.

De eveneens door Voous genoemde vleugel ZMA 5688 is inderdaad tamelijk zwaar gevlekt en de kleur is eveneens veranderd en nu veel bruiner dan toen, hoewel hij donkerder is dan 5687.

→ Ik zou er dan ook voor willen pleiten dat de vorm hyperborea voorlopig van de nederlandse lijst wordt geschrapt. (zie ook 3.2.4).

3.2 De Broedvogels

3.2.1 Materiaal

Het materiaal is als volgt samengesteld (zie ook kaart 2):
Bereneiland: 9♂, 4♀, allen afkomstig van Bereneiland. (ZMK)
O.Nrd.Amerika: Storer's (1952) gegevens, omgewerkt naar mijn maten door gebruikmaking van de door ons beiden gemeten populaties Oostzee, Faroer en Engeland (albionis), het midden van de aangetroffen verschillen en het daarna hiermee omwerken van de gegevens betreffende O.Nrd.Amerika. Alleen toegepast bij de maten: vleugellengte, tarsus, snavellengte (veerbases) en snavelhoogte (veerbases) (zie fig. 4, 5, 8 en 10).
IJsland: 12♂, 8♀, 2?, allen afkomstig van diverse lokaties op IJsland (ZMA, RMNH en ZMK).
Faroer: 16♂, 20♀, 1?, allen afk. van div. lokaties op Faroer (ZMK, 2 ex. ZMA).
Shetland: 7♂, 2♀, allen afk. van div. lok. op Shetland (BM, RMNH).
Schotland: 5♂, 4♀, afk. van de "Inner Hebrides", Orkney en "Schotland". (BM, RMNH).
Oostzee: 4♂, 7♀, afk. van het Oostzeegebied (ZMK).
"albionis": 8♂, 7♀, 5?, afk. van Engeland, W.Ierland en Helgoland (?). (BM, RMNH? ZMA en ZMK).
Noord Noorwegen: 15 paar poten, afkomstig van het Syltefjord, aldaar in 1976 door C. Schouten verzameld. Deze poten waren afkomstig van aldaar aangespoelde dieren die vermoedelijk door vissers overboord waren gezet nadat ze deze in hun netten hadden aangetroffen. De herkomst van deze dieren is dus onzeker, het kunnen plaatselijke dieren zijn, maar ook van Bereneiland afkomstige individuen, aldaar gevangen en bij Noorwegen overboord gezet. Alleen 15 rechterpoten zijn bekeken.

3.2.2 Vleugellengte (tabel 5*) en fig.4)

Uit tabel 5 blijkt dat er geen duidelijke verschillen zijn tussen de vleugellengtes van de beide sexen. Daarom zijn ze in fig.4 samengevoegd. Uit deze figuur blijkt duidelijk dat hier sprake is van klinale variatie. Van zuid naar noord zien we de vleugellengte toenemen. De dieren van IJsland zijn opvallend klein en zijn de enige die buiten de cline vallen.

Deze resultaten stemmen overeen met die van Storer, (1952) en Salomonsen, (1944), hoewel het erg jammer is dat beide alle "aalge" populaties tesamen hebben genomen, waardoor mijn kleine IJslanddieren niet te controleren zijn aan de hand van hun gegevens. Grandjean, (1972), bekeek een serie van 150 Zeekoeten, vers gevangen op Ellidaey (Westmann-eilanden, Zd.IJsland). Hierbij bleek dat zijn vleugels opvallend klein waren in vergelijking met de gegevens van Storer, Salomonsen en Pethon, (1967). Nu blijkt uit zijn artikel ook wel dat hij de vleugels "flattened" mat en kennelijk dus niet ook nog gestrekt. Dit kan de lengte beïnvloeden, maar misschien valt dat weg tegen het feit dat verse vleugels + 5 mm. langer zijn dan die van (oude) balgen. Dan kloppen zijn gegevens goed met de mijne. Vaurie, (1965) vond ook betrekkelijk kleine dieren op IJsland. Overigens vond Pethon (1967) langs de Noorse kust niet zo'n fraaie cline als men wel zou verwachten, vooral zijn zuidelijkste dieren vielen uit de cline (erg groot).

vgl. Hope Jones
1979
+ 2.5 mm.

3.2.3 Tarsuslengte (tabel 6*) en fig.5)

Uit tabel 6 blijkt, dat hoewel bijna overal de mannetjes iets groter zijn dan de vrouwtjes, deze verschillen toch wel zo miniem zijn dat het samenvoegen van de beide sexen in fig.5 geoorloofd lijkt (Ook Storer, p.129, vond dit kleine sexuele verschil). De poten van noord-Noorwegen zijn niet te onderscheiden van die van Bereneiland. Ook in fig.5 zien we duidelijk dezelfde N-Z cline als in fig.4, hoewel toch iets minder fraai. Ook hier zien we weer dat de IJslandse dieren aan de kleine kant zijn en bovendien zien we dat de gemiddelden van Faroer, Shetland en Schotland nagenoeg identiek zijn. (Mogelijk had het gemiddelde van Shetland iets meer naar links gelegen als er ook vrouwtjes bij de steekproef hadden gezeten).

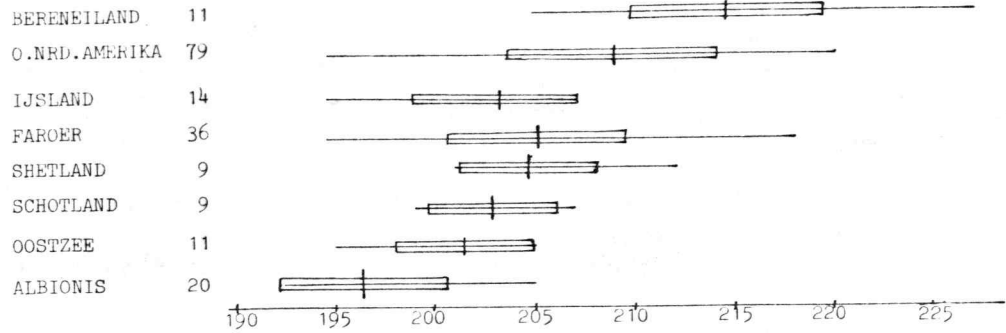
Salomonsen noemde geen tarsusmaten, maar Storer wel. Ook deze vond een cline, maar wel een tamelijk onduidelijke. Bij hem heeft IJsland (=IJsland + west-Zweden) een gemiddelde dat niet te onderscheiden is van dat van O.Nrd.Amerika en bovendien is bij hem spiloptera nauwelijks te onderscheiden van albionis en de Oostzee-populatie. Geen van de overige voornoemde auteurs behandelde de tarsusmaten, waarschijnlijk omdat ze wat moeilijk te meten zijn (Kan alleen goed mbv.de Storer-methode, zie 2 en fig.1a).

3.2.4 Middenteenlengte (tabel 7*) en fig.6)

Uit tabel 7 blijkt dat er geen verschil is tussen de beide sexen, vandaar dat deze in fig.6 zijn samengevoegd. Uit de tabel blijkt wederom, net als bij de vorige maat, dat de noord-Noorse dieren niet te onderscheiden zijn van die van Bereneiland. Het is dan ook erg jammer dat we geen zekerheid hebben omtrent de herkomst van dit materiaal. Zijn het poten afkomstig van lokale broedvogels (zoals de verzamelaar van dit materiaal C.Schouten van mening is) dan betekent dit m.i.dat deze zonder meer behoren tot de vorm hyperborea, wat weer gevol-

*) De tabellen 5 en verder staan achterin dit verslag.

Fig. 4^{*)} VLEUGELLENGTE ♂♂ + ♀♀ + ??



*) In deze en de volgende figuren is weergegeven de spreiding, het gemiddelde en aan weerszijden hiervan 1 x de standaarddeviatie.

Fig. 5^{*)} TARSUS ♂♂ + ♀♀ + ??

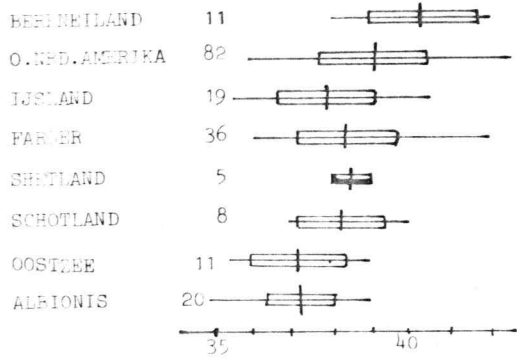


Fig. 6^{*)} MIDDENTEEN ♂♂ + ♀♀ + ??

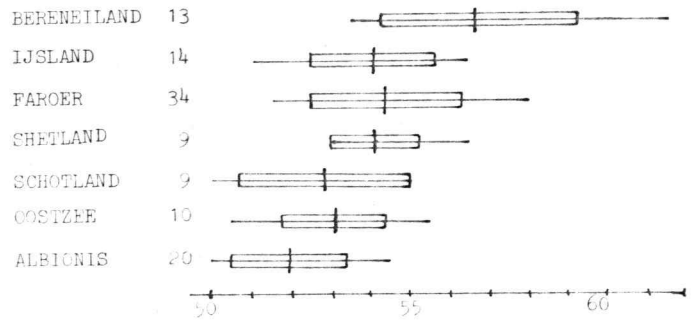


Fig. 7^{*)} SNAVELLENGTE (v/a neusgat) ♂♂

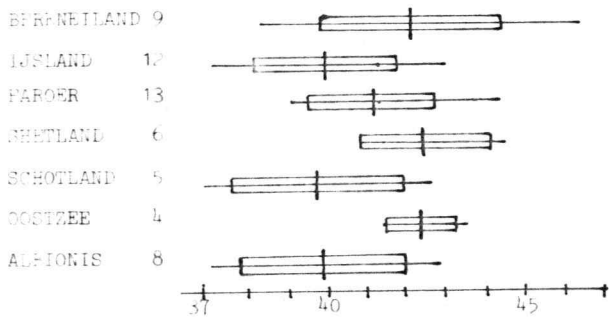


Fig. 8^{*)} SNAVELLENGTE (v/a neusgat) ♀♀

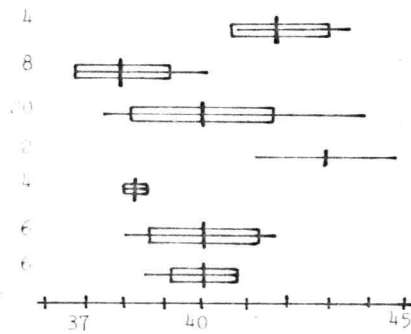


Fig. 9^{*)} SNAVELLENGTE (thv. 1^e veerbases) ♂♂

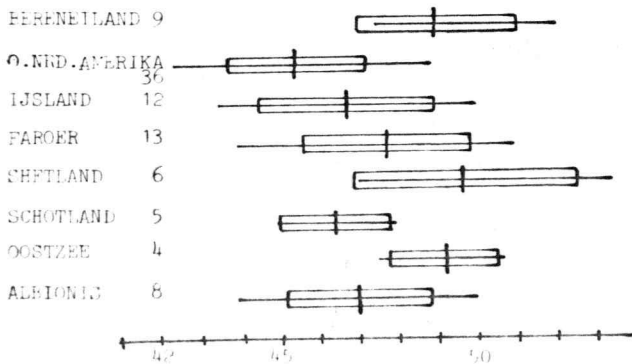
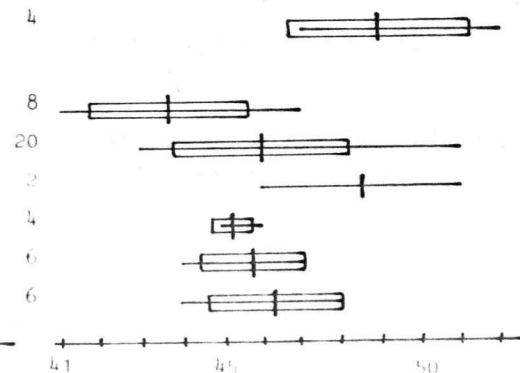


Fig. 10^{*)} SNAVELLENGTE (thv. 1^e veerbases) ♀♀



gen heeft voor de naamgeving van het in 3.1.5 genoemde nederlandse exemplaar ZMA 17.311 en dus ook voor de Nederlandse Avifauna (zie 3.1.5). Overigens blijkt uit fig.6 weer dat er een cline van Noord naar Zuid in zit, met betrekkelijk kleine IJslandse en Schotse dieren.

Geen van voornoemde auteurs behandelde deze maat.

3.2.5 Snavellengte (v/a neusgat)(tabel 8 en fig.7 en 8)

Uit tabel 8 blijkt dat er een (vaak) significant verschil bestaat tussen mannetjes en vrouwtjes bij deze maat. Vandaar dan ook dat zij gescheiden zijn behandeld in de fig.7 en 8. Opmerkelijk is toch wel de overeenkomst tussen beide figuren, hetgeen een versterking is voor de gedachte dat de in het materiaal aangetroffen trends ook overeenkomen met de werkelijke. De enige verschillen zitten bij de populaties Oostzee en albi-onis, maar deze verschillen zijn dan ook groot. Ik denk dat deze te wijten zijn aan de zeer kleine aantallen Oostzee mannetjes, te meer daar ook de Shetland vrouwtjes, hoewel ze wel in de trend van de mannetjes passen, toch een nogal extreem hoge waarde voor de snavellengte hebben.

Vergelijking van mijn resultaten met die van andere auteurs is niet mogelijk, omdat zij allen de volgende maat voor de snavellengte gebruikten. Voor bespreking van de snavellengte verwijs ik dan ook naar deze maat.

3.2.6 Snavellengte (v/a bases vd.eerste veertjes bovenop de snavel) (tabel 9 en fig.9 en 10)

Uit tabel 9 blijkt dat er een (vaak significant) verschil bestaat tussen mannetjes en vrouwtjes. Ook Storer vermeldde dit (p.130). Vandaar ook hier weer de sexen gescheiden in fig.9 en 10. De resultaten stemmen grotendeels overeen met die van de vorige, nauwkeuriger maat. Wederom is IJsland aan de kleine kant en dit samen met Schotland en albionis. Uit Storer's gegevens blijkt dat de snavels in O.Nrd.Amerika nog kleiner moeten zijn. De langste snavels hebben Bereneiland en Shetland, bij de mannetjes op de voet gevolgd door Oostzee. De rest zit er tussenin. Er is hier dus geen sprake van een cline.

Ook Storer vond geen duidelijke cline, evenmin als Salomonson en Vaurie (welke laatste tot de schedel mat, wat naar mijn ervaring geen herhaalbare uitkomsten oplevert). Ook Pethon (1967) vond geen duidelijke cline in Noorwegen, maar hij maakte ook geen onderscheid tussen mannetjes en vrouwtjes, hetgeen de gemiddelden nogal kan beïnvloeden (zie tabel 9). Overigens vond Storer geen verschil tussen 5 mannetjes van IJsland en 5 mannetjes van Faroer, terwijl ik hiertussen wel verschillen vind, maar mijn aantallen zijn ook iets groter.

3.2.7 Snavelhoogte (ter hoogte van de gonys)(tabel 10 en fig.11 en 12)

Omdat ook uit tabel 10 blijkt dat ook hier de mannetjes grotere maten hebben dan de vrouwtjes (soms significant), zijn ook hier de beide sexen gescheiden terug te vinden in fig.11 en 12. Vonden we in de figurenparen 7/8 en 9/10 een vrij grote overeenstemming, tussen 11 en 12 zitten dan toch wat meer verschillen, met name tussen Shetland en Schotland. Bij de manne-

Fig. 11 SNAVELHOOGTE (thv.gonys) ♂♂

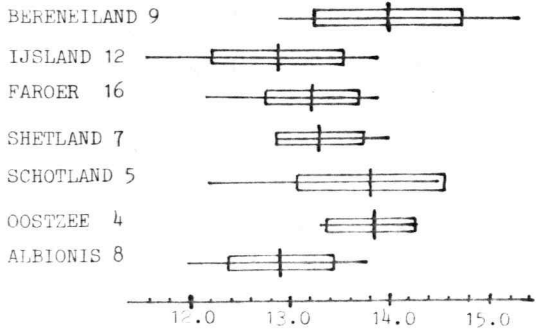


Fig. 12 SNAVELHOOGTE (thv.gonys) ♀♀

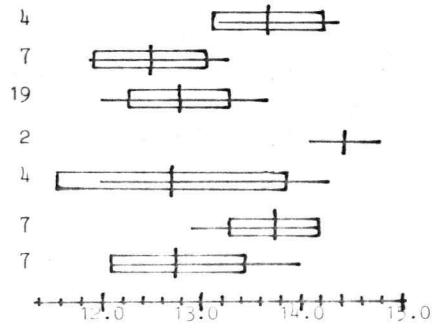


Fig. 13 SNAVELHOOGTE (thv.1^e veerbases) ♂♂

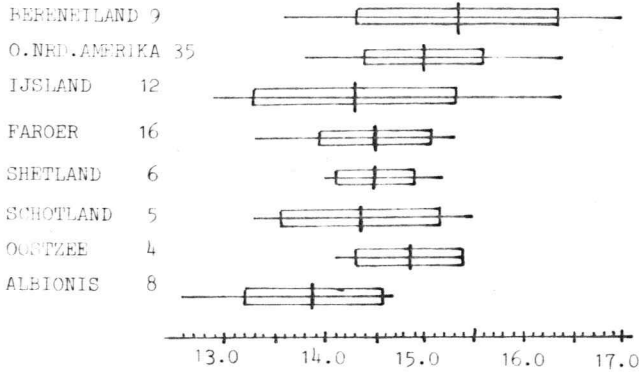


Fig. 14 SNAVELHOOGTE (thv.1^eveerbases) ♀♀

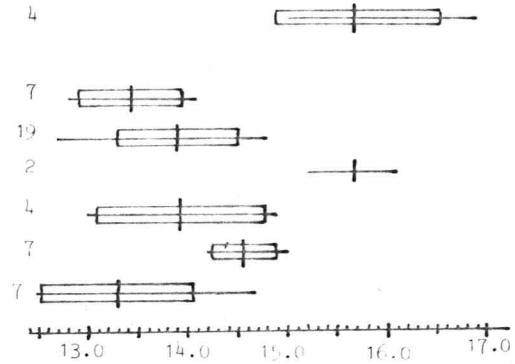


Fig. 15 GONYS ♂

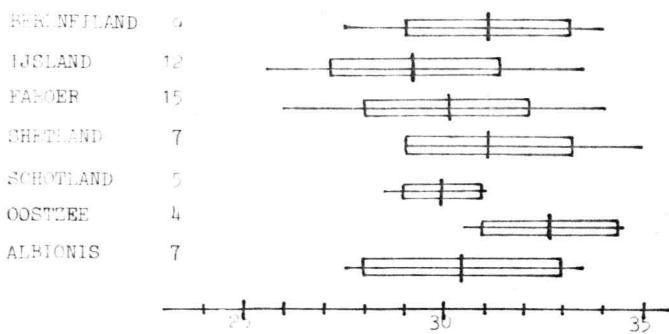
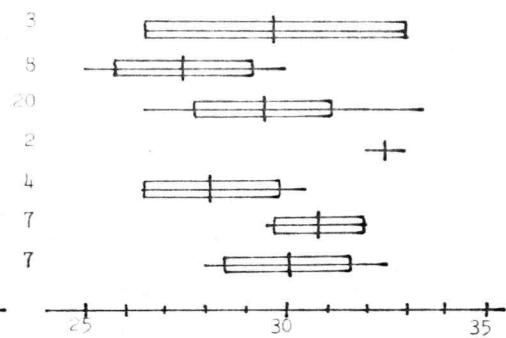


Fig. 16 GONYS ♀



tjes vinden we dikke snavels bij Bereneiland, Schotland en Oostzee, bij de vrouwtjes daarentegen bij Bereneiland, Shetland (2) en Oostzee. Ook hier vinden we dus geen duidelijke cline, hoewel we er wel een tendens in zien als we Bereneiland (en bij de mannetjes ook albionis) er buiten laten. Alleen zien we dan een tendens die omgekeerd is dan de tendens die men zou verwachten op grond van de regel van Allen.

3.2.8 Snavelhoogte (thv. de eerste veerbases bovenop de snavel) (tabel 11 en fig. 13 en 14)

Ook hier blijkt het sexeverschil in tabel 11. Wederom is IJsland erg klein, Bereneiland groot en Faroer ertussenin (bij beide sexen), maar de anderen zijn hiertussen wat verschoven, vooral de Schotland-mannetjes. Waren deze bij de vorige maat net zo groot als Oostzee en duidelijk groter dan Shetland, nu zijn ze kleiner dan Shetland en veel kleiner dan de Oostzee. Zodoende lijkt de cline nu nog onduidelijker (zonder Bereneiland en albionis). Natuurlijk kunnen we die beide niet weglaten, ook al springen ze er een beetje uit en dan, als we er beslist een cline in willen zien, zien we deze toch echt andersom lopen, dus zoals de regel van Allen dat beschrijft. Ikzelf zie er, weliswaar niet zo duidelijk als bij de vleugellengte en de pootmaten, toch vooral bij de mannetjes wel een cline in.

De tamelijk dikke snavels die ik in de Oostzee aantrof, werden daarin eveneens aangetroffen door Salomonsen, Storer en Vaurie, wier gegevens in grote lijnen wel overeenkomen met de mijne: hyperborea meestal 't dikst, dan gevolgd door O.Nrd.Amerika en Oostzee, dan Faroer, IJsland en albionis (Salomonsen noemt IJsland niet apart). Schotland is meestal kleiner dan Shetland bij mijn snavelmaten, behalve bij snavelhoogte (gonys) bij de mannetjes.

3.2.9 Gonys (tabel 12 en fig. 15 en 16)

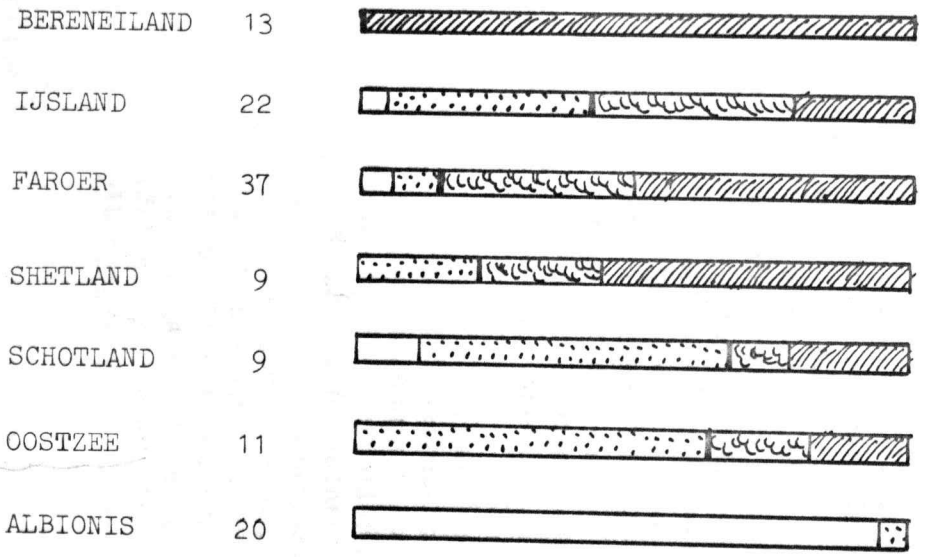
Ook bij deze maat treffen we een sexeverschil aan (tabel 12). De gonys als maat is een beetje een combinatie van een lengtemaat en een hoogtemaat, hoewel hij de lengtematen het meeste volgt. We zien dan ook weer hetzelfde verloop als hiervoor genoemd, maar de verschillen lijken wel iets verzwakt, vooral Bereneiland als uiterste is verdwenen.

3.2.10 Rugkleur (tabel 13 en fig. 17)

In tabel 13 en de daarvan afgeleide fig. 17, waarin de beide sexen tesamen zijn genomen, zien we dat de donkerste dieren op Bereneiland werden aangetroffen en de lichtste (albionis) in 't zuiden, maar dat hiertussen niet bepaald een cline aanwezig is, zoals in de Pacific 't geval schijnt te zijn (aldaar overigens omgekeerd: Storer p. 176/177). We zien daarentegen nog twee donkere populaties op Faroer en Shetland en enigszins intermediaire dieren in IJsland, Schotland en de Oostzee, waarbij opgemerkt moet worden dat de Oostzeedieren weliswaar donkerder waren dan albionis, maar over de rug wel een grijzig waas hadden net als albionis.

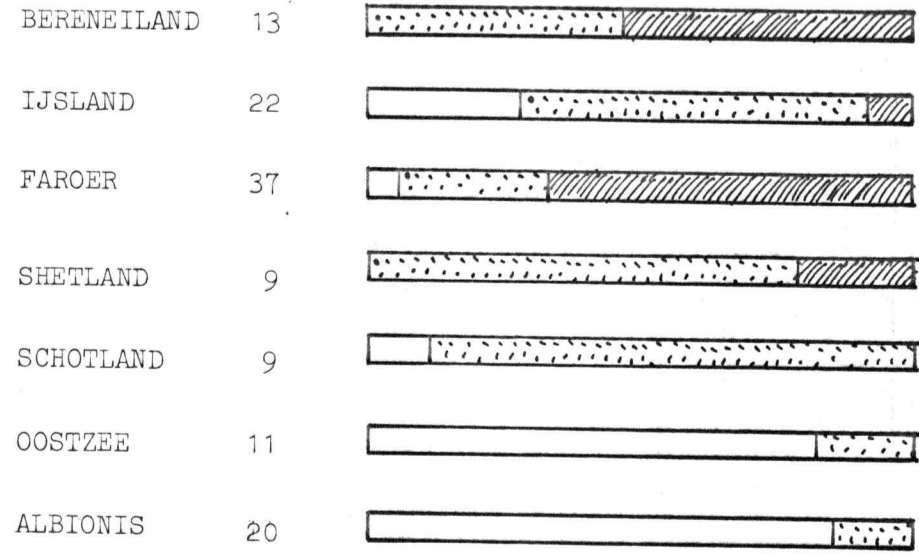
Pethon (1967) vond wel een onduidelijke cline in Noorwegen, de donkerste ten N. van midden-Noorwegen en de twee daar ten Z. van gelegen monsterpunten, naar 't zuiden toe lichter wordend.

FIG. 17 RUGKLEUR (%)



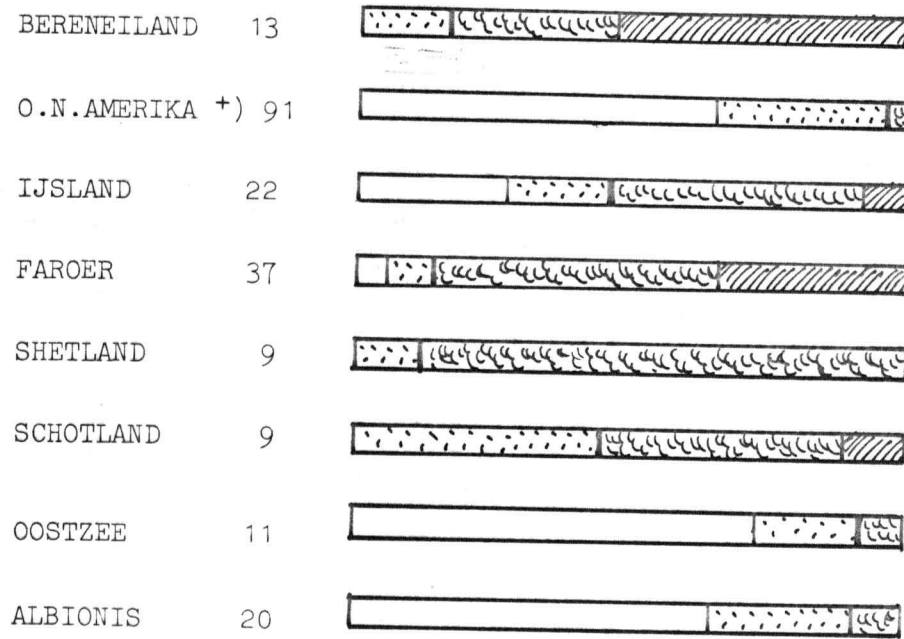
= A
 = A-C+A-C
 = A-C
 = C

FIG. 18 FLANKSTREPING (%)



= weinig
 = matig
 = veel

FIG. 18 ONDERVLEUGELVLEKKEN (%)



= geen
 = weinig
 = w-m/matig
 = zwaar/zeer zwaar

+) Gegevens afkomstig van Storer, 1952. Zie bijlage achterin 't verslag.

3.2.11 Flankstreping (tabel 14 en fig 18)

Deze erg subjektieve maat voor de pigmentatie is tamelijk onnauwkeurig (zie 2). Toch zien we ook hier dat de meest gepigmenteerde (=donkerste) dieren voorkomen op Bereneiland, Faroer en Shetland, dat IJsland en Schotland intermediair zijn en dat Oostzee en albionis het 't minst hebben.

3.2.12 Ondervleugelvlekken (tabel 15 en fig.19)

Deze eveneens subjektieve maat is veel minder onnauwkeurig dan de vorige (zie 2). Ook hier zien we de meest gevlekte(=gepigmenteerde) dieren op Bereneiland, Faroer en Shetland, intermediairen in Schotland en IJsland en ongevlekte dieren in de Oostzee, O.Nrd.Amerika (volgens Storer) en albionis.

Dit klopt met de bevindingen van Salomonsen en Storer, hoewel over bijvoorbeeld IJsland de meningen nogal uiteenlopen. Zo vond Salomonsen ze daar betrekkelijk weinig gevlekt, maar Grandjean (1972) vond ze juist wel erg gevlekt, hoewel allen vinden dat ze nogal variabel zijn. De dieren van Bereneiland, (Faroer), Shetland, O.Nrd.Amerika, Oostzee en albionis zijn dat veel minder. Dat variabele van IJsland vinden we volgens Pethon (1967) net zo in Noorwegen.

3.2.13 Samenvatting van de resultaten en enkele verhoudingen

De vleugellengte en de pootmaten (tarsus en middenteen), die vaak gebruikt worden als maat voor de grootte, geven een duidelijke cline te zien en volgen dus de regel van Bergmann. Nu hebben noordelijke vogels theoreties meer baat bij een relatief langere vleugel om strenge winters vliegend te kunnen ontvluchten. Men zou dan ook kunnen verwachten dat de verhouding vleugel/tarsus naar 't noorden toe iets toeneemt. Uit tabel 18 blijkt dat voor de mannetjes inderdaad enigszins op te gaan (IJsland is iets afwijkend; de duidelijk afwijkende Oostzeedieren hebben door de in de Oostzee heersende koude winters eveneens baat bij langere vleugels), maar bij de vrouwtjes gaat dit toch niet op (hier valt vooral Bereneiland eruit). Vond ik desalniettemin toch een vage aanduiding hiervoor, Storer vond die niet (Storer, 1952, p.188: Individuën van de noordelijke populaties zijn groter dan die van de zuidelijke, maar hebben geen relatief langere vleugels, hoewel 1^ejaars vogels van Alaska verder lijken te trekken dan de vogels vd. Atlantiese Oceaan en de zuidelijker gedeelten van de Pacifiese Oceaan). De tarsus lijkt mij als maat voor de grootte iets nauwkeuriger, hoewel uit tabel 18 eveneens blijkt dat de verschillen erg klein zijn.

Volgens de regel van Allen geldt dat in koude streken lichaamsaanhangsels de tendens vertonen om korter en dikker te worden. Volgens Salomonsen ea. zou dat dan ook 't geval zijn bij de snavels van de noordelijke Zeekoeten. Nu zijn de snavels van het tamelijk koude IJsland weliswaar tamelijk kort, maar ook dun en zijn die van Bereneiland daarentegen lang en dik. Daarom heb ik de snavel lengte/-hoogte-verhouding berekend (tabel 16 en 17, fig.20 en 21). Deze verhouding zou dus klineaal moeten verlopen met de kleinste waarden in 't noorden en de grootste in 't zuiden Dit gaat alleen op voor de mannetjes van Bereneiland via IJsland en Faroer tot Shetland, waarna Schotland, Oostzee en albionis weer erg klein uitvallen. Bij de vrouwtjes is het nog

Fig.20 RATIO SNAVELLENGTE (neusgat)/SNAVELHOOGTE (1^oveerbases)

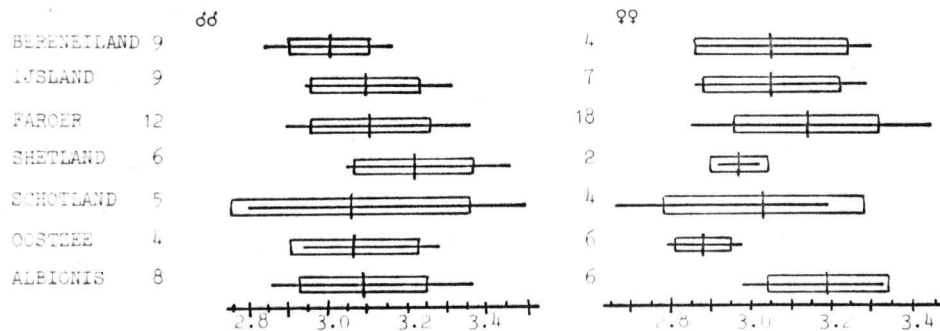


Fig.23 RATIO VLEUGELLENGTE/SNAVELLENGTE (1^oveerbases)

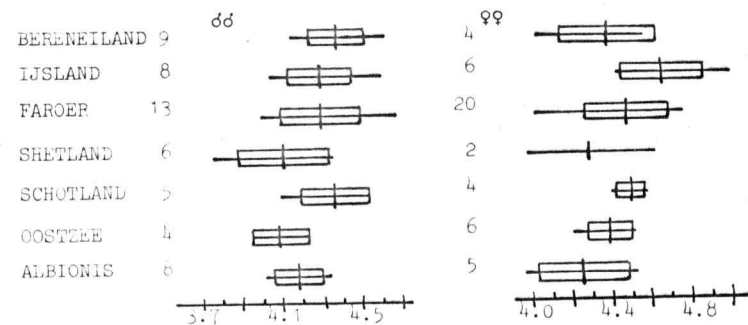


Fig.21 RATIO SNAVELLENGTE (1^oveerbases)/SNAVELHOOGTE (1^oveerbases)

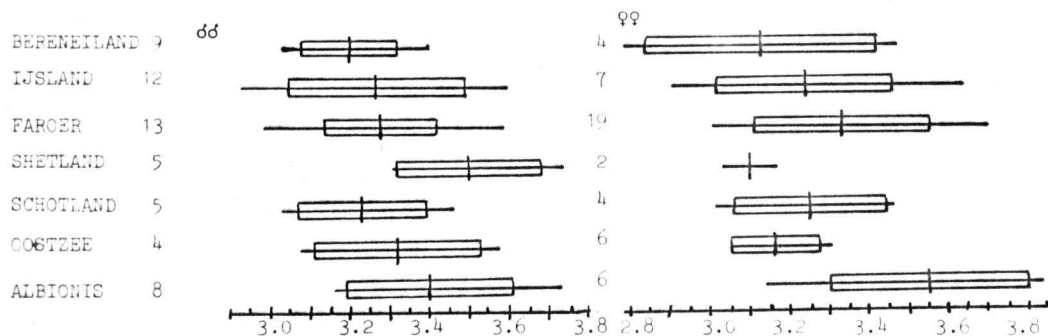


Fig.24 RATIO TARSUS/SNAVELLENGTE (neusgat)

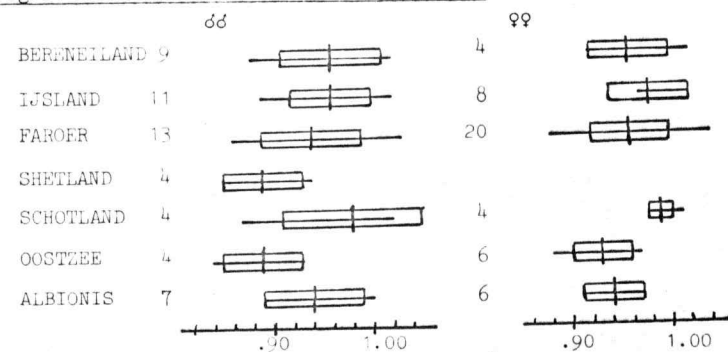


Fig.22 RATIO VLEUGELLENGTE/SNAVELLENGTE (neusgat)

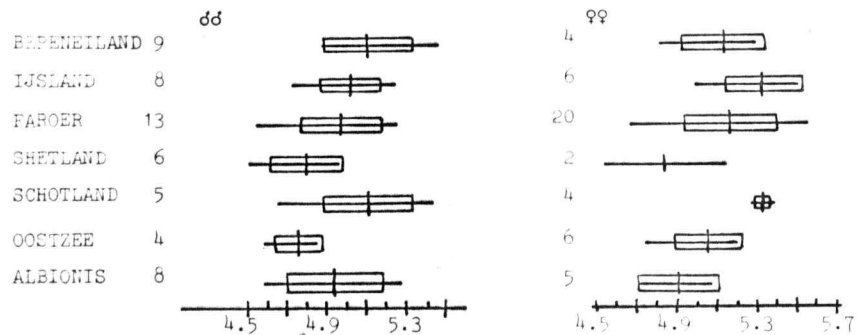
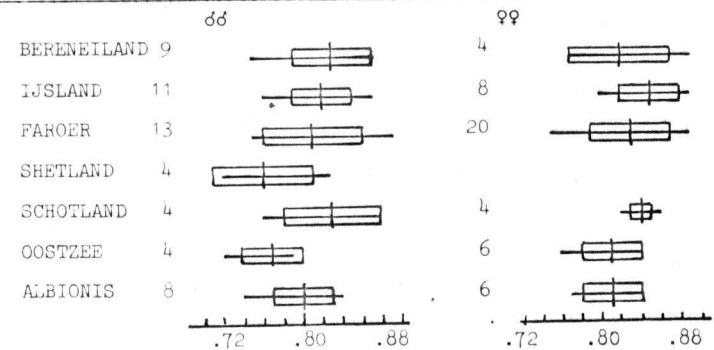


Fig.25 RATIO TARSUS/SNAVELLENGTE (1^oveerbases)



onduidelijker. Kortom: er lijken verschillen tussen de populaties te bestaan, maar deze zijn niet duidelijk klineaal (te kleine aantallen?).

Nu heb ik, omdat de absolute snavel lengtes zo'n onoverzichtelijk beeld gaven, deze lengtes uitgezet tegen zowel vleugellengte als tarsus, omdat deze vaak gebruikt worden als maat voor de grootte (ik heb ze beide genomen omdat de vleugellengte weliswaar het nadeel heeft dat er enige variatie in zit ivm. de trek (zie boven), maar als maat nauwkeuriger bepaald is dan de tarsus, zie 2).

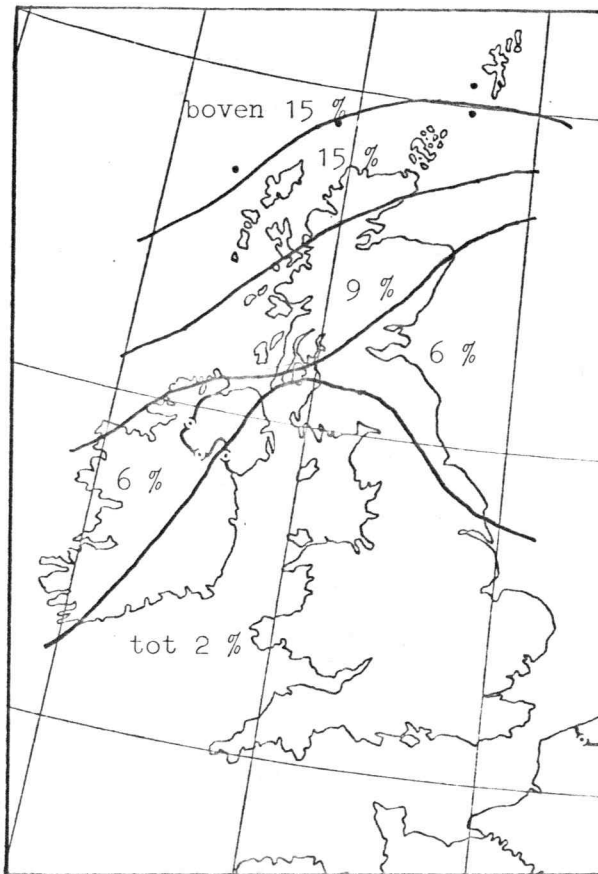
Nu zien we in tabel 19 t/m 22 en fig. 22 t/m 25 een iets minder chaoties beeld dan bij de absolute snavel lengtes (fig. 7 t/m 10), maar een duidelijke cline zit er niet in, hoewel met name Bereneiland er nu minder uitschiet.

⇒ [Kortom: de lichaamsmaten vertonen een duidelijke cline bij die maten die vaak als maten voor de grootte worden genoemd (vleugel en poot), maar geen tot een niet-duidelijke cline bij de absolute en relatieve snavelmaten. Overigens vertoont de gebilde vorm ook een cline met naar 't noorden toe toenemende aantallen (zie 4.2). De pigmentatie daarentegen, met als parameters de rugkleur, flankstreping en ondervleugelvlekken, verloopt duidelijk niet klineaal. Weliswaar zijn de zuidelijkste dieren 't bruinst (albionis) en behoren de noordelijkste dieren tot de donkerste, hiertussenin vertonen de diverse populaties geen regelmatige cline. Bovendien, als bijvoorbeeld de rugkleur bepaald zou worden door klimaatfactoren en deze dus zou moeten resulteren in een cline, dan zou die ook aanwezig moeten zijn bij de Pacifische populaties. Nu vertonen die inderdaad een vage cline, maar die verloopt precies andersom als de (eventuele) Atlantiese, namelijk de donkerste in het zuiden (californica) en de lichtste in 't noorden (inornata) (Storer p. 176/177). Kennelijk zijn de pigmentatieverschillen niet het gevolg van klimaatsinvloeden, maar eerder van afstammingsinvloeden. In het door mij bestudeerde materiaal trof ik grofweg drie categorieën pigmentatie aan:

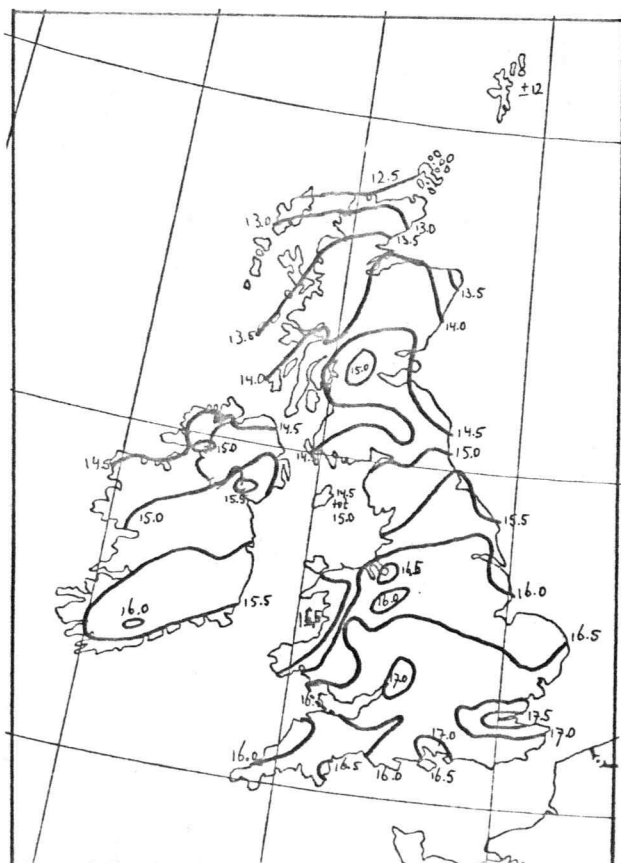
weinig: albionis, (Oostzee), O.Nrd.Amerika (Storer).

matig: IJsland, Schotland, (Oostzee), Noorwegen (Pethon).

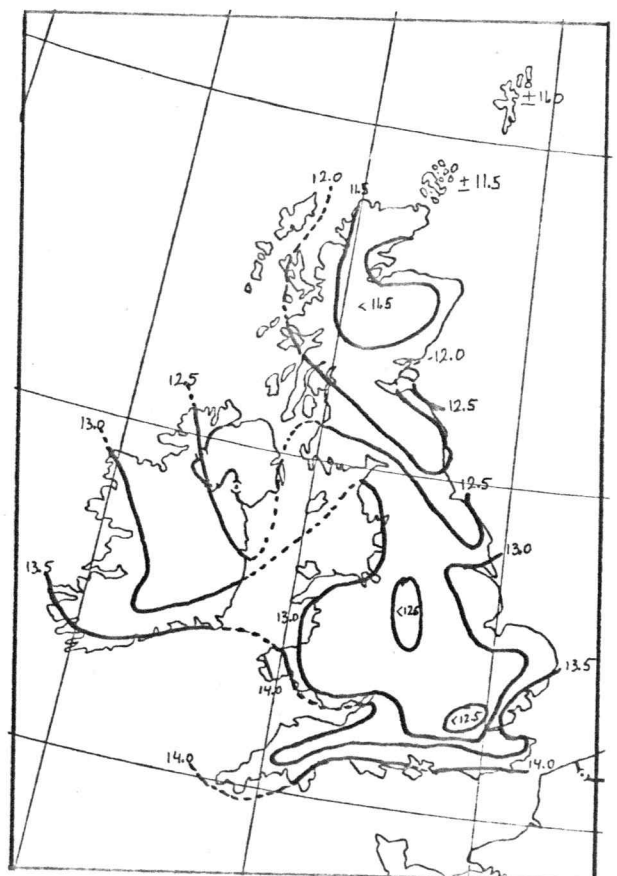
veel: Faroer, Shetland, Bereneiland.



Kaart 4 Percentages gebilde vorm volgens Southern & Reeve, 1942.



Kaart 5 Gem. Temperatuur (C) in juli.



Kaart 6 Gem. Dampdruk (mb) in juni.

Naar de transparant overlays, behorende bij de Atlas of Breeding Birds in Britain and Ireland, 1976.

Trekgegevens

De gegevens over de trek zijn afkomstig van ringonderzoek en samengevat in kaart 7. Eerstejaars vogels trekken het verst, tweedejaarsvogels minder ver en adulte vogels 't minst ver (Mead, 1974).

De vogels uit het gebied rondom de Ierse Zee trekken naar 't zuiden en het Kanaal in, terwijl Noord-Engelse vogels naar het Oosten en Noorden trekken, maar, minder vaak, ook wel in het Kanaal terecht komen (Mead, 1974). De dieren van Helgoland trekken voornamelijk de noordelijke Noordzee op, hoewel er ook nog vrij veel in het Kanaal terecht komen (Stechow, 1938). Ook de dieren van de Faroer, Moermansk, Noord-Noorwegen en de Oostzee worden bij de Zuid-Noorse kusten aangetroffen (Stechow, 1938, Holgersen, 1952 en 1961). Zowel Noord-Noorse als Zuid-Noorse dieren worden aangetroffen op de kusten van Midden-Noorwegen (Holgersen, 1961). Ook zijn bij Moermansk en omgeving dieren teruggevonden afkomstig van Noord-(voornamelijk) en Zuid-(1 ex)-Noorwegen. Samenvattend kunnen we dan stellen dat de albionis-populaties naar de visgronden tussen Ierland en Spanje trekken, terwijl de Europese aalge-populaties naar die in de noordelijke Noordzee en voor de kust van Noorwegen trekken en dat de Farneseilanden-en-omgeving-populaties en die van Helgoland daar tussenin zitten.

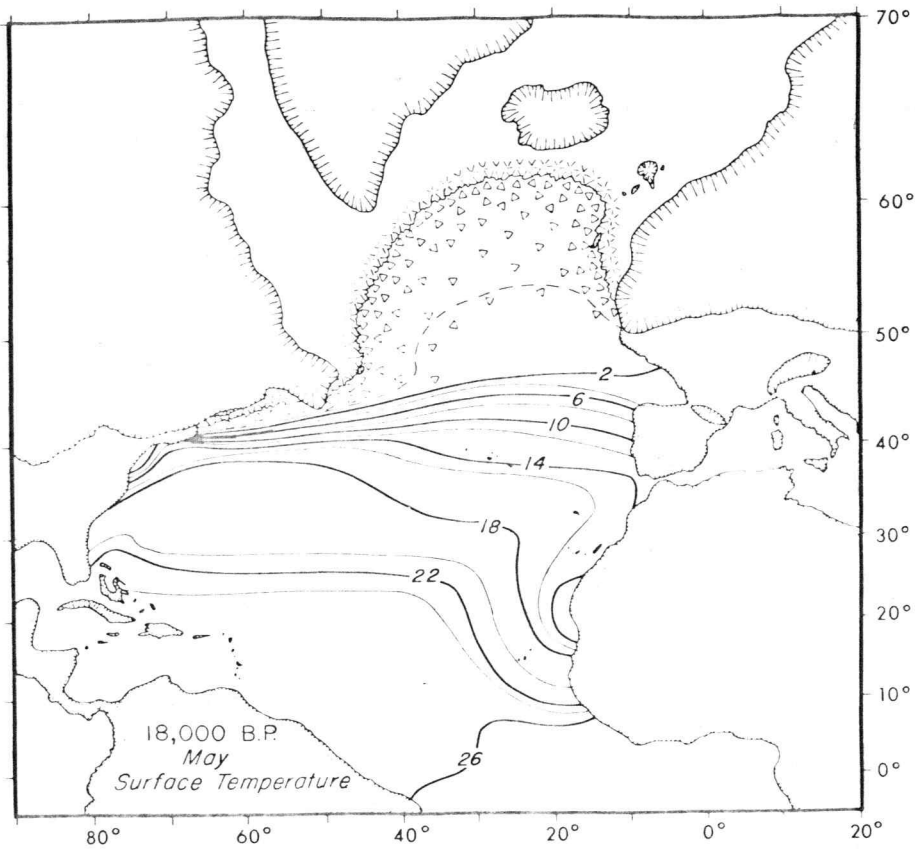
→ De albionis-populaties overwinteren dus grotendeels gescheiden van de andere populaties.

De gebilde vorm (forma ringvia)

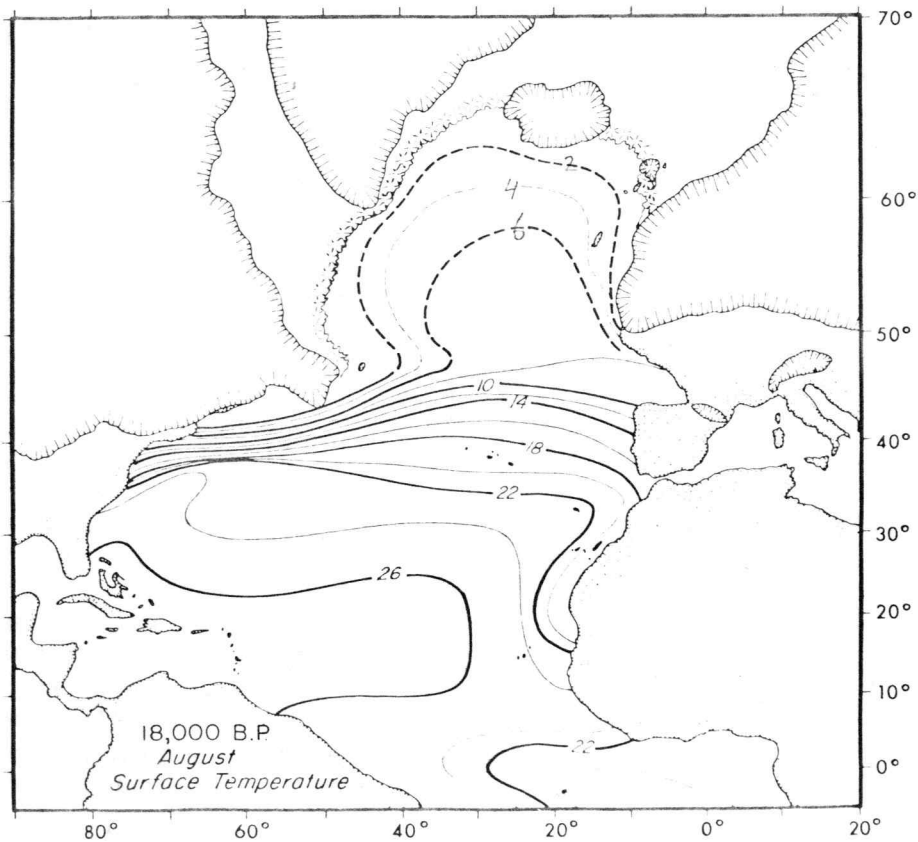
Uit de gegevens van Southern (1962) en Brun (1970) (zie kaart 3) blijkt dat er een duidelijke cline van Zuid naar Noord bestaat wat betreft het percentage van deze alleen in het Atlantische gebied voorkomende variant¹). Waarmee deze cline samenhangt is niet geheel zeker, Southern & Reeve (1942) suggereerden een relatie met de relatieve vochtigheid, een relatie met de temperatuur lijkt waarschijnlijker (zie voor de Engelse situatie kaart 4 t/m 6), vooral ook sinds de aanwijzingen van Jefferies & Parslow (1976) dat gebilde individuen mogelijk een hoger basaalmetabolisme hebben en onder andere mogelijk daarvan profijt hebben in koude streken (Waarom echter niet in de Oostzee?). In ieder geval zullen het vooral klimaatsinvloeden zijn en in ieder geval geen afstammingsinvloeden die het voorkomen van deze recessieve autosomale variant beïnvloeden (Immers, een recessieve faktor kan nooit uit zichzelf een percentage van 71 % (op Nunarsuk eil.) bereiken als hierop geen (zware) selectiedruk wordt uitgeoefend).

Hoe kan dan een sprong in de cline in Engeland ontstaan, waar geen sprongen in het klimaat voorkomen? (zie kaart 4 t/m 6). Jefferies & Parslow (1976) wezen in dit verband op de verschillen in trekgedrag in Engeland (zie 4.1) en stelden dus hierbij tevens vast dat kennelijk de omstandigheden in het overwinteringsgebied een grotere invloed op de selectie hebben dan die in het broedgebied en daar de jongere dieren 't verst trekken en de Noordelijke- en de Zuidelijke Zeekoeten in die fase dus

¹) Overigens is het interessant te wijzen op het bestaan van overeenkomstige dimorf-ratio-clines die naar 't N. toe toenemen zoals bijv. de lichte fase van de Kleine Jager en de donkere fase van de Noordse Stormvogel.



kaart 8 Surface-water isotherm map for May 18,000 B.P.



kaart 9 Surface-water isotherm map for August 18,000

Beide kaartjes zijn afkomstig uit McIntyre et al, 1976.

het verst van elkaar vandaan zitten, is het mogelijk vooral in de jeugdfase dat deze selectie aangrijpt.

5 DE SITUATIE TIJDENS HET WÜRM (18.000 jr.geleden) EN DE PERIODE DAARNA

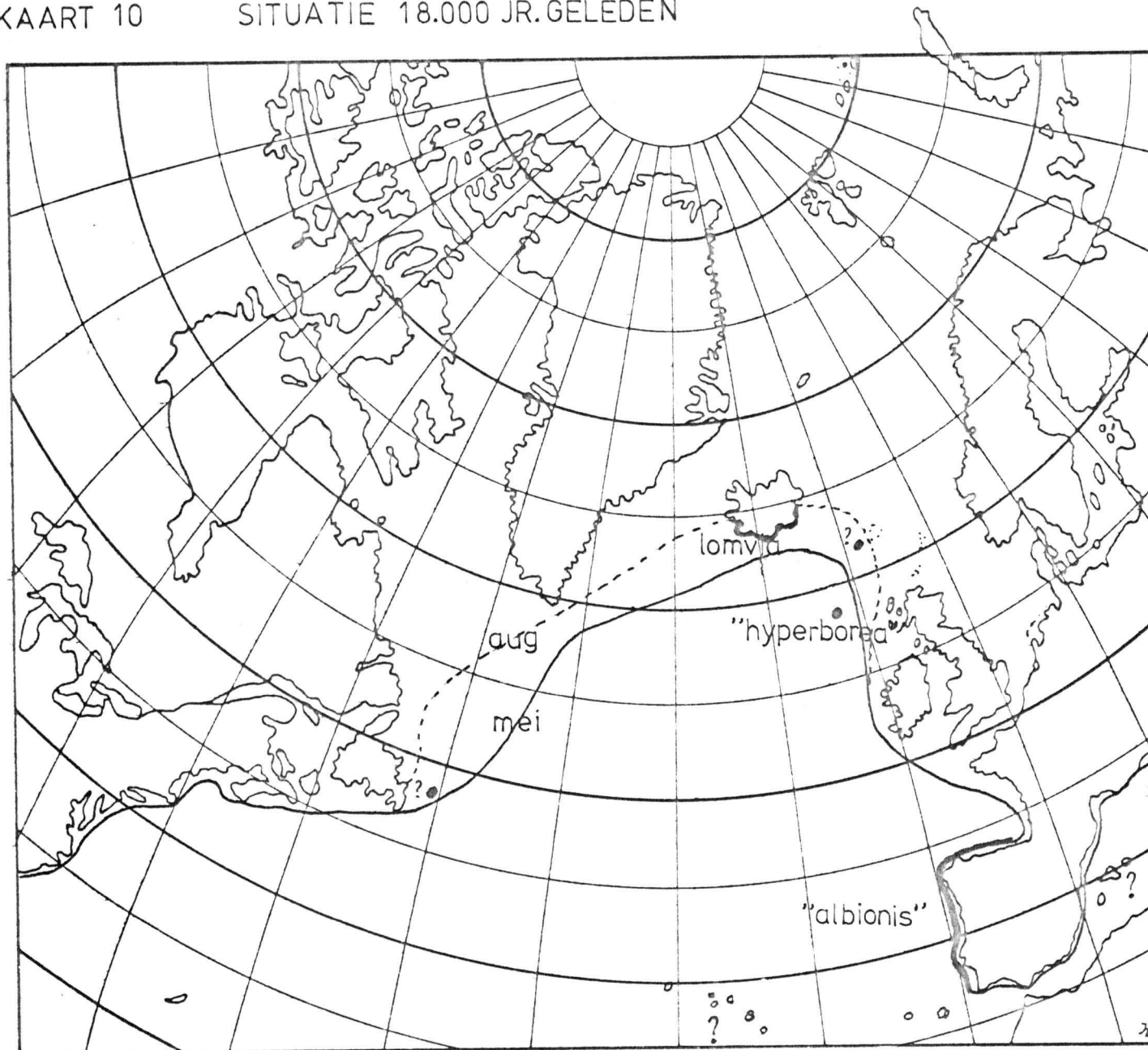
5.1 De gegevens van McIntyre et al

McIntyre et al (1976) geven een aantal kaartjes waarop staat aangegeven hoe de situatie 18.000 jr.geleden in de Noordelijke Atlantische Oceaan was. Deze situatie is weergegeven op de kaarten 8 en 9 voor de maanden mei en augustus. Hierop zien we dat er in mei (als Zeekoeten naar hun broedplaatsen terugkeren) twee eilandjes ijsvrij waren, waarvan het ene, Flemish Cap, in augustus in de koude $0-2^{\circ}\text{C}$ zône zat en het andere, Rockall, in de minder koude $2-4^{\circ}\text{C}$ zône zat. Bovendien zien we dat de kusten van het Iberies Schiereiland, de Azoren, Madeira, Kanarische Eilanden en de Balearen eveneens ijsvrij waren en in de gematigde $10-22^{\circ}\text{C}$ zône van augustus lagen. Op het augustuskaartje zien we bovendien dat in deze maanden nog meer eilandjes (bij Faroer: Faroe-Bank eo.) en ook de randen van IJsland ijsvrij raakten.

5.2 Waar zaten de Zeekoeten tijdens het Würm en wat deden ze erna

Atlantische Zeekoeten bewonen nu de augustus-zeeoppervlakte-temperatuurzônes van $20-2^{\circ}\text{C}$ (van de Berlengas eilanden bij Lissabon tot Fuglehuken op Spitsbergen). In dit zelfde temperatuurgebied lagen 18.000 jaar geleden in aug.de ijsvrije kusten van Rockall en de kusten van de rand van het Kontinentale Plat, van het Iberies Schiereiland en de bovengenoemde zuidelijker eilanden (zie 5.1). Behalve van de rand van het Kontinentale Plat, weten we van de andere kusten dat zij rotsachtig geweest moeten zijn, omdat zij dat nu nog zijn (alleen ± 80 m.lager), zodat deze kusten plaatselijk geschikt moeten zijn geweest voor klifkustbewonende zeevogels zoals de Zeekoeten.

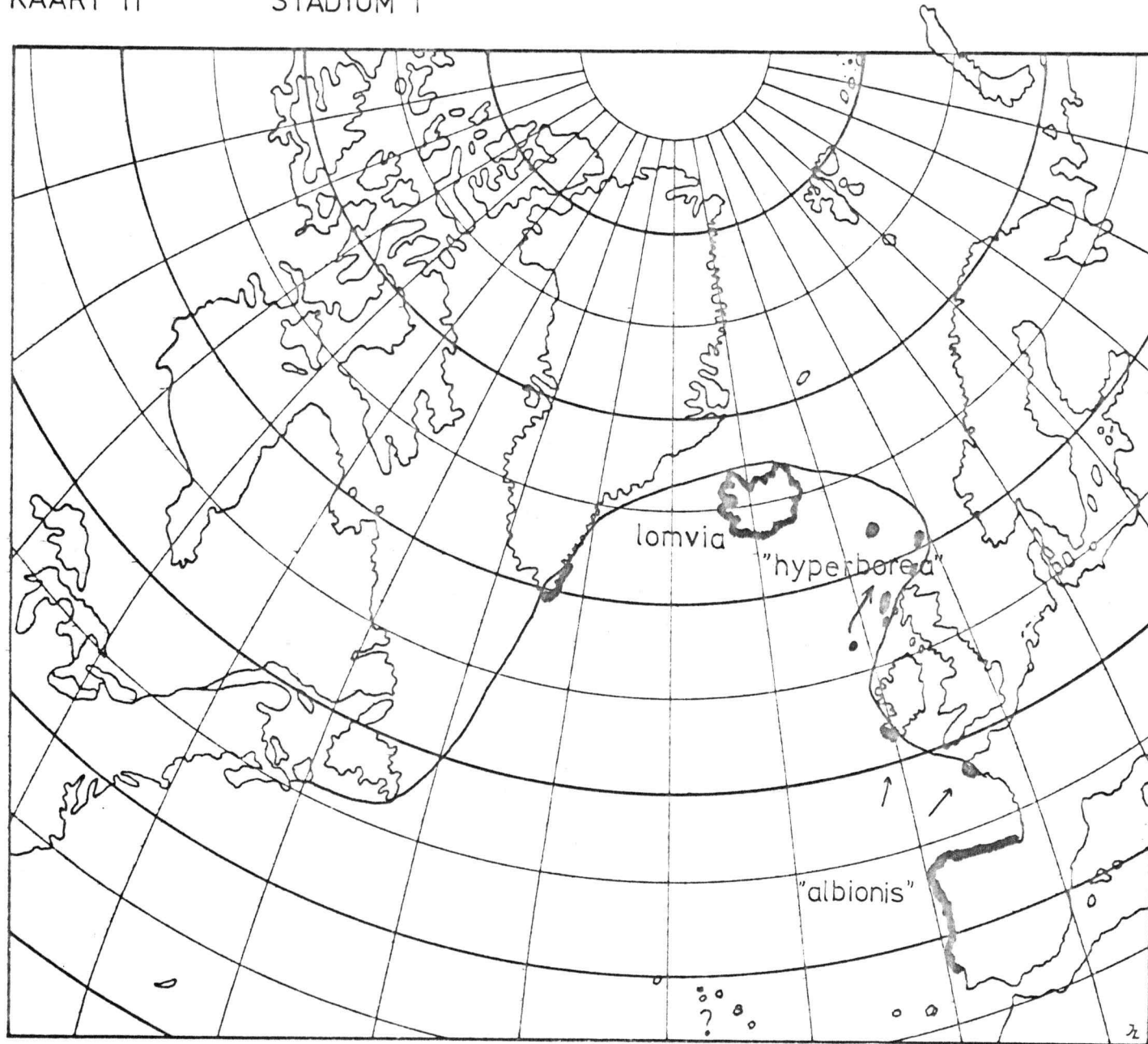
Dus mogelijkwerwijs hadden we toen een groep Zeekoeten (populaties) die de gematigde kusten bewoonde en dieren die het betrekkelijk koude Rockall bewoonden. (Flemish Cap was toen ± 30 m. hoog, dus misschien wel te klein/laag voor Zeekoeten en in ieder geval te koud voor gewone Zeekoeten). Beide Zeekoetpopulaties (of populatiegroepen) waren van elkaar min of meer gescheiden door de ijzige kusten van het door gletschers bedekte Ierland en Engeland en mogelijk ook door de als broedgebied waarschijnlijk ongeschikte (geen kliffen) rand van het Kontinentale Plat. Waarschijnlijk was deze scheiding voldoende om tot zichtbare verschillen in de noordelijke en zuidelijke populaties te komen, te meer daar Rockall, slechts $\pm 3-5$ km.groot en dus ongeveer zo groot als het huidige Foula (Shetland), maar plaats kon bieden aan een voor Zeekoeten tamelijk kleine populatie, weliswaar voor overleving groot genoeg, maar daardoor aanleiding gevend tot een relatief snelle mogelijkheid tot verandering van (uiterlijke) kenmerken ("genetic drift"). Donkere rugkleuren, maar vooral ook gevlekte ondervleugeldekveren, komen alleen maar voor bij enkele Atlantische Zeekoetpopulaties en bij geen enkele andere populatie van Uria aalge noch bij Uria lomvia. (zie ook fig.26). (Wel treffen we bij de Pacific-



--- = ijsgrens in augustus

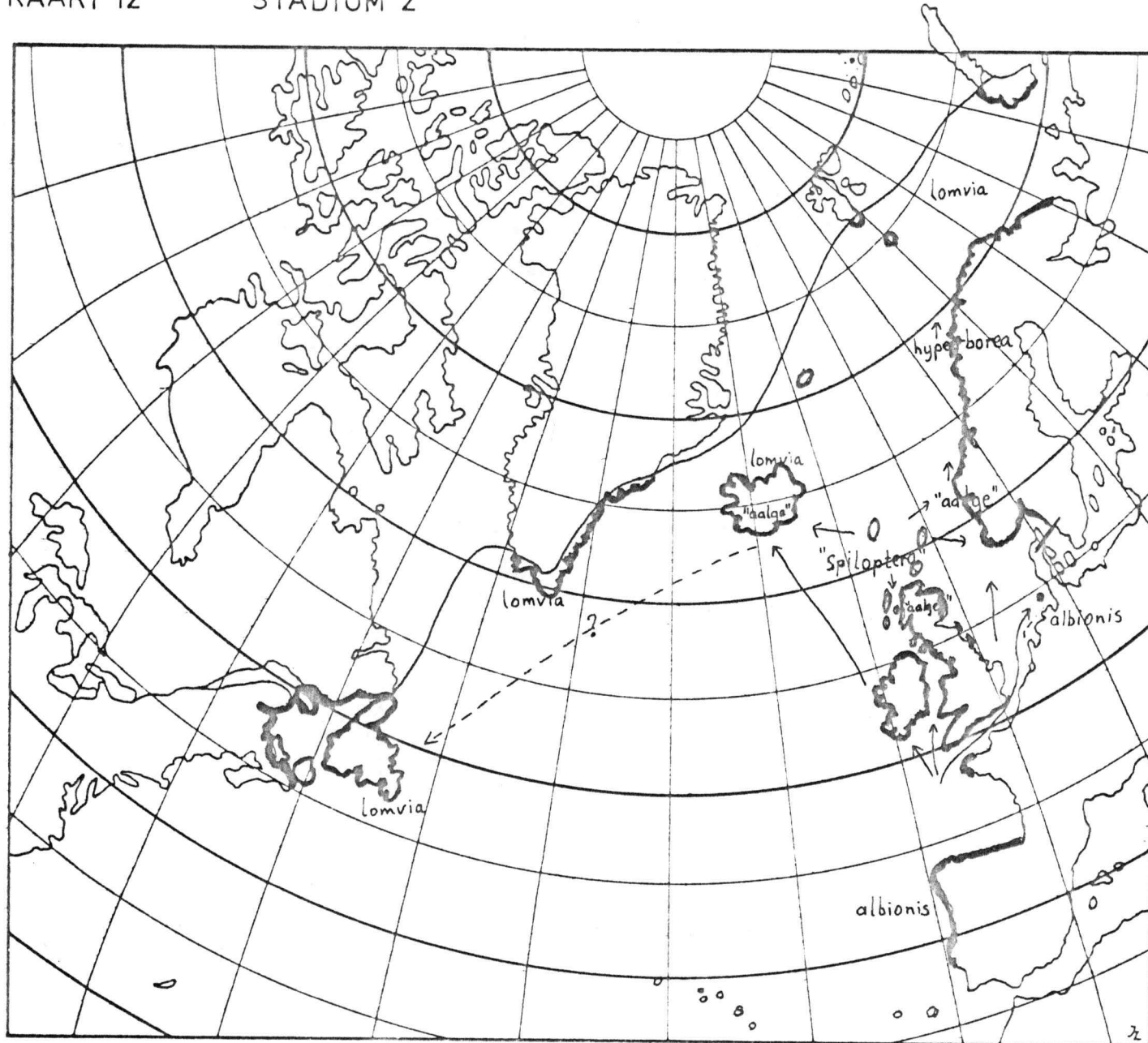
— = ijs- en shelfgrens in mei

• ~ = mogelijk broedgebied



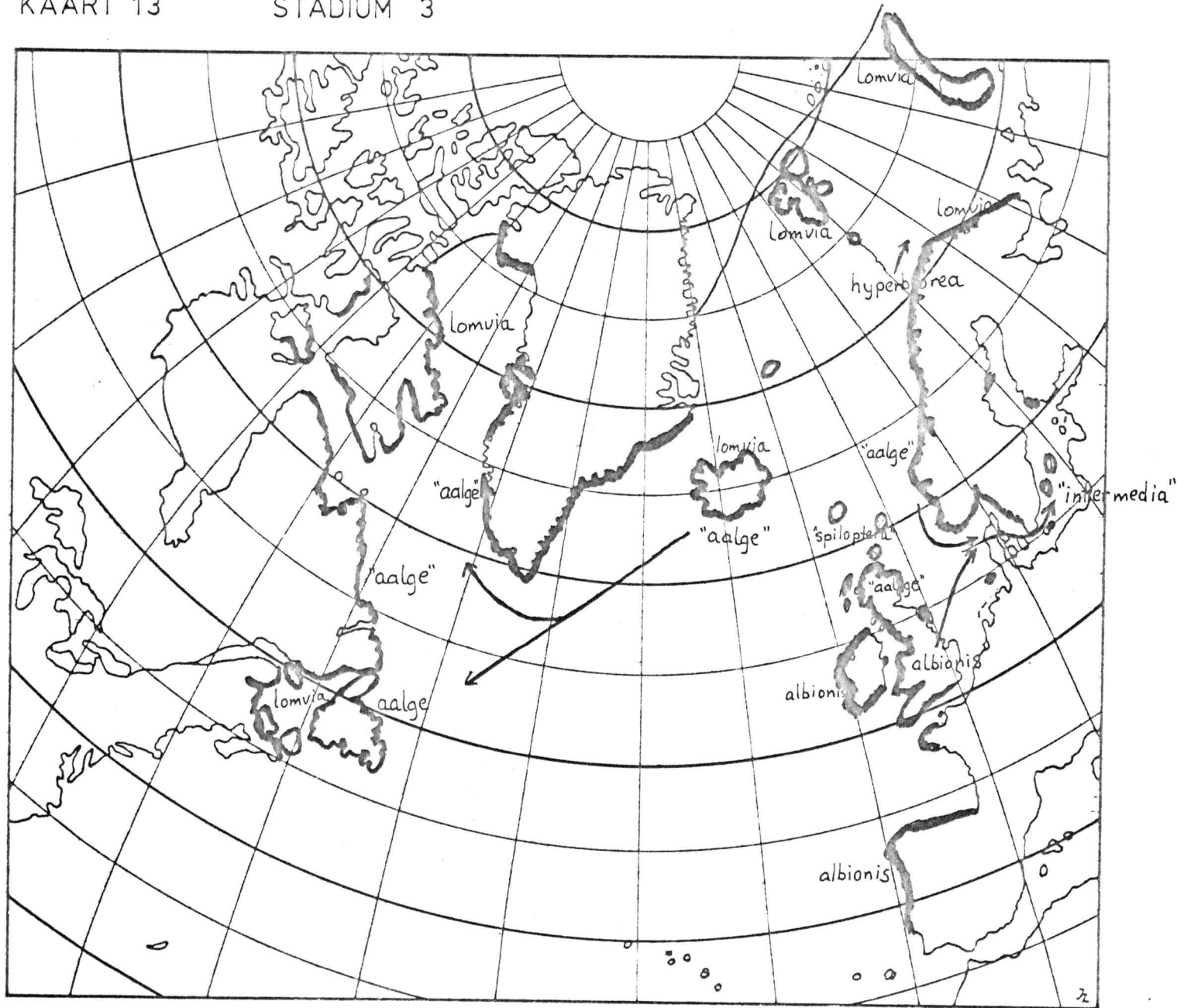
— = ijsgrens

• — = mogelijk broedgebied



— = hypoth. ijsgrens

~ = mogelijk broedgebied



— = hyp. ijsgrens

~ = mogelijk broedgebied

se Zeekoeten en bij Uria lomvia vaak een aantal min of meer donkere schachten aan). Hieruit volgt dat deze gevlekte populaties haast een gemeenschappelijke afstamming moeten hebben. Omdat bij de huidige situatie de gevlekte vorm hyperborea de noordelijkste is en de ongevlekte vorm albionis de zuidelijkste, plaats ik het ontstaan van de gevlekte (voorouder)populaties op Rockall. De meer zuidelijke populaties bleven ongevlekt. Aangezien we tussen de twee huidige gevlekte populaties (Faroer en Bereneiland) een aantal minder gevlekte populaties aantreffen (Noorwegen) (zie 3.2.12) en deze ook aantreffen tussen de gevlekte spiloptera en de ongevlekte albionis (in Schotland), moeten deze zogenaamde aalge-populaties een serie mengvormen zijn van voornoemde gevlekte en ongevlekte groepen. Ik stel mij dan ook voor dat in en na afloop van het Würm het volgende heeft plaatsgevonden (in 4 willekeurig gekozen stadia geschetst):

Würm (18.000 jr.geleden)(kaart 10)

"hyperborea/spiloptera" bewoont Rockall.

"albionis" bewoont Iberia (en mogelijk ook de bovenvermelde eilandengroepen daaromheen).

Stadium 1 erna (kaart 11)

"hyperborea/spiloptera" krijgt de beschikking over Faroer en wat later ook Shetland, Orkney en Hebriden, maar nog niet meteen de rest van Engeland en Ierland omdat de ijsskap daarvan nog niet verdwenen is. Rockall wordt door transgressie steeds kleiner. "albionis" koloniseert de vrijgekomen kusten van Bretagne en ZW. Ierland.

Stadium 2 erna (kaart 12)

De gevlekte vorm "hyperborea/spiloptera" koloniseert Noorwegen en breidt zich naar het noorden uit. Deze kolonisten hybridiseren met de zich eveneens naar het N uitbreidende 'albionis'. Hetzelfde vindt plaats in Schotland en IJsland. De uit deze hybridisatie voortgekomen populaties worden door de diverse auteurs samengevat onder de naam aalge. De noordelijkste Noorse kolonisten ("hyperborea") hebben de minste invloed van 'albionis' en lijken nog het meest op de (gevlekte) voorouderpopulatie. De op de Faroer en omgeving achtergebleven populatie ("spiloptera") bleef de gevlekte kenmerken bezitten omdat zij alle potentiële broedplaatsen al had bezet en zodoende geen plaats liet voor albionis-kolonisten. Dit te meer daar de transgressie voortschreed, de eilanden en hun kusten kleiner werden en de kolonies dus overvol raakten waardoor de plaatstrouwe "eigen" dieren probeerden eventueel vrijkomende broedplaatsen op te vullen en hierdoor geen plaats lieten voor kolonisten.

Stadium 3 erna (kaart 13) (Recent)

"hyperborea" heeft de Moermansk-kust en mogelijk ook Noord-Noorwegen nog "in handen" en heeft zich gevestigd op Nova Zembla, Bereneiland en sinds kort ook op Spitsbergen (Fuglehuken) (Norderhaug, 1974).

"spiloptera" heeft zich op de Faroer en op Shetland weten te handhaven, de Zuid-Noorse "aalge" (mengvorm) heeft, zich vermengend met albionis, de pas laat opengaande Oostzee (Løppenthin, 1963) bevolkt met een zogenaamde "intermedia" populatie, die vrij veel

albionis-kenmerken bezit.

De IJslandse "aalge" en kennelijk een vorm met zeer weinig onder-vleugelvlekken en flankstrepen heeft ZW.Groenland en O.Nrd.Amerika gekoloniseerd, een kolonisatie die ook nu nog voortgang vindt, volgens Jefferies & Parslow (1976) voornamelijk dmv. de gebilde vorm (beter aangepast?, zie 4.2).+).

Hoewel Storer (1952) geen afstammingsgeschiedenis weergeeft zoals hierboven door mij geschetst, kwam ook hij tot de konklusie dat de aalge-populaties waarschijnlijk verschillende oorsprongen hebben gehad en mengvormen zijn van spiloptera-albionis en hyperborea-albionis en "daarom zoveel op elkaar lijken en niet van de IJslandse en de O.Nrd.Amerikaanse populaties zijn te onderscheiden" (p.208), hoewel hij het even goed mogelijk achtte dat aalge 't dichtst bij de voorouderpopulatie staat en dat de vormen albionis, spiloptera en hyperborea daarvan zijn gedivergeerd. Deze laatste mogelijkheid acht ik echter onwaarschijnlijk omdat dan hyperborea en spiloptera onafhankelijk van elkaar gevlekte ondervleugels moeten hebben ontwikkeld terwijl dat nog nooit eerder bij het genus Uria was vertoond!

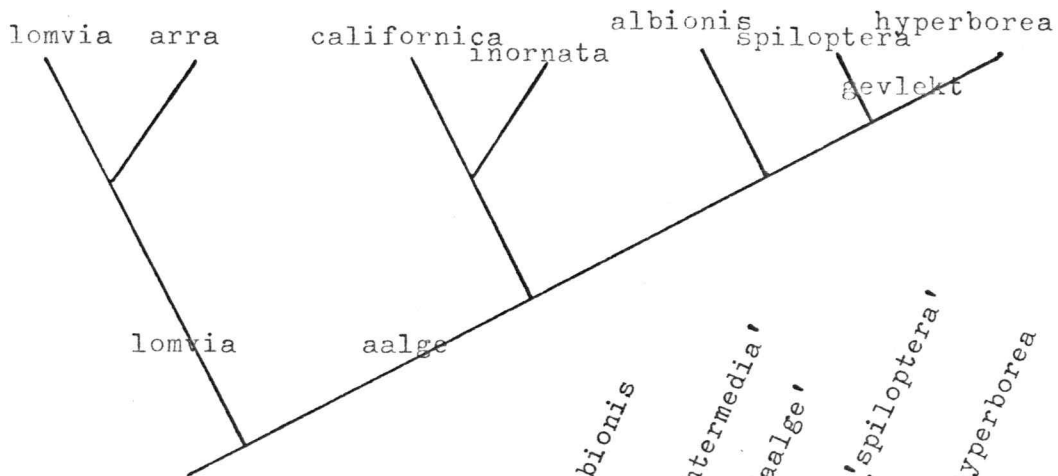


fig.26 Stamboom Uria

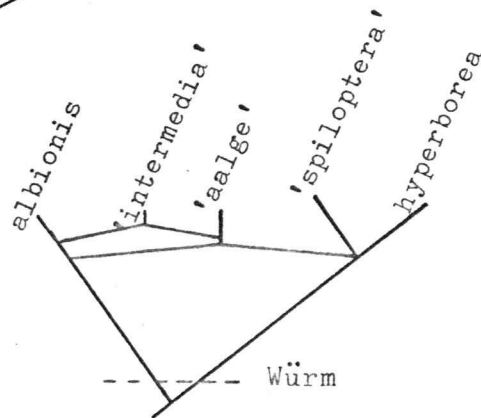


Fig.27 Stamboom Atlantiese aalge

+) Waarom de O.Nrd.Amerikaanse dieren zo weinig gevlekt zijn is mij in dit verband niet geheel duidelijk. Als zij werkelijk zo onge-vlekt zijn (ik kon hiervoor alleen maar afgaan op Storer's ge-gevens, ikzelf vond in Kopenhagen 3 ad.dieren van ZW.Groenland waar-van er 2 weinig en 1 matig gevlekt waren en 1 ex.uit Quebec dat ongevlekt was) dan zijn zij mogelijk de afstammelingen van een (mogelijk vroege) kolonisatie van een groep dieren met veel albio-nis-kenmerken. In dat geval zou men ook tamelijk bruine ruggen verwachten. Storer (p.176) spreekt zich daar echter niet duidelijk over uit, hij beschouwt deze dieren kennelijk als "gewone" aalge's met een rùgkleur "bijna zo donker" als spiloptera en hyperborea. (De 4 voornoemde exemplaren: 1 ex.A (uit 1904), 3 ex.A-C, wijzen daar overigens ook op).

6.1 Uria lomvia (kaart 14)

De Dikbekzeekoet bewoont rotskusten die over 't algemeen noordelijker liggen dan die welke door Zeekoeten worden bewoond, maar op een aantal plaatsen komen zij sympatries voor, met name in O.Nrd.Amerika, op IJsland en op Bereneiland. Aldaar zijn wel enkele verschillen in voedsel en nestplaatskeuze aangetroffen, maar die zijn gering (zie oa.Storer, 1952 en Bédard, 1969). Daar beide soorten dus tegenwoordig grotendeels verschillende klimaatgebieden bewonen, is het waarschijnlijk dat ze dat eveneens deden tijdens het Würm. Omdat Dikbekken tegenwoordig kusten kunnen bewonen die pas in augustus, als de jongen van de kliffen springen, ijsvrij zijn, neem ik aan dat ze dat ook 18.000 jaar geleden konden. Ze kunnen toen dus plaatselijk de kusten van IJsland hebben bewoond, evenals de eilandjes bij Faroer en mogelijk ook Flemish Cap, hoewel dat laatste nogal aan de lage/kleine kant was hiervoor (zie 5.2). Deze gebieden en wel vooral de eerste twee, lagen zo dicht bij elkaar dat ondersoortvorming niet heeft plaatsgevonden.

6.2 Alle alle (kaart 15)

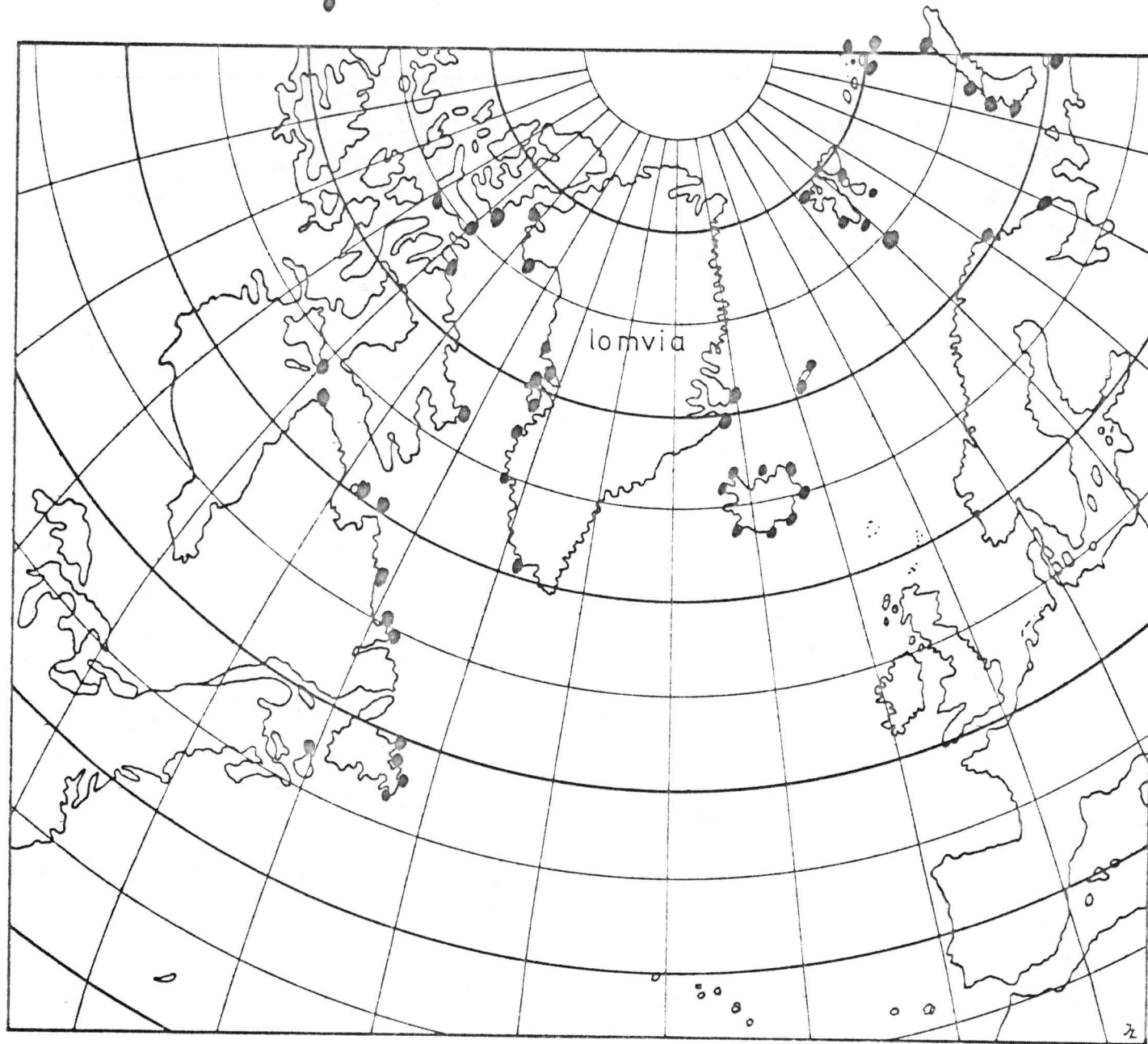
De Kleine Alk is evenals de Dikbekzeekoet een arktiese soort. Het is dus aannemelijk, dat zij in het Pleistocen dezelfde gebieden hebben bewoond. De (alleen) iets grotere ondersoort polaris (Franz Jozefland) heeft zich waarschijnlijk eerst na de laatste ijstijd gedifferentieerd (regel van Bergmann, zie ook 3.2.13).

6.3 Alca torda (kaart 16)

De Alk heeft een nagenoeg identiek areaal als de Zeekoet en dit wordt bewoond door 2 of 3 ondersoorten. Salomonsen onderscheidt een Oostzeevorm op grond van het aantal groeven in de snavel (de Oostzeevorm 1-2, de Noorse vorm 2-3). Op grond van dit criterium is echter slechts 50 % van de Alken te determineren. Dit acht Vaurie (1965) onvoldoende en ik ben het daarmee eens (75 %-regel, zie ook 7.1). De opvatting van Salomonsen dat de Oostzeevorm hier al sinds het Yoldia-tijdperk voorkomt wordt tegengesproken door Løppenthin (1963), terwijl deze laatste tevens het voorkomen van de Alk in het Ladogameer tegenspreekt. De overgebleven twee subspecies worden onderscheiden op grond van formaat van de snavel en vleugel (volgens Vaurie geen overlap).

Dat islandica kleiner is dan torda (pica) is grotendeels te verklaren met behulp van klimaatsinvloeden (ook het Oostzeegebied is koud), maar dat de dieren van IJsland wel tot islandica behoren en die van Zuid-Noorwegen niet, is toch wel wat vreemd. Mogelijk duidt dit op een verschillende herkomst van beide populatiegroepen en wel zo dat torda (pica) tijdens het Würm op Rockall heeft gezeten en islandica op de kusten van Iberia, Azoren en mogelijk ook op de Balearen, vooral omdat veel Alken nu (nog) in het Middellandse Zeegebied overwinteren (Mead, 1974). (Zien we hier soms een parallel met de kleine, betrekkelijk weinig gevlekte Zeekoeten van IJsland?).

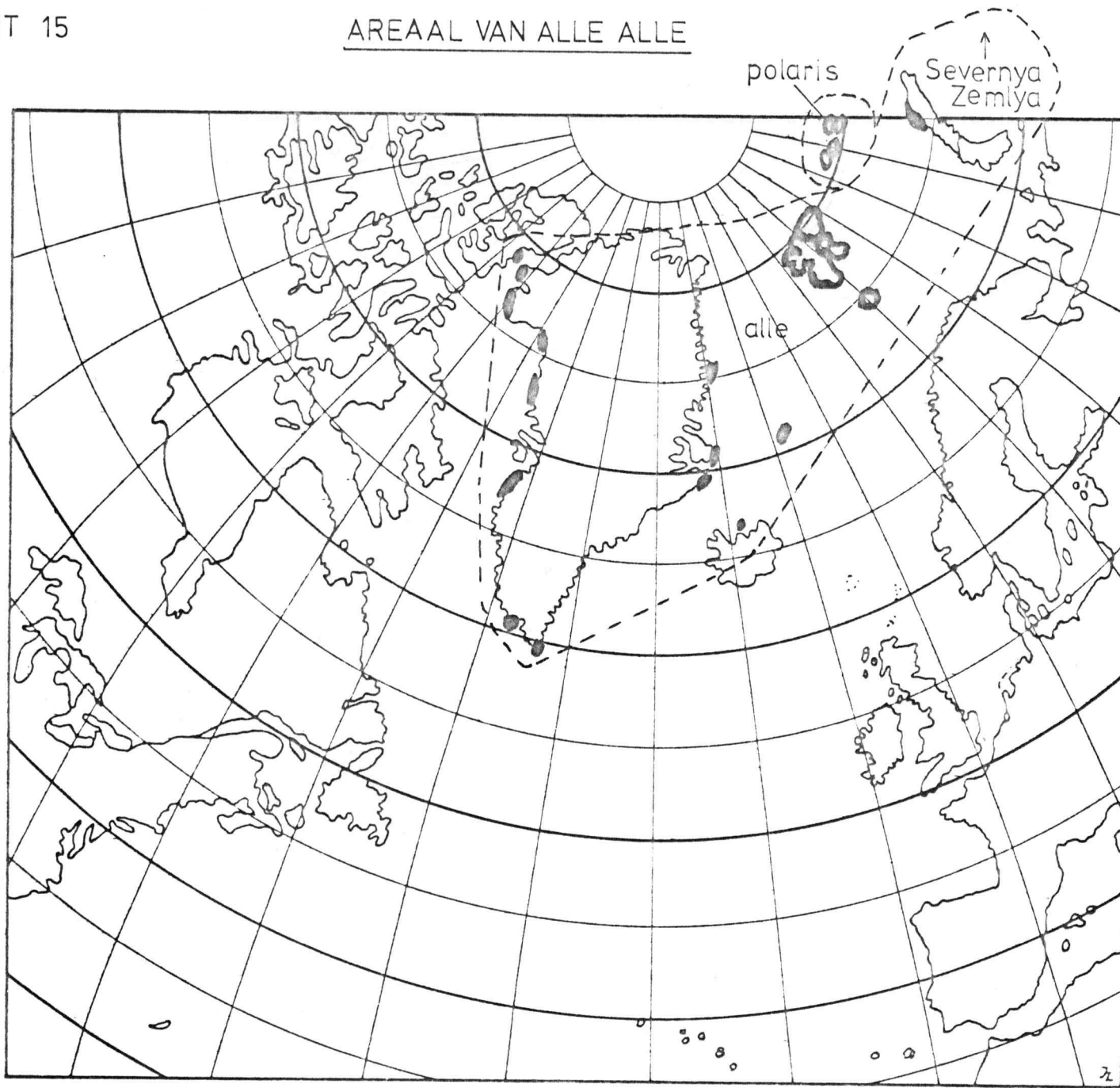
AREAAL VAN URIA LOMVIA



- 34 -

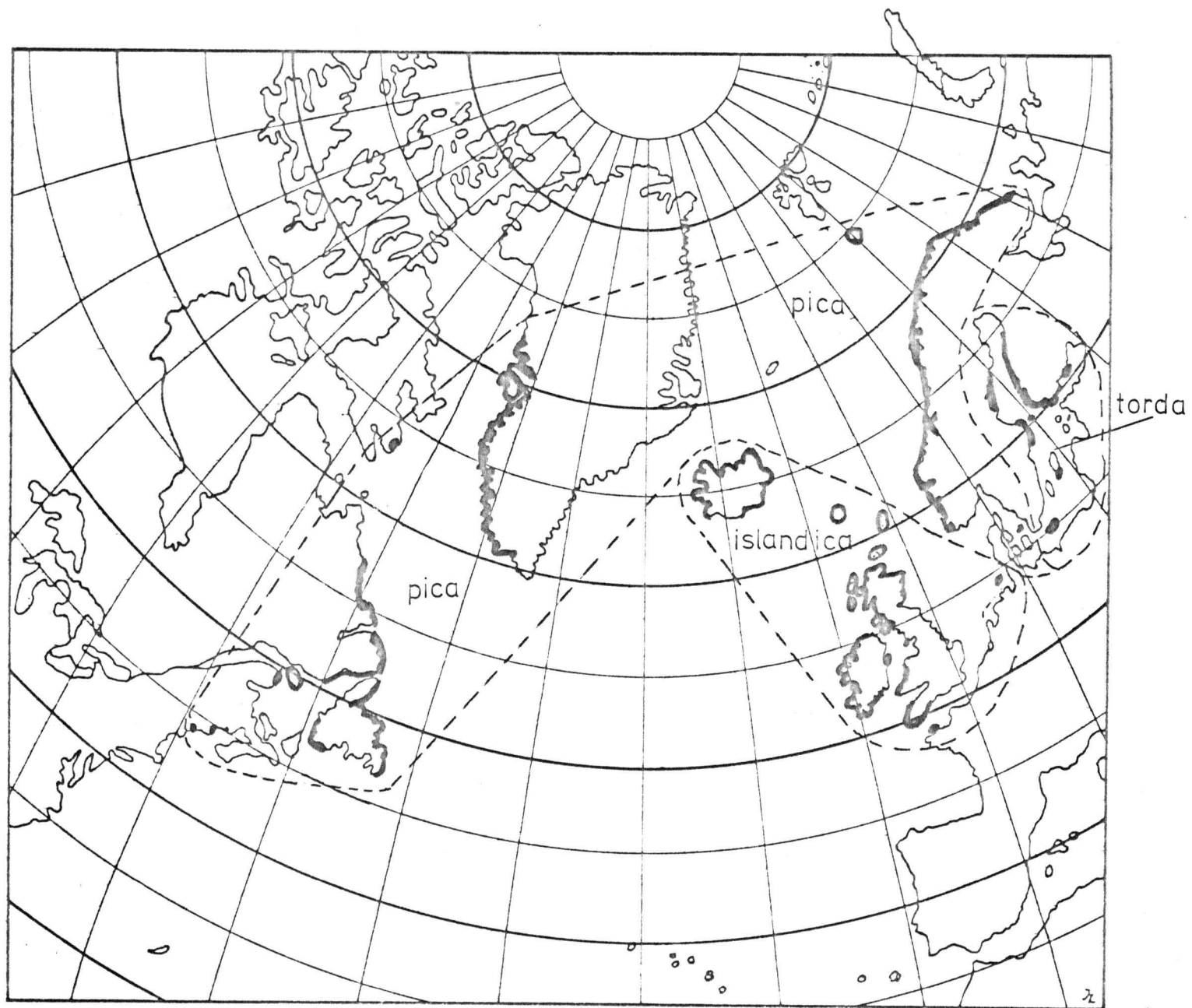
Subspecies volgens Salomonsen (1944) en Vaurie (1965).

AREAAL VAN ALLE ALLE



Subspecies volgens Salomonsen (1944) en Vaurie (1965).

AREAAL VAN ALCA TORDA



Subspecies volgens Salomonsen(1944).pica + torda = torda volgens Vaurie(1965).

6.4 Fratercula arctica (kaart 17)

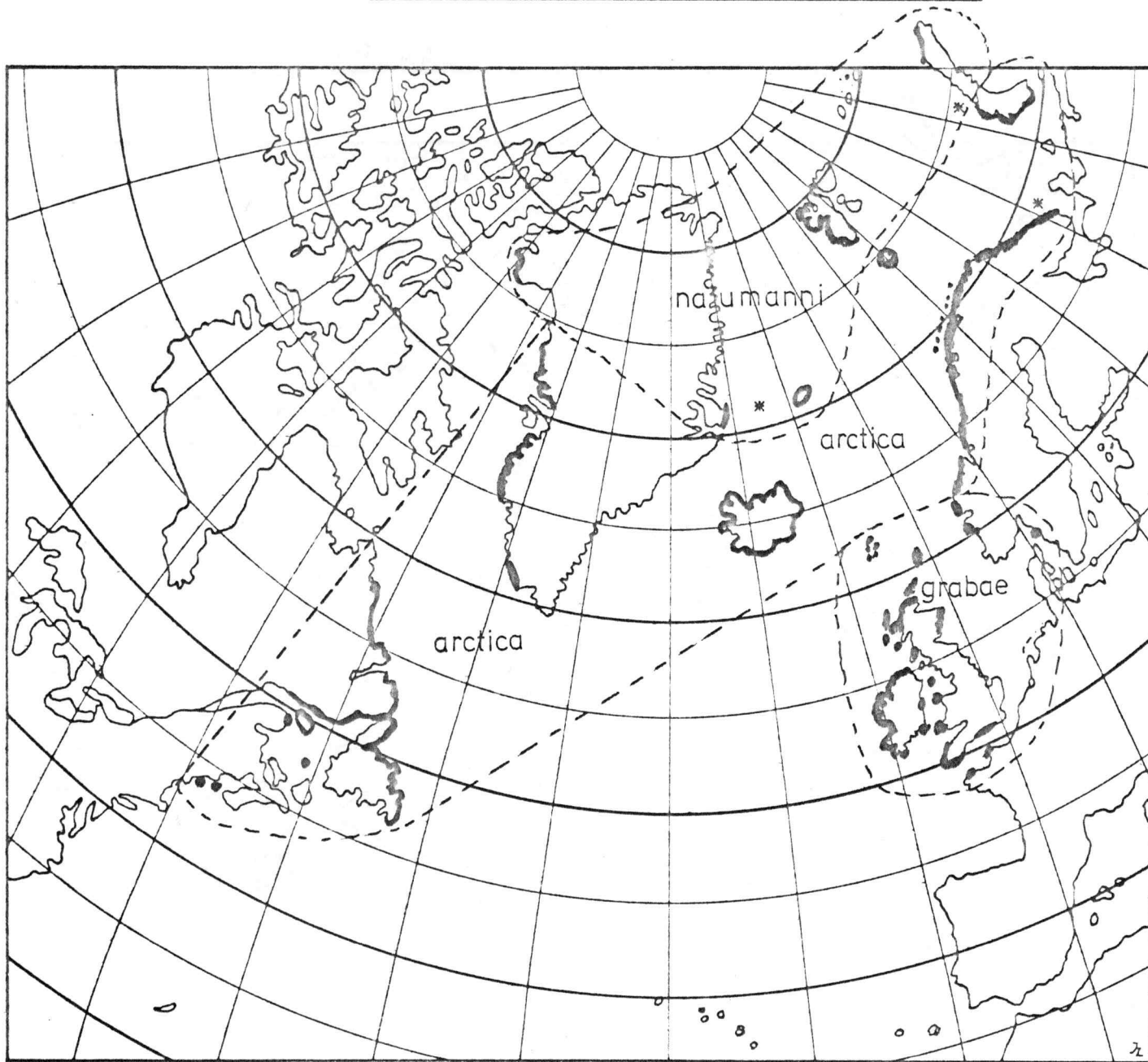
Ook het areaal van de Papegaaiduiker vertoont grote gelijk-nis met dat van de Zeekoet en hier vinden we zelfs 3 ondersoorten zodanig, dat kaart 17 erg lijkt op kaart 1. Alleen, bij deze soort zijn de subspecies alleen onderscheiden op grond van maten, die een kлинаal verloop hebben en niet, zoals bij de Zeekoet, ook op grond van pigmentatiekenmerken. Zodoende kunnen we de Papegaaidui-kervormen geheel verklaren aan de hand van klimatologische factoren alléén, hoewel het natuurlijk heel goed mogelijk, zo niet waar-schijnlijk is dat ook deze soort min of meer gescheiden populaties heeft bezeten tijdens het Würm, die dan in dezelfde refugia hebben vertoefd als de Zeekoeten. In dat geval is het heel goed mogelijk dat Papegaaidui-kers hebben gebroed op de Balearen, omdat er tegen-woordig (nog) vrij veel van deze dieren in de Middellandse Zee overwinteren. Nu zegt dat laatste misschien meer over het feit dat Papegaaidui-kers veel verder trekken dan bijv. Zeekoeten en zodoen-de in de Middellandse Zee terecht komen, dan over het trekken naar een vroeger broedgebied (zie Mead, 1974) (Dat zou dan tevens een ver-klaring zijn voor 't feit dat er tijdens het Würm mogelijk geen verschillende ondersoorten zijn ontstaan (grote vermenging) ter-wijl die bij de Zeekoet wel konden ontstaan).

6.5 Cephus grylle (kaart 18 t/m 20)

Het areaal van de Zwarte Zeekoet ligt noordelijker dan dat van de Zeekoet. Het aantal onderscheiden ondersoorten in het Atlantie-se gebied varieert van auteur tot auteur, van 7 bij Salomonsen, via 6 bij Udvardy en Storer tot 3 bij Vaurie. We kunnen onder-scheiden:

- arktiese vormen, groot, veel wit in de vleugel, westelijk de kortsnavelige vorm ultimus en oostelijk de langsnavelige vorm mandtii, door Vaurie samengevoegd tot mandtii.
- zuidelijker Atlantiese vorm, niet zo groot, veel minder wit in de vleugel (donkerder dus), tamelijk langsnavelig, volgens Salo-monsen atlantis, volgens Storer en Udvardy arcticus en volgens Vaurie grylle genaamd.
- een IJslandse vorm islandicus, vrij klein en donker, met een zwart streepje door de witte vleugelspiegel.
- volgens Salomonsen een Faroer-vorm faroeensis die het kleinst is en helemaal geen wit meer op de buitenste grote slagpen heeft (zie ook Vaurie p.514).
- een grote Oostzeevorm grylle die, behalve zijn formaat, veel lijkt op de zuidelijke Atlantiese vorm en die daarom allebei door Vaurie samengevoegd worden tot grylle.
- volgens Salomonsen een vorm arcticus in ZW.Groenland en Labra-dor, maar die een tussenvorm lijkt tussen ultimus en de zuidelijke Atlantiese vorm en meer overeenkomt met de laatste (zie Vaurie p.513).

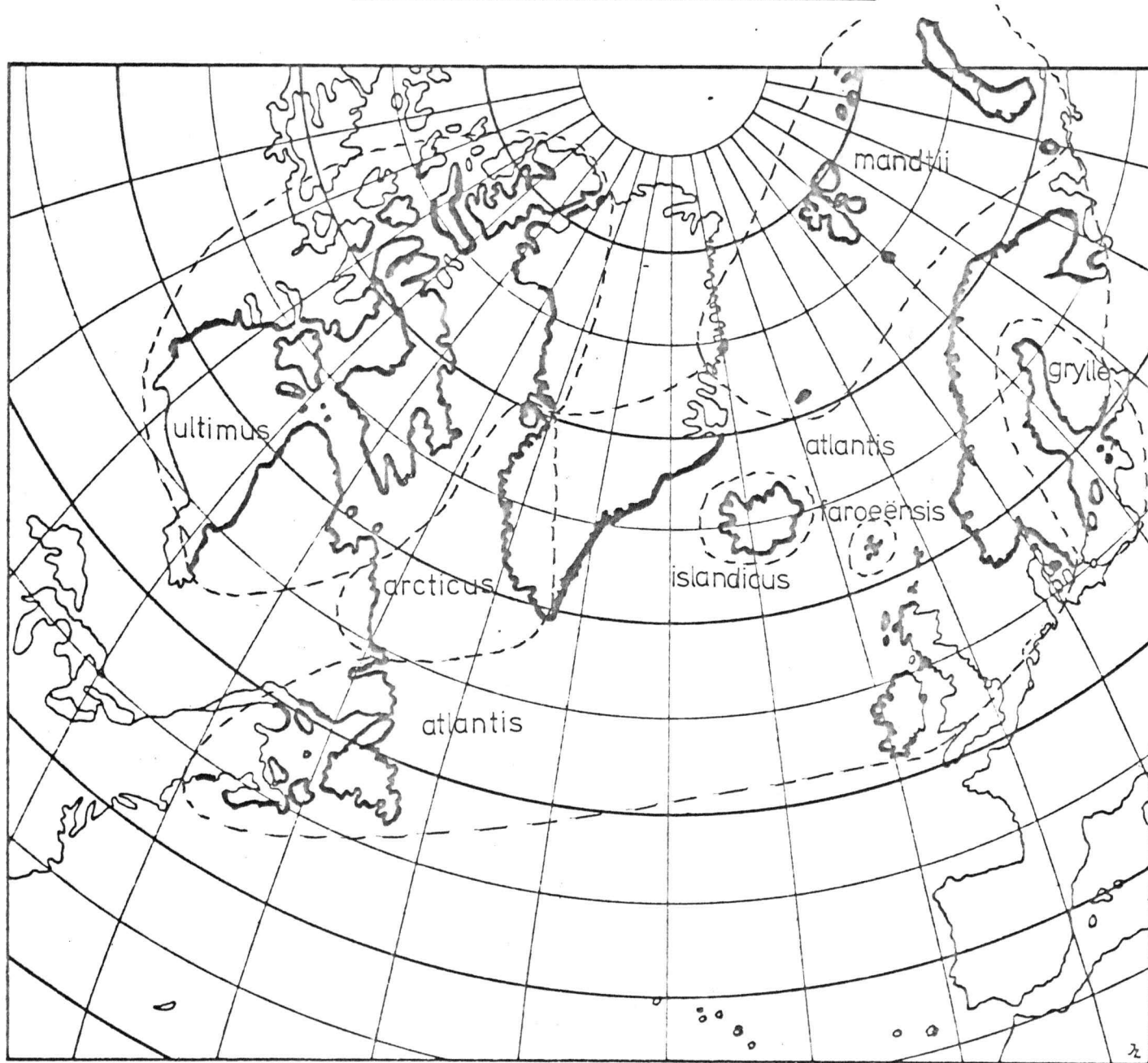
De maten en de hoeveelheid wit lijken dus kлинаal te variëren en wel temperatuurgebonden, hoewel het opvalt dat de IJslandse- en Faroervormen betrekkelijk klein zijn. Dat er zoveel verschillende vormen zijn te onderscheiden en er ken-nelijk betrekkelijk veel verschillen zijn aan te treffen tussen de verschillende populaties zou kunnen komen doordat Zwarte Zeekoet-populaties betrekkelijk klein zijn voor Alcidae, zodat variaties sneller tot uiting kunnen komen (zie ook Storer p.189).

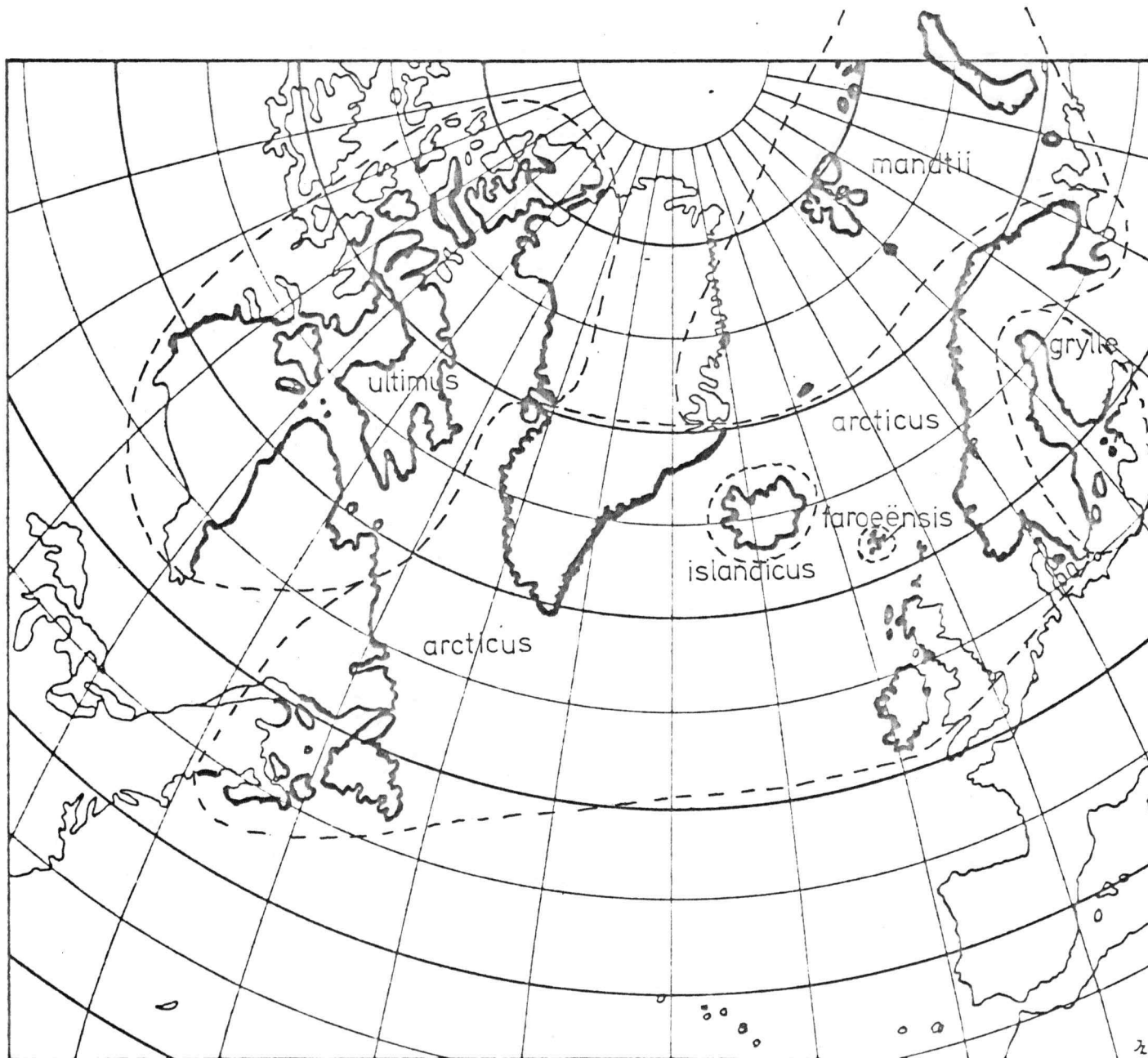


- 38 -

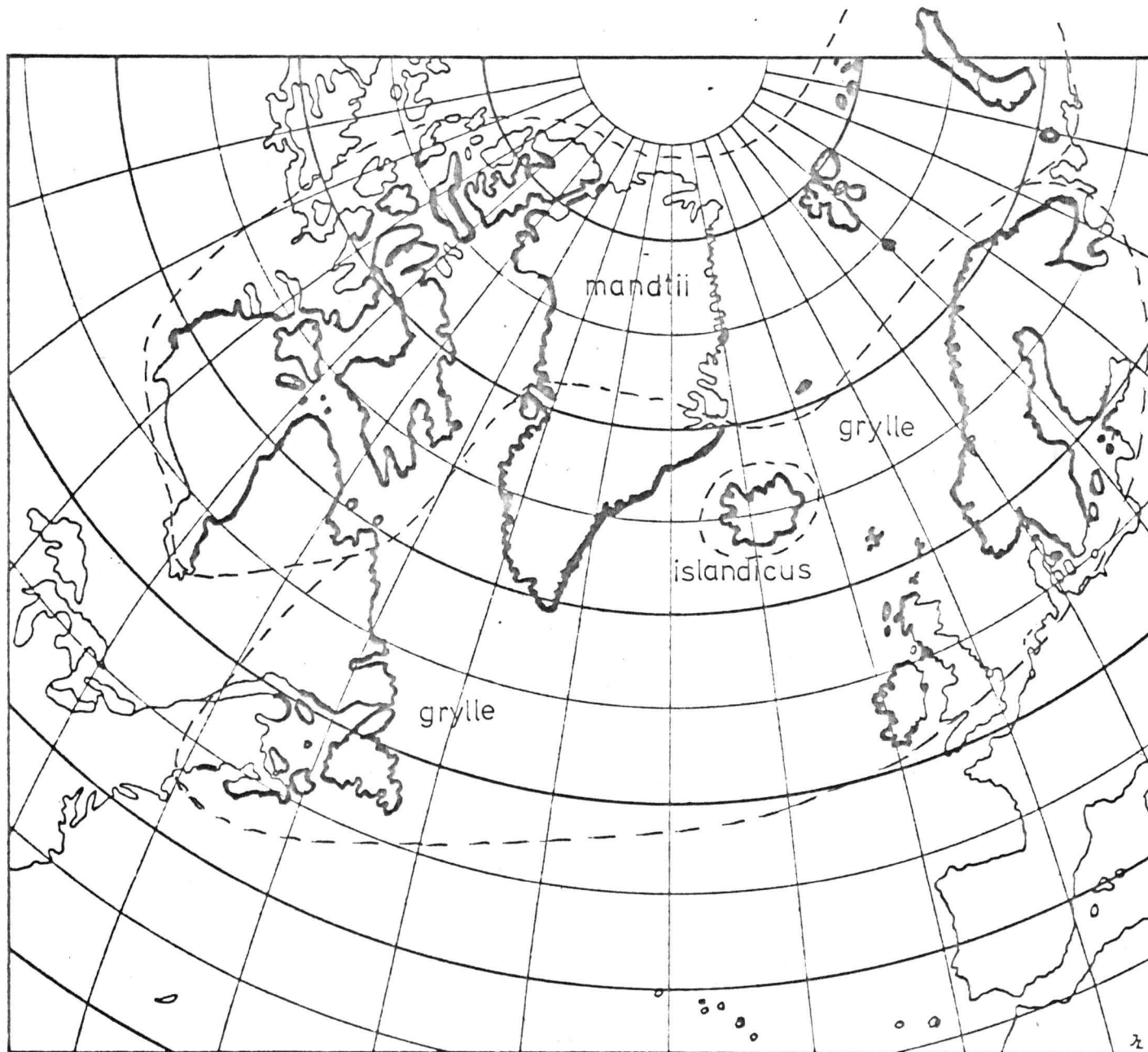
* = subspecies(grens) niet duidelijk
Subspecies volgens Salomonsen (1944) en Vaurie (1965)

AREAAL VAN CEPHUS GRYLLE





Subspecies volgens Udvardy (1961).



Subspecies volgens Vaurie (1965).

- 11 -

Bovendien zijn er aan deze dieren meer kenmerken te onderscheiden (bijv. hoeveelheid wit in de vleugel) dan bij bijv. Zeekoeten. Zo op het eerste gezicht lijkt het er dus op dat het patroon vd. geografiese variatie van deze soort geheel verklaart kan worden met behulp van één refugium tijdens het Würm (bijv. IJsland en/of Rockall) en een in de periode daarna verspreiden van de soort over het areaal, waarbij er, onder invloed van met name de temperatuur (zeewateroppervlaktetemperatuur) een klinale variatie ontstond zoals we die nu aantreffen (oa. een grote vorm in de koude Oostzee). Kennelijk zijn er daarbij op IJsland en de Faroer kleine eilandvormen ontstaan. Ook is het natuurlijk mogelijk dat zij zich tijdens het Würm langs de gehele Kontinentale Platkust en ook op het noordelijk gedeelte van het Iberies Schiereiland ophielden (het zuidelijk gedeelte hiervan was te warm) evenals op Rockall en IJsland, waarbij de Rockall/IJsland populatie naderhand de vormen mandtii en ultimus zijn geworden en de zuidelijker populaties de andere, zuidelijker vormen.

Het lijkt mij zinvol om de geografiese variatie van de Zwarte Zeekoet eens uitgebreid door iemand te laten behandelen, met name om de mogelijke ontstaansgeschiedenis hiervan proberen te herleiden.

6.6 Mogelijke refugia en de vormen die hier verblijf hielden

Uit het voorgaande blijkt dus dat de arktiese soorten Uria lomvia en Alle alle maar één echte ondersoort bezitten, hetgeen naar mijn gevoel duidt op één arkties refugium (Rockall/IJsland). De gematigde soorten bezitten meer ondersoorten, wat kan duiden op meer dan één refugium, hoewel deze vormen vaak alleen maar op grond van hun formaat zijn onderscheiden, maar daarin worden soms toch wel wat vreemde trekjes vertoond, die kennelijk toch niet direct met het klimaat lijken samen te hangen, zoals bij de Alk en de Zwarte Zeekoet. De geografiese variatie van de Alk zou op dezelfde wijze kunnen zijn ontstaan als bij de Zeekoet, zie 5.2 en 6.3. De variatie van de Zwarte Zeekoet vertoont minder duidelijke parallellen met de Zeekoet.

Dat er in de Oostzee (mogelijke) ondersoorten zijn ontstaan in zo korte tijd (4.000 jaar volgens Løppenthin, 1963) kan alleen maar omdat:

- 1° de populaties betrekkelijk klein zijn en dus snel kunnen veranderen (zie ook Storer p. 189)
 - 2° de temperaturen er 's winters laag zijn en de daarin levende vogels zich daaraan aanpassen door groter te worden, (relatief) langere vleugels en mogelijk ook dikkere snavels te krijgen.
- Samenvattend geef ik hieronder een lijstje van (mogelijke) refugia en de (voorouder)vormen die daar mogelijk hebben geleefd.

IJSLAND (en mogelijk ook de eilandjes bij de Faroer en Flemish Cap)

Uria lomvia lomvia
Alle alle alle
Cephus grylle mandtii
 (Fratercula arctica naumanni)

ROCKALL

Uria aalge hyperborea
Alca torda pica (volgens Salomonsen)
Fratercula arctica naumanni
Pinguinus impennis ?
 en mogelijk ook enkele van de voor IJsland genoemde vormen.

SHELFKUST (kust van het Continentale Plat)

Afhankelijk van de aan- of afwezigheid van kliffen, maar waarschijnlijk zonder deze:

Cephus grylle arcticus (volgens Storer en Udvardy)

IBERIES SCHIEREILAND en mogelijk ook Azoren, Madeira, Kanarische Eilanden en Balearen

Uria aalge albionis

Alca torda islandica

Fratercula arctica grabae

Cephus grylle arcticus (Storer, Udvardy)

Pinguinus impennis ?

Later trokken drie soorten de Oostzee in, aldaar de volgende (eventuele) subspecies vormend (sensu Salomonsen):

Uria aalge intermedia

Alca torda torda

Cephus grylle grylle

7 KONKLUSIES

7.1 Verschillende Atlantiese Zeekoet-subspecies of niet ?

In 1.2 noemde ik de 75 % regel en de bijbehorende CD-waarde van 1.28 als criteria voor het onderscheiden van ondersoorten. Nu heb ik uit de door mij verzamelde gegevens betreffende maten een aantal aan elkaar grenzende populaties met elkaar vergeleken. Dit deed ik door eerst hiervan de Student's t-waarden te berekenen en dan, als deze duidelijk significant waren (>2.2) ook de CD-waarden. Hieruit bleek dat nergens bij min of meer aangrenzende populaties voldoende hoge CD-waarden konden worden aangetroffen en dat deze waarden pas werden aangetroffen als ik bijv. Bereneiland met albionis of Oostzee vergeleek, dus niet bepaald aangrenzende populaties.

Hieruit moet ik dus konkluderen dat in ieder geval op grond van de door mij genomen meetgegevens nergens aan de 75 %-verschil-norm is voldaan en er dus op grond van de maten geen ondersoorten kunnen worden onderscheiden.

Ook de pigmentatiegegevens duiden hierop: bijna geen enkele populatie is echt homogeen, de meeste zijn zelfs zo variabel dat er nauwelijks redelijke verschillen zijn: de flankstreping als criterium is niet nauwkeurig genoeg; bij de rugkleur kunnen we eigenlijk geen onderscheid maken omdat de kleurkategorieën in elkaar overgaan. Zo kunnen we bijv. niet stellen: Bereneiland is C, IJsland is 77.3 % niet-C, omdat we tot niet-C ook rekenen de kleur A-C (dus bijna-C) terwijl deze nauwelijks te onderscheiden is van C. (Het kleurverloop is niet diskontinu). Bij de ondervleugelvlekken kunnen we mogelijk wel zoiets zeggen, in ieder geval kunnen we daar onderscheid maken tussen geen vlekken en wel vlekken.

Uit 5.2 en fig.26 bleek al dat de voorouder-Uria's geen vlekken hadden omdat alle eerder afgesplitste vormen (de Pacifiese Uria's en de Atlantiese lomvia's) geen vlekken, of hoogstens enkele min of meer donkere schachten hadden en dus de gevlekte vormen hiervan afgeleid moeten zijn. Wanneer ik nu uitga van een (hypothetische) ongevlekte voorouder en de diverse populaties daarmee vergelijk, dan blijkt uit tabel 15 dat alleen de populaties Bereneiland (84.6% vlekken), Faroer (86.5 %) en Shetland (88.9 %) voor meer dan 75 % niet-ongevlekt (dus gevlekt) zijn en dus voldoende van die voorouderpopulatie te onderscheiden zijn voor subspecifieke benaming.

Deze voorouders bestaan echter niet (meer), althans niet meer zuiver ongevlekt; albionis en Oostzee zijn voor resp. 10.0 % en 9.1 % gevlekt en hebben dus kennelijk toch wat invloed gehad van de gevlekte (noordelijke) populaties.

Dus hoewel we geen zuivere 75 % verschillen (meer) kunnen aantreffen, toch zijn ze er wel bijna (tussen albionis en Shetland/Faroer en tussen Oostzee en Shetland/Faroer).

Blijft dus de vraag: is dit voldoende voor subspecifieke onderscheiding of niet ?

Zuiver gezien wordt nergens 75 % verschil bereikt en mogen we dus geen ondersoorten onderscheiden. Willen we dit toch, moet dan de naamgeving gewijzigd worden of niet ? Moeten bijvoorbeeld de populaties: Bereneiland, Faroer en Shetland gerekend worden tot één vorm (ondersoort) op grond van hun pigmentatie overeenkomsten en gebrek aan voldoende verschillen in hun maten, of niet ? Moet albionis dan het andere uiterste en een ondersoort zijn en al of niet met behulp van criteria als grijs-waas op de rug samengevoegd worden met de Oostzeepopulatie ? En moeten de andere populaties tenslotte dan maar samengevoegd worden tot de polytope ondersoort aalge ?

Ikzelf vind dat de individuën van de zuidelijkste populaties altijd te onderscheiden zijn van alle andere (ongevlekt, bruine rug, grijs waas hierover). Dan kunnen we deze albionis noemen. In dat geval moeten we alle andere populaties samenvatten als niet-albionis, dus aalge. Hyperborea kan dan niet gehandhaafd blijven als benoemde ondersoort.

7.2 Hoe kwam de huidige geografiese variatie tot stand ?

Uit 3.2.13 bleek dat de lichaamsmaten min of meer klineaal variëren volgens de regel van Bergmann en uit 4.1 bleek dat het voorkomen van de gebrilde vorm eveneens klineaal variëert. De (andere) pigmentatiekenmerken doen dat echter niet en vertonen twee "veel-pigmentatie-kernen" namelijk Shetland/Faroer en Bereneiland, die onafhankelijk van elkaar zouden kunnen zijn ontstaan, maar dat acht ik nauwelijks waarschijnlijk. (fig.26).

Zodoende nam ik de Würm-situatie in ogenschouw en bekeek ik of ik aan de hand hiervan dit patroon in de pigmentatiekenmerken kon verklaren (5.2). Dit kon in 't kort als volgt:

Tijdens het Würm (18.000 jaar geleden) ontwikkelde een Zeekoetpopulatie op Rockall zich tot een pigmentrijke vorm, die min of meer geïsoleerd was van een de zuidelijker kusten bewonende (voorouder)-populatie. Deze isolatie kwam tot stand door hun trekgedrag, zij trokken namelijk naar de dichtstbijzijnde visgronden en kwamen daar door slechts gebrekkig met elkaar in contact zoals dat nu nog het geval is met de albionis- en aalge-populaties in Engeland (Mead, 1974).

Na afloop van het Würm bevolkten de Zeekoeten de vrijkomende kusten en wel:

- de noordelijke (gepigmenteerde) dieren de Faroer, Shetland en wat later ook Hebriden, Orkney en weer later ook Noorwegen.
- de zuidelijke dieren Zuid-Engeland, Ierland en wat later ook Helgoland, waarna ook Noorwegen binnen bereik kwam.

Hierna volgden de noordelijke dieren de terugtrekkende ijskap min of meer (op enige afstand), een veel-gepigmenteerde populatie op Faroer/Shetland achterlatend en trokken ook de zuidelijke dieren verder, waarbij er een serie mengvormen ontstond in Schotland, Zuid-Noorwegen en kennelijk ook op IJsland. (Mogelijk vertoonden de zui-

delijke dieren een "sprong" naar IJsland en vandaar door naar O.Nrd. Amerika, met als gevolg weinig gevlekte dieren in Amerika en aanvankelijk ook op IJsland, waarna er op IJsland invloeden merkbaar werden van de Faroer).

De meest noordelijke, de Noorse kust bewonende dieren, die later Bereneiland en Nova Zembla bereikten, hadden 't minst invloed van de zuidelijke dieren en lijken dus nog 't meest op de oorspronkelijke noordelijke dieren. Omdat de dieren van NO en ZW Engeland, door de ligging van dat land, min of meer gescheiden blijven door hun trekgedrag (4.2) is de invloed van de noordelijke populaties betrekkelijk klein op de zuidwestelijke en zuidelijker populaties (en omgekeerd), maar niet op die van ZO en O Engeland en Helgoland, zodat de ZW-populaties nog betrekkelijk "zuiver" zijn. Alleen op de grensvlakken ontstonden mengvormen, maar via Helgoland en de Engelse Oostkust-bewonende albionis-populaties was er wel vrij veel invloed op de meest zuidelijke van de Noordelijke populaties, zodat in Zuid- en Midden-Noorwegen wel een betrekkelijk groot "grensvlak" lag. Dat IJsland in dit opzicht minder gevlekt is dan de dichter bij het albionis-areaal gelegen Shetland en Faroer komt misschien door het feit dat de laatste twee gebieden al bevolkt waren (met veel-gepigmenteerde dieren) toen IJsland pas gekoloniseerd kon worden en toen gekoloniseerd werd door vogels afkomstig van beide populaties (maar mogelijk door albionis 't eerst, zie boven)(kaart 12). Hierna werd, en kennelijk door een betrekkelijk ongevlekte (IJslandse) populatie, Oostelijk Noord-Amerika gekoloniseerd, mogelijk aange trokken door de aanwezigheid van de hier al aanwezige Uria lomvia kolonies.+)

Tenslotte werd ook, + 4.000 jaar geleden (Løppenthin, 1963), de Oostzee bevolkt met een mengvorm van aalge (mengvorm) en albionis, die dus vrij veel albionis-kenmerken bezit, maar donkerder en groter is (zie 6.6 en fig.27).

Een bevestiging van deze gang van zaken lijkt te zijn in de arealen en ondersoorten van andere Atlantiese Alcidae:

- de arktiese soorten maar één ondersoort, dus één arkties refugium (IJsland/Rockall).
- de overwegend gematigder soorten meer vormen, zonder de Oostzeevorm meestal twee of drie, dus meer dan één refugium (waaronder Rockall), waarbij de Zwarte Zeekoet misschien een uitzonderingspositie inneemt door zijn kleine, sedentaire populaties (6.5).

+) Volgens Jefferies & Parslow (1976) kwam deze kolonisatie voornamelijk tot stand door middel van de gebrilde vorm.

7.3 Wenken voor toekomstig onderzoek

- Het lijkt mij erg zinvol toe om, in ieder geval omtrent de Zee-koetpopulaties van O.Nrd.Amerika en Noorwegen, te proberen nog enige aanvullende gegevens te krijgen, met name wat betreft de pigmentatie, maar ook wat betreft de andere gegevens.
- Of de door mij gesuggereerde grote verwantschap tussen de zeer gepigmenteerde populaties ook een werkelijke is, kan naar mijn gevoel getoetst worden met behulp van eiwit-gegevens, met name serologische. (Dat Gysels & Rabaey, 1964, aan de hand van de grote gelijkenis in spier- en oogleusproteïnen van Zeekoet en Sphenisciformes (Pinguins), die groter is dan de overeenkomsten tussen Zeekoet en Alk/Papegaaiduiker, tot de konklusie komen dat de Zeekoet verwanter is aan de Pinguins dan aan de andere Alcidae lijkt mij een misvatting. Dit is eerder een voorbeeld van konvergentie). Dit serologies onderzoek zou bijv.kunnen gebeuren als onderdeel van een onderzoek naar de geografiese variatie aan levend materiaal, dat te prefereren is boven dat aan dood, omdat hier de preparer- en vochtigheidsgehalteverschillen van balgen en hun thuis-havens (musea) worden uitgeschakeld. Wel krijgen we dan te maken met het probleem hoe de dieren te sexen.
- Een onderzoek naar het voorkomen van kleine vormen op IJsland en de Faroer lijkt mij ook zinvol. (Op IJsland een kleine vorm van de Zeekoet , de Zwarte Zeekoet en de Alk en op de Faroer een kleine vorm van de Zwarte Zeekoet, de Alk en de Eidereend). Zijn dit produkten van (afgelegen) vrij kleine eilandpopulaties, of speelt hier nog wat anders mee ?
- Tenslotte zou ik een onderzoek willen bepleiten naar de geografiese variatie van Cephus grylle (zie 6.5).

8 Dank

Tenslotte wil ik al diegenen bedanken die aan de totstandkoming van dit verslag hebben bijgedragen; dr.F.Salomonsen en zijn medewerkers in Kopenhagen, dr.I.C.J.Galbraith voor het zenden van het Engelse materiaal, dr.G.F.Mees voor de genoten gastvrijheid in Leiden en dr.J.Wattel voor het (voortreffelijk) begeleiden van dit onderzoek. Bovendien al diegenen op de afdeling Vogels van het ITZ, die met mij hebben meegedacht over en hebben geholpen met het beantwoorden van de diverse vragen die zich voordeden.