

## HOE VINDT DE TREKVOGEL ZIJN WEG?

door

Dr. A. C. Perdeck

Veel verschijnselen in de natuur, die de mensen vroeger raadselachtig voorkwamen, zijn door wetenschap en techniek van hun geheimzinnigheid ontdaan. Ook het onderzoek naar de wijze waarop trekvogels zich oriënteren heeft grote vorderingen gemaakt. Om hiervan een indruk te krijgen zullen we eerst nagaan wat de waarnemingen in het veld ons leren over de prestatie die een trekvogel levert. Daarna kunnen we dieper ingaan op de verdere analyse door middel van proefnemingen buiten en in het laboratorium.

De simpele verspreiding van een vogelsoort over de aarde, bekend geworden door waarnemingen en museummateriaal, kan soms een goed uitgangspunt zijn. Zo blijkt bijv. dat de Amerikaanse Goudplevier, die in Alaska en Noord-Canada broedt, overwintert in een beperkt gebied in Zuid-Brazilië en Uruguay. Om zo'n lange trekweg met een nauw omschreven doel succesvol te volbrengen, moeten deze vogels zich wel uitstekend kunnen oriënteren. Nog duidelijker is dit bij de Grote Pijlstormvogel. Deze soort broedt op Tristan da Cunha, een afgelegen eilandengroep midden in de zuidelijke helft van de Atlantische oceaan. Als het bij ons zomer wordt (en in hun broedgebied winter) zwermen zij uit over de gehele noordelijke helft van de Atlantische Oceaan, tot aan IJsland toe. Maar in de broedtijd verzamelen ze zich weer op Tristan da Cunha, te vergelijken met de spreekwoordelijke speld in de hooiberg!?

De meeste vogelsoorten broeden echter niet op zulke beperkte plaatsen en faunistische waarnemingen kunnen ons dan weinig over de aard van de trekweg leren. Wij hebben hier een ander middel voor: de vogels worden op grote schaal gemerkt met genummerde potringen. Uit de terugmeldingen (een fractie van het aantal dat geringd is) kunnen we trekwegen en rustgebieden bepalen. Veel soorten verplaatsen zich van het broedgebied in een min of meer breed front in de richting van het winterkwartier. Echte trekwegen, in de vorm van smalle banen, zijn zeldzaam. Ze komen voor bij soorten waarbij de traditie een grote rol speelt, doordat de vogels in familieverband trekken (kraanvogel en zwanen). Hier leren de jongen de weg blijkbaar van de ouders. Bij soorten die sterk aan de kust gebonden zijn (meeuwen en sterns) ziet men vaak een volgen van de kustlijn van broedgebied naar winterkwartier en vice versa. Voor beide typen smalfronttrek kan men met betrekkelijk eenvoudige veronderstellingen over het oriëntatievermogen volstaan.

Bij de breedfronttrekkers lijkt het probleem vooral te liggen in de min of meer vaste richting van de trek. Deze richting verschilt niet alleen van soort tot soort, maar vaak ook van populatie tot populatie, in duidelijke afhankelijkheid van de ligging van het winterkwartier. Het is echter niet zo, dat de trek-

Naar een voordracht gehouden voor de Koninklijke Maatschappij voor Natuurkunde "Diligentia" te 's-Gravenhage op 8 februari 1965.

weg altijd recht toe recht aan verloopt. Gehoekte trekroutes zijn niet zeldzaam en ze maken het oriëntatieprobleem niet eenvoudiger.

Naast gegevens over de trekwegen hebben de terugmeldingen van geringde vogels een grote maten van plaatstrouw aan het licht gebracht. Zo werden van 22 in Duitsland geringde boerenzwaluwen er na de 5000 km lange reis uit Zuid-Afrika er weer 15 op precies dezelfde broedplaats teruggevonden; de overige 7 iets verder weg, maar alle binnen een straal van 5 km. Dit verschijnsel is zeer algemeen. Ook nauwkeurige plaatstrouw aan het winterkwartier is vastgesteld. Eén voorbeeld: een medewerker van het Vogeltrekstation ringde in februari 1962 een kokmeeuw bij de Hofvijver te 's-Gravenhage. In februari 1964 vind hij hier wederom een kokmeeuw. De vogel droeg een ring van het museum te Praag. Na correspondentie bleek dat hij dezelfde vogel in handen had gehad die hij twee jaar geleden had geringd en dat deze vogel tussentijds zijn broedgebied in Tsechoslowakije had bezocht!

Tot nu toe heb ik feiten gegeven die ons op indirecte wijze iets over de vogel-oriëntatie leerden. Om dieper op de zaak te kunnen ingaan lijkt het nuttig ook het werkelijke gebeuren te onderzoeken, nl. de vogel die bezig is te trekken. Het doen van vogeltrekwaarnemingen is steeds een geliefde bezigheid van vogelkundigen geweest. Slechts aan het feit, dat zij de moeite van vroeg opstaan, kou en regen trotserden is het te danken dat een aantal belangwekkende feiten aan het licht gebracht zijn. Veel soorten blijken jaar in jaar uit in een opvallende vaste richting te trekken, onafhankelijk van de vormen van het landschap. Over het binnenland verloopt de trek meestal in een ijl, breed front. Bij de ontmoeting van de zee laten zij zich echter vaak afbuigen en vervolgen dan die richting langs de kust, die het minst van hun oorspronkelijke trekrichting afwijkt. Hierdoor ontstaat er een geconcentreerde trekstroom langs de kust. De vogel vermijdt op deze wijze het overvliegen van ongunstige terreinen, maar hij wordt wel van zijn koers gebracht. Deze zg. stuwing treedt echter minder op, naarmate het weer gunstiger is voor de trek en dan passeren juist de grootste aantallen. Ze zijn minder spectaculair voor de veldwaarnemer, want er is geen concentratie en ze vliegen meestal hoog, met de wind in de rug. Afdrijving door zijwind weten de dagtrekkers boven land meestal goed te compenseren door met hun kop schuin in de wind te vliegen. Zij doen dit waarschijnlijk door hun trekrichting in het landschap te projecteren. Dat hiernaast nog een andere factor een rol speelt bleek uit een aantal zeer nauwkeurige waarnemingen over de richting van de vinkentrek op de Veluwe. Naarmate de zon langer weg bleef werd de spreiding der richtingen van dag op dag groter. Een korte aanwezigheid van de zon was echter voldoende deze spreiding weer tot het oorspronkelijke bedrag terug te brengen. Op de rol van de zon komen wij nog uitvoeriger terug.

Veldwaarnemingen zijn, zelfs met gebruik van zeer goede verrekijkers, aan grote beperkingen onderhevig. We kunnen de techniek daarom dankbaar zijn voor de uitvinding van het radarapparaat. Vogeltroepen zijn op het radarscherm duidelijk zichtbaar. Dit heeft een geheel nieuwe tak van trekwaarnemingen ten gevolge gehad. De voordelen zijn duidelijk: men kan zich over een grote oppervlakte een beeld van de trek vormen, men kan 's nachts even goed waarnemen als overdag en men heeft geen last van slecht weer (mist!). Door

het grotere overzicht was het mogelijk een beter totaalbeeld van de trek te krijgen. Dit bleek in veel gevallen zeer gecompliceerd te zijn. Soms konden 5 verschillende trekstromen tegelijkertijd worden waargenomen, waarvan enkele in tegengestelde richtingen. De radarwaarnemingen hebben bevestigd dat een vaste trekrichting en breedfronttrek karakteristieke verschijnselen zijn. Desoriëntatie trad op wanneer de hemel zwaarbewolkt was of er een zware mist hing. Boven de mist vlogen de vogels wel gericht. Afdrijving door zijwind bleek 's nachts niet gecompenseerd te worden, overdag evenmin, wanneer de vogels boven de zee vlogen. De richting van de trek kwam in deze gevallen overeen met de resultante van kracht en richting van wind en vliegvermogen. Hierin kan men een bevestiging zien van het vermoeden dat bij de veldwaarnemingen rees, nl. dat landschapbakens gebruikt worden om de richting vast te houden, maar dat een onbewolkte hemel (zon of sterren) noodzakelijk is om die richting te vinden.

Op grond van veld- en radarwaarnemingen kan men nu veronderstellen dat de vogel op een soort kompas vliegt. Dat kompas (waarover straks meer) geeft de vogel de richting van broedgebied naar winterkwartier en terug. Met een dergelijke eenvoudige hypothese kan veel verklaard worden. Vooral de najaarstrek van veel soorten wordt hiermee begrijpelijk. Dat onderweg afdrijving optreedt, dat er omwegen gemaakt worden die de vogel uit de koers brengen is geen ernstig bezwaar. Dergelijke afwijkingen treden inderdaad vaak op. Maar de winterkwartieren zijn meestal uitgestrekt, zodat het merendeel der dieren toch goed terechtkomt. Moeilijker wordt het hiermee te begrijpen dat veel individuen naar een zeer beperkt broedgebied terugkeren. Ook de bekende gevallen van plaatstrouw aan een heel klein winterkwartier kunnen niet goed verklaard worden. Immers de door het kompas aangegeven richting mag dan maar heel weinig spreiding vertonen (omstreeks  $5^{\circ}$  voor een trekker van Zuid-Afrika naar Europa). Bovendien zouden de kleine afwijkingen van de rechte verbinding tussen de twee plaatsen, die door allerlei gebeurtenissen kunnen ontstaan, fataal zijn. Wij moeten dus wel veronderstellen dat de vogel zulke afwijkingen kan corrigeren. Dit zou hierop kunnen berusten dat de vogel zich steeds weer op zijn doel kan heroriënteren een vermogen, dat heel wat ingewikkelder is dan het vliegen in een bepaalde kompasrichting. Wij zullen het doelgerichte oriëntatie of echte navigatie noemen, in tegenstelling tot de eenvoudige kompas- of éénrichtingsoriëntatie.

Wij zijn nu aan een punt gekomen waarop experimenteel onderzoek noodzakelijk wordt. Een eerste vraag die men kan stellen is welke wijze van oriëntatie de vogel tijdens de trek gebruikt: kompasoriëntatie of doelgerichte oriëntatie. Een betrekkelijk eenvoudige proef kan ons hierover inlichten. We moeten dan een trekkende vogel onderscheppen en ver zijdelings van zijn trekroute weer loslaten. Vliegt hij evenwijdig aan deze route verder dan gebruikt hij kompasoriëntatie. Richt hij zich, in een nieuwe koers, op het doelgebied, dan hebben we met doelgerichte oriëntatie te maken. Het Vogeltrekstation heeft het mij mogelijk gemaakt een dergelijke proef op grote schaal te volbrengen. De proefdieren waren spreeuwen, die tijdens hun herfsttrek nabij Den Haag werden gevangen. Uit jarenlang ringonderzoek ter plaatse weten wij dat deze doortrekkers afkomstig zijn uit een groot broedgebied ten oosten en noordoosten van ons land. Ze overwinteren vooral in de Britse eilanden en Noordwest-Frankrijk.

In 10 jaar tijd hebben we ruim 11.000 spreeuwen per vliegtuig naar Zwitserland gezonden. Hier werden ze, elk met een ring om de poot, losgelaten. De ruim 350 terugmeldingen van deze vogels hebben veel opgehelderd. Om onderlinge beïnvloeding te voorkomen werden oude en jonge spreeuwen gescheiden verzonden. Dit lag voor de hand: oude vogels hebben de reis van broedgebied naar winterkwartier reeds één of meermalen volbracht, terwijl het voor de jongen hun eerste reis is. De jonge vogels nu bleken in ongeveer dezelfde richting door te trekken als zij van Nederland uit gedaan zouden hebben. Ze bedienden zich dus van kompasoriëntatie en kwamen terecht in Zuid-Frankrijk en Spanje. De oude vogels daarentegen gaven terugmeldingen uit plaatsen noordwestelijk van het punt van loslaten gelegen. Enkele werden zelfs uit Engeland teruggemeld. Dat zij zich anders oriënteerden dan de jonge vogels is hiermee duidelijk bewezen: ze gebruikten dus doelgerichte oriëntatie. Voorgaande conclusies berusten uitsluitend op terugmeldingen in de herfst en winter volgend op de verplaatsing. Maar ook jaren later bleven er nog terugmeldingen binnenkomen. Hieruit bleek het vermogen hiertoe dus heel goed aangeboren kan zijn, moet de positie van het doel aangeleerd worden. Ook bij enkele andere soorten werd een dergelijk verschil tussen oude en jonge vogels gevonden.

Dat doelgerichte oriëntatie door vogels wordt gebruikt blijkt ook uit de zg. homing-proeven. Broedende vogels, die van hun nest gelicht worden en op een veraf gelegen plaats worden losgelaten komen vaak weer terug op hun nest. Ze doen dit van plaatsen uit, waarvan men op grond van het ringonderzoek mag aannemen, dat ze de vogel geheel onbekend zijn. Het aantal teruggekeerde dieren en ook de snelheid van terugkeer wijzen op een werkelijk gerichte terugkeer. Verder blijkt dat de richting waarin de losgelaten vogels wegvlogen in sommige gevallen al op het "home" gericht is. Terugmeldingen van vogels die onderweg waren liggen meestal op of dichtbij de kortste verbindingsslijn tussen loslaatplaats en nest. Afvliegrichtingen zijn vooral bij postduiven uitvoerig onderzocht. Vaak bleven ze op een vaste manier meer of minder af te wijken van de te verwachten richting. Ten dele kan dit verklaard worden door aan te nemen, dat naast de tendens om zich op het nest te richten er nog een andere tendens is om in een andere vaste koers te vliegen. De richting van deze andere koers is niet zonder meer te begrijpen; hij is niet naar 't nest gericht en heeft de naam "nonsens"-oriëntatie gekregen. Ze is vooral duidelijk aangetoond bij de wilde eend en treedt bij deze soort het hele jaar op, zowel overdag als 's nachts. Ook hier, net als bij de werkelijke "homing", is een weinig of onbewolkte hemel noodzakelijk om de gerichte afvlucht te doen plaats vinden.

In het voorafgaande hebben wij nu al verschillende malen een aanwijzing gekregen dat hemellichamen een rol in de vogeloriëntatie spelen (veld- en ra-

darwaarnemingen, homing- en nonsens-oriëntatie). Dit lijkt te gelden zowel voor kompas- als doelgerichte oriëntatie. Wij zullen nu nagaan wat proeven ons over het mechanisme van een oriëntatie met hemellichaam aan het licht hebben gebracht.

Veel hiervan is te danken aan een vondst van de, helaas midden in zijn onderzoek overleden, Duitse bioloog Gustav Kramer. Het was reeds lang bekend dat trekvogels, die in gevangenschap worden gehouden in herfst en najaar onrustig worden. Kramer kwam nu op de gedachte om na te gaan of deze trek-onrust misschien ook al enige gerichtheid vertoonde. De hiervoor ontworpen opstelling, een trommelvormige kooi met een cirkelvormige zitstok, zullen wij de Kramerkooi noemen. Inderdaad bleken vogels in de trektijd nu duidelijk gerichte bewegingen in de kooi te maken. Hiermee was de weg geëffend voor experimenteel onderzoek over de richtingkeuze. Kramer toonde aan dat de gerichtheid slechts voorkwam als de vogel de zon kon zien. Het omringende landschap was afgeschermd en de kooi werd voortdurend gedraaid om dres-suur op onregelmatigheden van de kooi zelf te vermijden. Als hij het zonlicht met spiegels  $90^\circ$  anders liet vallen, draaide de vogel zijn bewegingen ook  $90^\circ$ . Sauer kon ook bij nachttrekkers in de kramerkooi constateren dat vrij zicht op de sterrenhemel noodzakelijk was voor een richtingkeuze. De richting waarin zijn grasmussen "trokken" klopte precies met de trekrichting van de soort, zowel in het najaar als de herfst.

Om de oriëntatie met behulp van de zon nader te kunnen bestuderen construeerde Kramer een kooi, waarin hij de vogel op een bepaalde richting kon dressereren. Hiermee was hij onafhankelijk geworden van de betrekkelijk korte perioden waarin de vogels hun trekonrust vertonen. Het feit dat de vogel steeds dezelfde richting koos, onafhankelijk van de stand van de zon, brengt met zich mee dat hij over een soort klok moet beschikken. Hiermee kan hij de steeds wisselende grootte van de hoek, die hij tegen de zon moet afzetten, bepalen. Het bestaan van deze biologische klok kon elegant bewezen worden door de vogel in een afgesloten ruimte te plaatsen en hem een vaste kunstzon aan te bieden. Nu bleek de vogel in de loop van de dag zijn richting te wijzigen met dezelfde snelheid, maar in tegengestelde zin als de gang van de zon langs de hemel.

Het is gebleken dat deze biologische klok nauw samenhangt met het normale dag-nachtritme. Men kan de vogel nu in een van het buitenlicht afgesloten ruimte brengen en daar met kunstlicht een dag-nachtritme aanbrengen dat bijv. 6 uur achter loopt bij de normale dag. De vogel heeft zich reeds na enkele dagen aan dit nieuwe ritme aangepast. Dit blijkt o.m. uit zijn tijd van slapen. Uit de volgende proef kan men besluiten dat hiermee ook zijn inwendige klok verzet is. Laat men nu de vogel om 3 uur 's middags de zon zien, dan zal hij hierop reageren alsof het 9 uur 's morgens is. Wanneer we de proef op 21 september doen, dan staat om 3 uur de zon in het zuidwesten. De vogel, die op het zuiden gedresseerd is, moet in normale omstandigheden om 9 uur 's morgens (zon in het zuid-oosten) een hoek van  $45^\circ$  rechts van de zon afzetten. Met zijn verzette biologische klok doet hij dit nu als het in werkelijkheid 3 uur 's middags is. De richting die hij kiest wordt dan west ( $45^\circ$  rechts van zuidwest) in plaats van zuid. Omdat bovendien de hoogte van de zon om 9 uur en 15 uur gelijk is, kan men uit deze proef (door Hoffmann geslaagd uitge-

voerd) tevens concluderen dat de vogel de zonnehoogte, of de richting van de beweging van de zon, niet gebruikt. Hij richt zich uitsluitend met behulp van de projectie van de zon op de horizon, het zg. azimut. Met dit zonnekompas hebben wij dus een behoorlijke verklaring gevonden voor de kompas-oriëntatie. Het zonnekompas is in de dierenwereld algemeen verbreid; men heeft het aangetroffen bij vissen, hagedissen, kreeftjes, pissebedden, spinnen, kevers, waterwantsen en de honingbij.

Wij gaan nu over tot een veel ingewikkelder deel van het oriëntatieonderzoek en stellen de vraag welke rol de zon speelt bij de doelgerichte oriëntatie. Kramer onderzocht of bij gericht naar huis afvliegende postduiven de hoogte van de zon van invloed was. Hiertoe werden de vogels 320 km precies ten zuiden van hun til losgelaten en wel omstreeks het tijdstip dat er geen verschil in zonnehoogte was tussen de beide plaatsen (dat kan omdat de zonnebanen van 2 op de noordzuidlijn liggende plaatsen elkaar 2 x per dag snijden). Een deel van de vogels kreeg op de plaats van loslaten een volle dag de gelegenheid om de zonnebaan te bestuderen, een ander deel werd binnenshuis gehouden bij kunstlicht en kreeg pas een halve minuut voor het loslaten de zon te zien. Het is duidelijk dat de zonnebanen voor en na het snijpunt omwisselen wat betreft de hoogte ten opzichte van elkaar. De duiven werden nu vóór, op en ná het snijpunt losgelaten. Zouden zij de zonnehoogte als kenmerk voor hun oriëntatie gebruiken, dan verwacht men dat de dieren op deze 3 tijdstippen anders zouden reageren (hoe dan wel, laat ik korthedshalve achterwege). Hiervan bleek echter niets en ook vlogen de in het donker gehouden duiven even goed gericht op huis af als zij die de zon een dag hadden kunnen zien. Kramer besloot hieruit dat ook bij de doelgerichte oriëntatie de vogels slechts het azimut van de zon gebruiken. Van plaatsbepaling door middel van het azimut kan geen sprake zijn en hierdoor kwam Kramer tot zijn kaart-kompas idee. Dit houdt in dat het oriëntatieproces in twee delen uiteengelegd wordt. Tijdens het eerste deel bepaalt de vogel, op nog geheel onbekende wijze, de richting van zijn doel. Dit is wat de padvinder doet als hij zijn kaart leest. Hierna zet de vogel deze richting uit in het landschap met behulp van zijn zonnekompas.

In dezelfde jaren waarin Kramer tot deze veronderstelling kwam, ging een Engelse onderzoeker, Matthews, juist de andere kant uit. Ook hij werkte veel met postduiven en hij vond eveneens dat de duiven zich beter naar huis richtten als de zon zichtbaar was. Hij veronderstelde nu dat de vogels wel gebruik maken van de zonnehoogte. Hiermee zouden ze de breedte van een plaats kunnen bepalen (hoe zuidelijker, hoe hoger de zon aan de hemel staat). Uit het verschil in tijd tussen duiventil en loslaatplaats (te constateren uit vergelijking van zonnebanen in verband met inwendige klok) zouden ze eventuele oost-west verplaatsing kunnen bemerken. De vogel zou dus werken als de zeeman met zijn sextant en Greenwichklok. Uit de vergelijking van de zonnebanen van loslaatplaats en broedplaats zou de vogel zijn richting kunnen bepalen. Matthews ging zelfs zover, dat hij veronderstelde dat de vogel slechts enkele minuten de beweging van de zon langs de hemel behoefde waar te nemen. Hierna zou hij de gehele zonnebaan (of zo men wil, alle benodigde eigenschappen ervan) kunnen extrapoleren. De zoëven genoemde proef van Kramer wierp Matthews' theorie dan ook niet omver: de in het donker gehouden duiven

konden toch snel de zonnebaan construeren! Het is merkwaardig dat sedert Kramers proef in 1953 tot op heden het verschil in opvatting over de rol van de zon bij de homing-oriëntatie nog steeds de kern van het oriëntatieprobleem vormt. Wij moeten het voor en tegen van beide ideeën daarom vrij uitvoerig nagaan.

Men heeft twee proefopstellingen bedacht waarmee de hypothesen van Kramer en Matthews tegen elkaar uitgespeeld kunnen worden. De eerste, de zonocclusie proef, maakt gebruik van het feit dat in de herfst de zonnebaan dagelijks lager aan de hemel komt te liggen. De vogel wordt enige tijd in een ruimte gehouden van waaruit de zon niet te zien is. Dan verplaatst men de vogel naar het zuiden, maar slechts zover, dat de zonnebaan aldaar nog wat lager ligt dan de baan die de vogel het laatst (thuis) heeft waargenomen. Nu laat men de vogel los. Gebruikt hij de zon als kompas dan zal hij de richting naar huis nemen, naar het noorden dus. Is de zonnehoogte voor hem echter een kenmerk van geografische breedte waarop hij zich bevindt, dan zal hij zich, gezien de zonnestand die hij zich het laatst herinnerde, naar het noorden verplaatst wanen (zon staat lager). Hij zal dus naar het zuiden vliegen. De proef viel bij Matthews tengunste van zijn eigen theorie uit: de vogels vlogen zuidwaarts. Kramer en medewerkers herhaalden de proef vier maal, maar steeds vlogen hun dieren naar het noorden, overeenkomstig Kramers verwachtingen. De Duitsers gaven zich zelfs de moeite bij hun vierde proef hun dieren naar Engeland te brengen en daar de proef met Duitse én Engelse duiven te herhalen. Kramer gaf bovendien een belangrijke kritiek op de proef zelf. Hij weer er op dat de vorm van de waargenomen zonnebaan heel anders van vorm is dan die van de te verwachten (noordelijke) baan. Ze snijden elkaar zelfs 's morgens en 's avonds.

De tweede proef om uit te maken wie gelijk heeft, is de proef met de ver-zette klok. We hebben bij de bespreking van het zonnekompas reeds gezien dat men de vogelklok kan verzetten. We zagen dat een op het zuiden getrainde vogel met een 6 uur achtergezette klok 's middags om 3 uur west kiest inplaats van zuid. Wanneer men dus bij een duif zijn klok aldus verzet en hem dan naar 't noorden verplaatst zal hij eveneens naar het westen vliegen, als hij de zon als kompas gebruikt. Is de hele zonnebaan voor hem van de plaatsbepaling van belang (Matthews' hypothese) dan zal hij bij het waarnemen van de zon tijdens het loslaten bemerken dat zijn klok achter loopt (de zonnebaan die hij zich herinnert van thuis, ligt naast degene die hij waarneemt). Dat betekent voor hem dat hij naar het westen verplaatst is en hij zal dus naar het oosten vliegen. Net als bij de vorige proef viel deze ten gunste van Matthews' hypothese uit wanneer hij de proef deed, maar ten gunste van Kramers idee toen diens leerling Schmidt-Koenig hem uitvoerde. Wiens brood men eet, diens woord men spreekt? Gezegd moet worden dat Schmidt-Koenigs proef veel uitvoeriger was dan die van Matthews. Hij zette de klok zowel 6 uur vóór als 6 uur achter, alsook 12 uur verschillend. In al deze gevallen was de kompaswerking overtuigend.

Kramer opperde ook theoretische bezwaren tegen de zonnebaanhypothese van Matthews. De voornaamste is wel dat het simplistisch is de vogel de zonnebaan te laten zien in het Ptolemeïsche perspectief dat wij als hulpmiddel gebruiken bij sterrekundige oefeningen. Zo de vogel al nauwkeurige metingen

over de hoogte en het azimut van de zon kan verrichten, dan nog vormen die gegevens, als men ze uitzet, geen cirkelvormige maar een sinusvormige zonnebaan. Maar het azimut kan de vogel alleen meten met een vaste referentie die de poolster of het aardmagnetisch veld zou kunnen leveren. Van beide is het onwaarschijnlijk dat ze gebruikt worden, zeker bij de dagtrekker waar we nu over praten. Parallax maakt bakens in het landschap onbruikbaar. Een mogelijkheid is om inplaats van het azimut de tijd als tweede coördinaat te gebruiken. Het sinusvormige karakter van de zonnebanen maakt echter dat twee te vergelijken banen elkaar in 2 punten kunnen snijden. In de omgeving van deze snijpunten verschillen de banen maar zeer weinig. Behalve dat de constructie van deze krommen veel moeilijker is dan die van cirkels, moet de nauwkeurigheid van hoogte en tijdmeting zeer groot zijn. Als de vogel een verplaatsing van 70 km kan bemerken moet zijn klok tot op ca. 6 minuten nauwkeurig lopen. Hoogtemetingen zijn eveneens moeilijk uit te voeren tenzij de vogel over een soort kunstmatige horizon beschikt en alle horizontale en verticale afwijkingen van zijn positie kan corrigeren. Pennycuik heeft de theorie van Matthews opnieuw geformuleerd, hierbij niet uitgaande van een zonnebaan maar uitsluitend van de hoogte en de toename van de hoogte van de zon. Het onmeetbare azimut wordt hiermee geëlimineerd, maar de moeilijkheid van de precieze hoogtemeting blijft. Pennycuik meent echter dat dit uitvoerbaar is. Experimenten om deze theorie te bewijzen zijn nog niet uitgevoerd.

Na de ontdekking van de nonsens-oriëntatie (de neiging om een vaste niet op broedplaats of winterkwartier gerichte koers in te slaan) heeft Matthews de wel zeer zware kritiek van de Kramerschool op vernuftige wijze beantwoord. We hebben reeds gezien dat de afvliegrichtingen van Kramers duiven lang niet altijd mooi op huis gericht waren. Vaak was er een tendens om te noordelijk te vliegen. De ligging van Wilhelmshaven maakt dat verplaatsingen naar het noorden niet goed uitvoerbaar zijn. In veel proeven werden de vogels dus naar het zuiden gebracht. Van hieruit was de homing-oriëntatie meestal zeer goed en veel van de proeven die Matthews' hypothese moesten weerleggen, zijn met zuidwaartse verplaatsingen uitgevoerd. Matthews veronderstelt nu dat hierdoor een schijnbare doelgerichte oriëntatie ontstond, die in werkelijkheid niets anders was dan een vorm van nonsens-oriëntatie, berustend op zonnekompas zonder meer (zoals Matthews bij eenden kan aantonen). Hierdoor zouden alle argumenten van de Kramer-groep, berustend op het feit dat zij slechts kompas-oriëntatie konden aantonen, komen te vervallen. Matthews meent dus eigenlijk, dat slechts zijn duiven doelgerichte oriëntatie uitvoerden. Dit gaat mijns inziens wel wat te ver. De Duitse duiven vertonen in veel gevallen toch een duidelijke georiënteerdheid op het huis, onafhankelijk van een noordelijke richtingstendens. Bij toekomstig onderzoek zou men beter kunnen proberen de gehele weg, die de vogel heeft afgelegd, als criterium te gebruiken. Men zou deze kunnen vastleggen door de vogel een klein zendertje mee te geven en zijn positie voortdurend te peilen. Een dergelijk onderzoek is bij het Vogeltrekstation in voorbereiding.

De Kramer-Matthews antithese is nog steeds niet opgelost. Er zijn ook geen aanwijzingen dat dit binnenkort zal gebeuren. De beslissende homingproeven met duiven zijn niet gemakkelijk uit te voeren en het lijkt er op dat bij deze tamme vogels het oriëntatievermogen maar matig ontwikkeld is. Met



wilde vogels is het echter nog moeilijker werken. (Kramer zag dit in en wilde zijn duiven met wilde soortgenoten kruisen. Tijdens het zoeken naar nesten in Italië kwam hij om het leven). Over de kaart, het onbekende deel van zijn kaart-kompas idee, kan de Kramerschool ook nu nog geen verstandig woord zeggen. Wanneer Kramer gelijk heeft zou de vogel zich in principe ook zonder het kompas (dus zonder zon) moeten kunnen oriënteren. Dit geeft een mogelijkheid tot onderzoek waarop ik straks terugkom.

Ik wil nu eerst nog iets zeggen over de sterrenoriëntatie. Sauer, de man die deze oriëntatie als eerste overtuigend aantoonde, heeft ook belangwekkende pogingen tot een verdere analyse gedaan. Zeer bijzonder was, dat het hem lukte de oriëntatie ook te bewerkstelligen onder de planetariumhemel. Het visuele karakter van deze oriëntatie komt hierdoor sterk naar voren (in het egaal verlichte planetarium waren de vogels gedesoriënteerd). Sauer ging nu de reacties van de vogels na wanneer hij de planetariumhemel draaide. Helaas zijn de proeven hierover betrekkelijk gering en zijn interpretatie wel wat voorbarig. Sauer meent dat zelfs de geheel onervaren nachttrekker, zich met absolute zekerheid op de sterren kan oriënteren, en wel in het kader van een doelgerichte oriëntatie. Dit wordt sterk in twijfel getrokken, maar het is te hopen dat Sauers pionierswerk door anderen wordt voortgezet om tot zekerheid in deze zaak te kunnen komen. Het is in dit verband van belang te vermelden dat het gelukt is eendenkuikens onder de sterrenhemel tot richtingskeuze te brengen. Een belangrijke ontdekking werd door Matthews gedaan tijdens zijn onderzoek over de nonsens-oriëntatie bij wilde eenden. Deze oriëntatie was zowel overdag als 's nachts aanwezig (mits de hemel onbewolkt was). Als Matthews nu de klok van deze dieren verzette, vlogen zij overdag af in richtingen die te verwachten waren bij gebruik van een zonnekompas. Onder de sterrenhemel echter had deze manipulatie geen effect: de vogels vlogen in de oorspronkelijke richting, alsof er niets met hun klok gebeurd was. Dit zou kunnen betekenen dat de vogels zich oriënteerden op een min of meer vast deel van de hemel, de omgeving van de poolster. De kenmerken van de sterrenhemel waarop de vogel zich oriënteert moeten vrij gemakkelijk te vinden zijn als men, zoals Sauer deed, met een planetarium kan werken. Men kan dan naar willekeur delen van de hemel laten uitvallen.

Tot nu toe hebben wij vooral gesproken over oriëntatie door middel van visuele kenmerken: het landschap en de hemellichamen. Wij moeten nu nog enkele proeven bespreken die in een andere richting wijzen.

Merkel en Fromme hielden roodborstjes in de Kramerkoöi. Op het dak van hun laboratorium geplaatst bleken zij zich 's nachts in de trektijd goed te oriënteren. Maar, in tegenstelling tot wat tot nu toe gevonden was, bleef deze oriëntatie ook bestaan wanneer de sterren onzichtbaar waren door zware bewolking. Hierna werden de proeven binnenshuis voortgezet, in de kelder van het laboratorium. De vogels bleven georiënteerd. Pas toen men de koöi in een klimaatskamer met stalen wanden opstelde trad desoriëntatie op. Een verklaring voor deze oriëntatie werd niet gevonden. Schrijver dezes heeft de proeven nagedaan. Hij kon de resultaten van Merkel en Fromme niet bevestigen. Wanneer alle visuele kenmerken uitgesloten werden, waren de vogels gedesoriënteerd. Gerdes plaatste broedende kokmeeuwen, direct nadat ze van hun nest gelicht waren in Kramerkoöien op verschillende afstanden en in ver-

schillende richtingen van hun nest. De uitbreekpogingen van de vogels waren gericht op de kolonie, waarin de dieren broedden. Dit was niet alleen het geval bij bewolkt weer (onder afscherming van het landschap) maar ook binnenshuis in een collegezaal, die tamelijk symmetrisch gebouwd was. De proeven verdienen een nadere bevestiging. Mocht deze komen, dan is hiermee een ideale gelegenheid ontstaan om het raadsel van de doelgerichte oriëntatie te ontsluiëren. Zij is dan immers teruggebracht in de kleine ruimte van een Kramerkooi en kan aan allerlei experimenten worden blootgesteld. Het komt mij onnodig voor nu reeds te gaan speculeren over het mechanisme van zo'n oriëntatie zonder het gebruik van hemellichamen. Ondanks de talrijke meer of minder fantastische theorieën, die hierover in het verleden zijn ontstaan, kunnen wij tot nu toe weinig mogelijkheden uitsluiten. De geheimzinnige achtergrond van de vogeloriëntatie blijft echter nog steeds een belangrijke prikkel om dit vaak moeizame onderzoek voort te zetten.