

Themadag "Vogels van binnen en buiten gezien"

Op zaterdag 22 februari 1992 organiseerde de NOU in samenwerking met de Vakgroep Ethologische Morfologie van de Rijksuniversiteit Leiden een themadag in Leiden. De bijeenkomst werd ingeleid door G. A. Zweers die op duidelijke wijze uiteenzette hoe het thema van deze dag verband hield met de onderwerpen van de lezingen die zouden volgen. Hieronder volgen de samenvattingen van de lezingen die op deze studiedag werden gehouden.

Drinken bij prachtvinken en hoenders

JAN HEIDWEILLER

Vogels vertonen oppervlakkig gezien twee soorten drinkgedrag: "tip-up" drinkende vogels dopen hun snavel kort in het water, waarna ze hun kop opheffen om het in mond- en keelholte verzamelde water door te slikken; "tip-down" of "zuigdrinkende" vogels zijn in staat om al het benodigde water op te nemen zonder tussentijds de kop op te heffen. Tip-up drinken wordt meestal als een simpel scheidingsmechanisme beschouwd. Röntgen- en high-speed-films laten echter zien dat snaveldelen, tong en strottehoofd van kippen complexe bewegingen maken tijdens de fase waarin water wordt opgenomen. Die bewegingen resulteren in een waterstroom naar het achterste deel van de keelholte door capillaire werking, persen en zuigen.

Enkele soorten in de familie van de prachtvinken (Estrildidae), zoals de Zebravink *Taeniopygia guttata*, vertonen tip-down drinkgedrag. Drinkgedrag en morfologie van de mond-keelholte van de Zebravink zijn vergeleken met die van het tip-up drinkende Japanse Meeuwje *Lonchura striata*. Bij de Zebravink wordt het water naar de slokdarm getransporteerd door een groot aantal cyclische scheidingsbewegingen van achtereenvolgens de tong en het strottehoofd. Peristaltiek zorgt verder voor transport naar de krop. Het Japanse Meeuwje blijkt deze dubbele scheidingsbeweging niet in één bewegingscyclus te

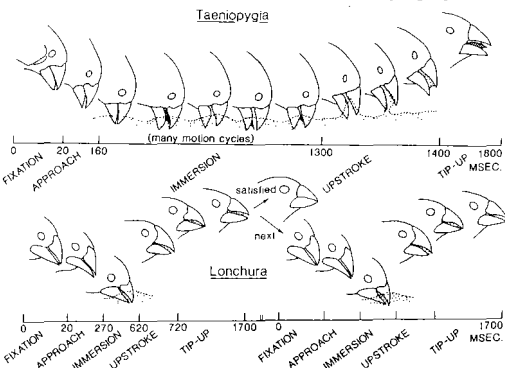
kunnen uitvoeren. Tijdens de wateropnamefase maakt de tong een zelfde scheidingsbeweging als bij de Zebravink, maar met een kleinere uitslag, zodat adhesie en capillariteit een grotere rol spelen. De bouw van deze soorten blijkt nagenoeg gelijk te zijn. Het dubbele scheidingsmechanisme is ontwikkeld door integratie van de glottis-sluitreflex, de slokdarmperistaltiek en de scheidingsbewegingen van het strottehoofd in de tongcyclus van het wateropnamemechanisme. De Zebravink drinkt ongeveer tienmaal sneller dan het Japanse Meeuwje en leeft in de droge gebieden van Australië. Het drinkmechanisme van de Zebravink behoeft echter niet ontstaan te zijn als een aanpassing aan de droogte, maar als een begeleidend verschijnsel van voorafgaande veranderingen in de mond-keelholte ten behoeve van het eten van graszaden. Dit scenario illustreert hoe door ont- en herkoppeling van gedrags-elementen nieuwe mechanismen zouden kunnen ontstaan.

De rol van exteroceptieve zintuigen bij de voedselopname van vogels

HERMAN BERKHOUDT

Een vogel zingt niet alleen zoals hij gebekt is, hij eet ook zo. Vogels zijn in het algemeen oogdieren. Vooral tijdens het voedselzoeken speelt het visuele systeem een belangrijke rol bij het opsporen van het voedsel en het bemachtigen ervan. Is het eenmaal door de snavel opgenomen, dan is visuele controle al snel onmogelijk en spelen andere exteroceptieve zintuigen (gevoelig voor prikkels van buiten het lichaam), met name de tast- en de smaakzin een rol bij de detectie, het waarnemen van de positie binnen de snavel en de discriminatie, het testen van de eetbaarheid. Net als in onze eigen huid neemt het aantal tastorganen toe met de relatieve gevoeligheid van een lichaamsdeel. Wij bezitten de grootste aantallen in onze vingertoppen en onze lippen. Het is dus niet verwonderlijk dat je bij vogels de hoogste concentraties in de snavel vindt, die de functie van beide lichaamsdelen in zich verenigt, daar ze tevens de manipulatieve taken van onze handen en vingers heeft overgenomen. Vogels bezitten een scala van unieke typen tastorganen, die in geen andere klasse van vertebraten worden gevonden. Anders dan bij zoogdieren vinden we ze nooit in de opperhuid, alleen in de lederhuid. De dikke hoornlaag die de meeste snavels omgeeft is voor mechanische prikkels als bijvoorbeeld trillingen slecht doorlaatbaar. Door deze afdeklaag zouden deze zintuigen dan vervolgens weer een groot deel van hun effectiviteit verliezen, maar daarvoor zijn bij uiteenlopende soorten opmerkelijke oplossingen gevonden. De tastzin speelt een voornamelijk rol bij vogels die hun prooi niet kunnen zien of ruiken, omdat deze zich in relatief ondoorzichtig water of modder zoals bijvoorbeeld in weide-, moeras- of wadgrond ophoudt (denk aan watervogels of steltlopers).

Wat betreft de smaakorganen bestaat nog wijd verbreide misvatting dat vogels die nauwelijks bezitten. En tevens dat het schaarse aantal wat er is, zich ver achter in de keel op de bovenkant van het tongoppervlak bevindt



Tip down drinken bij zebravinken (boven) en tip up drinken bij het Japanse Meeuwje (onder).

en hooguit kan functioneren net voor er wordt doorgeslikt. Onderzoek van een aantal vogelsoorten toont aan dat smaakorganen nauwelijks in het tonglijmvlies gevonden worden. Daarentegen is het juist het slijmvlies aan de binnenkant van de boven- en vooral de ondersnavelpunten, dat met heel wat meer smaakknoppen overdekt is dan de literatuur op dit punt aangeeft. Aan de hand van röntgen-filmbeelden wordt door een aantal simpele proefjes de functie van beide zintuigsystemen geschetst en de relatie met de zintuigverdeling gelegd.

Binoculair waarnemen bij vogels

HANS-JOACHIM BISCHOF

Bij de mens zijn de ogen frontaal geplaatst, waardoor beide ogen in dezelfde richting kijken. Een voorwerp binnen ons gezichtsveld produceert op het netvlies van het linker oog een beeld dat iets verschilt van het beeld dat op het netvlies van het rechter oog ontstaat. Dit verschil stelt onze hersenen in staat de afstand tot het voorwerp te berekenen. Het bepalen van de afstand tot een voorwerp komt tot stand dankzij de binoculaire waarneming.

Bij de meeste vogels zijn de ogen niet frontaal maar zijdelings geplaatst, waardoor de ogen in twee verschillende richtingen kijken. Slechts een klein deel van het gezichtsveld, recht voor de kop, kan met beide ogen worden waargenomen. De beelden van de voorwerpen die zich recht voor de kop bevinden, worden echter niet opgevangen in het meest gevoelige deel van het netvlies. Daarom moet een vogel andere strategieën gebruiken om de afstand tot een voorwerp te bepalen.

In de voordracht werd uiteengezet hoe vogels dit doen bij het oppikken van voedsel. Zo bleek bij Zebravinken dat de eerste waarneming monoculair plaatsvindt. In het tweede deel van de voordracht werden enkele denkbeelden naar voren gebracht uit studies op het gebied van gedrag en de neurofysiologie.

Schalingseffecten op nekbewegingen van Anatidae tijdens drinken

ANGÉLIQUE VAN DER LEEUW

Eendachtigen drinken door gecoördineerde snavel-tongen kop-nekbewegingen. De vraag is hoe de kop-nekbewegingen zijn samengesteld en hoe hun modificaties kunnen worden verklaard. Dit is bij zeven soorten onderzocht, variërend in grootte van Wintertaling *Anas crecca* tot Knobbelzwaan *Cygnus olor*. De anatomie van de wervelkolom werd vergeleken en kop-nekbewegingen werden gefilmd, geröntgened en gedigitaliseerd.

Een algemeen kop-nekbewegingspatroon is gevonden bij de Wilde Eend *Anas platyrhynchos* en de Kolgans *Anser albifrons* die in dit onderzoek beschouwd worden als watervogels van gemiddelde grootte. Dit patroon bestaat uit drie synchroon optredende golven van rotaties, die elk in een ander gewricht beginnen en die van caudaal (richting staart) naar rostraal (richting snavel) in de nek lopen gedurende de *upstroke*.

Schalingseffecten zijn gevonden bij soorten die kleiner zijn dan de Wilde Eend, maar ook bij de veel grotere Knobbelzwaan. Wintertaling *Anas crecca*, Slobeend *A.*

clypeata en Smient *A. penelope* voegen extra rotaties toe in het caudale deel van de nek, omdat de rotaties van de relatief korte wervels een te kleine elevatie van de kop tot gevolg hebben. De Knobbelzwaan vervangt de meest rostrale golf van rotaties van het algemene patroon door een zogenaamd *fietskettingpatroon* (de wervels bewegen hierbij als de schakels van een fietsketting als deze uit een liggende positie aan een uiteinde omhoog wordt getrokken). Omdat het rostrale gedeelte van de nek bij de zwaan zeer lang is, zouden de rotaties van het algemene patroon grote krachten per gewricht veroorzaken en bovendien een grote cirkelvormige beweging van de kop tot gevolg hebben, waardoor water uit de snavel zou worden geslingerd. Het "fietskettingpatroon" verkort de hefboom waardoor krachten per gewricht en verlies van water uit de snavel geminimaliseerd worden.

Effecten veroorzaakt door de voedselopname en door de wijze van voortbewegen treden op naast de schalings-effecten. De Kuifeend *Aythya fuligula* vertoont een "fietskettingpatroon" langs de gehele wervelkolom. Dit kan verklaard worden uit de wijze van voedselopname. Het drinkmechanisme is anders dan bij de Wilde Eend, doordat de anatomie van de snavel is aangepast aan het belangrijkste voedsel dat sterk van dat van de Wilde Eend verschilt. Hierdoor worden andere functionele eisen aan het bewegingspatroon van de halswervels gesteld. Een andere factor is de voornaamste manier van voortbewegen. Bij kippen treedt een compensatiebeweging op die het ontstaan van een cirkelvormig traject van de kop tijdens de *upstroke* voorkomt. Deze compensatiebeweging vindt bij kippen plaats in het meest caudale deel van de nek. Dat nekdeel wordt bij zwemmende eendachtigen ondersteund door het water. Bij eendachtigen treedt compensatie dan ook meer op in de halswervels die verder naar de kop toe liggen.

Oecomorfologie: tastzin en smaakzin in strandlopers

TON GERRITSEN

Er zijn voldoende aanwijzingen en onderzoeksresultaten om aan te mogen nemen dat een aantal steltlopersoorten gebruik maakt van tastzin in de snaveltop bij het opsporen van voedsel. Gedetailleerde, nauwkeurige beschrijvingen ontbreken vrijwel geheel. Ook de relatie tussen de anatomie en het functioneren van de tastzin in de natuurlijke foeragesituatie is grotendeels onbekend. In algemene zin is er echter de nodige kennis over het functioneren en de bouw van de diverse tastzintuigjes en hun anatomische en fysiologische randvoorwaarden. En er is ook veel en gedetailleerd onderzoek gedaan naar de oecologie van steltlopers, met name van het foerageren in het Waddengebied en daarmee vergelijkbare gebieden.

In het te presenteren onderzoek is uitgegaan van de bestaande oecologische kennis. Deze kennis is aangevuld door middel van gedragsexperimenten in een oecologische context teneinde meer gegevens te verzamelen over het functioneren van de tastzin in de snaveltop. Daarbij was het noodzakelijk ook meer kennis te verwerven over de rol van de smaakzin bij het verwerven van voedsel. De waarnemingen zijn gedaan aan vier soorten strandlopers: Bonte Strandloper *Calidris alpina*, Drieteenstrandloper *C. alba*, Paarse Strandloper *C. maritima* en Kanoet-

strandloper *C. canutus*. Op basis van de hieruit afgeleide specificatie van de "prooidetectie" is een ontwerp gemaakt van de anatomie van een snaveloporgaan (tastzin) voor de onderzochte strandlopers. Uiteraard werd bij het ontwerp uitgegaan van bekende functioneel-anatomische wetmatigheden. Door middel van vergelijking van het ontwerp met de werkelijke anatomie van de snavelop kan men zien op welke punten er sprake is van een juist begrip (ontwerp en realiteit stemmen overeen) en anderzijds waar ideeën moeten worden bijgesteld (als ontwerp en realiteit niet overeenstemmen) en eventueel de inspiratie vormen voor verder onderzoek.

De voornaamste waarnemingen en conclusies uit het onderzoek zijn dat strandlopers in staat zijn in de modder bewegende prooien waar te nemen tot op een afstand van ten minste twee centimeter van de snavelop. Dit vermogen tot detectie op afstand vereist een gespecialiseerde en anatomisch goed herkenbare bouw van het tastorgaan in de snavelop. Aantallen en plaatsing van de individuele tastzintuigjes zijn waarschijnlijk direct kwantitatief te correleren met de nauwkeurigheid en gevoeligheid van het snaveloporgaan als geheel. Daarmee is het ook mogelijk om aan de anatomie steltlopers te herkennen die uitsluitend via directe aanraking de aanwezigheid van een prooi vaststellen. Hetgeen een belangrijk oecologisch gegeven kan zijn. Smaakzin speelt bij de detectie van voedsel waarschijnlijk geen rol van betekenis, hoewel dit in bepaalde situaties toch wel tot de mogelijkheden gerekend dient te worden. Voor oecologisch onderzoek aan strandlopers dient men zich nu te realiseren dat foerageerstrategieën zich ten minste laten onderscheiden in oogjagen, tastjagen middels directe aanraking en tastjagen middels detectie op afstand.

Evolutie van filteren, sonderen en pikken

GART ZWEERS

In het algemeen kan worden gesteld dat filter- en sondergedrag gespecialiseerde mechanismen vertegenwoordigen ten opzichte van pikgedrag. Pikgedrag wordt door alle vogels vertoond, terwijl filteren en sonderen doorgaans bij sterk gespecialiseerde groepen voorkomen. Hoe is de relatie tussen deze zo verschillende voedselopname mechanismen?

In de functionele en evolutie-morfologie is een methode ontwikkeld om een ruimte (*morphospace*) te formuleren die relaties tussen verschillende typen van voedselopname kan beschrijven. Zo'n ruimte kan de vorm van een vertakkend patroon hebben dat diversiteit van typen ordent. Uitgangspunt van de methode is dat een initiële voedselopname-systeem wordt gemaximaliseerd voor functionele eisen die in gespecialiseerde systemen zijn gemeten.

Een patroon waarbij het ene systeem in het andere zou

kunnen overgaan en de keuzemogelijkheden die zich daarbij voordoen, worden met deze methode zichtbaar gemaakt. Dit werd onderzocht voor pikken, sonderen en filteren. Daartoe werden pik- en drinkgedrag van kippen en duiven, filter-, pik- en drinkgedrag van eenden en flamingo's, en pik- en sondergedrag van strandlopers geanalyseerd. De werking en prestatie van filter- en sondermechanismen werd gebruikt om pik-mechanismen daarvoor te maximaliseren.

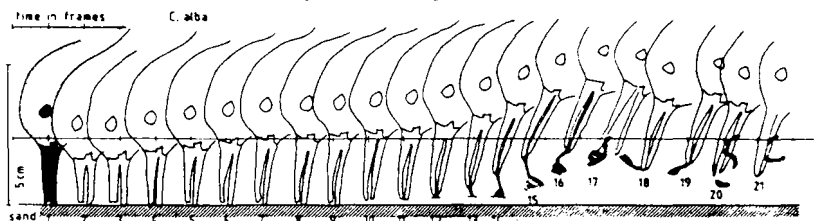
Onder zekere voorwaarden kan een dergelijk patroon (*morphospace*) gebruikt worden als raamwerk voor evolutie-hypothesen over trofische (de voedselopname betreffende) diversificatie. Een eerste voorwaarde is dat het initiële mechanisme, hier pikgedrag, ook het voorouderlijke voedselopname gedrag representeert. Bij een dergelijk gebruik van de *morphospace* gaat de verklaring van de relatie tussen de diverse voedselopname-specialismen over van een deductieve in een historisch-verhalende. Hypothesen dienen tegen onafhankelijk geformuleerde hypothesen (bijvoorbeeld cladogrammen) en paleontologische gegevens getoetst te worden. Dergelijk onderzoek plaatst recent ontwikkelde begrippen als ont koppeling (*decoupling*), bijverschijnsel (*epiphenomenon*), functionele verschuiving (*functional shift*) en ontogenetische herordening (*ontogenetic repatterning*) in een nieuw kader. De resultaten maken het mogelijk om hun betekenis voor het ontstaan van de rijkdom aan voedselopname-typen bij vogels nader vast te stellen.

Is de snavel van de mannelijke Scholekster een beter instrument om mossels te openen dan die van het vrouwtje?

JAN HULSCHER

Tweekleppige schelpdieren zoals mossels, kokkels en nonnetjes, vormen in de winter het stapelvoedsel voor veel estuariene vogels zoals eenden, meeuwen en steltlopers. De vogels eten de mollusken met schelp en al op en kraken ze in hun gespierde maag. De Scholekster doet het anders. Scholeksters openen een schelp eerst en eten vervolgens alleen het vlees op. De sterke, zijdelings afgeplatte snavel komt de Scholekster hierbij uitstekend van pas. Het openen van bijvoorbeeld mossels stelt de vogel in staat grotere exemplaren te eten dan de andere mosselseters, waarbij de grootte van het keelgat bepaalt welke mossels er nog door kunnen. Hierbij is de Scholekster in het voordeel, omdat op een mosselbank het grootste deel van de totale vleesmassa in de grotere mossels voorkomt.

Bij de Scholekster komt seksuele dimorfie van de snavel voor: vrouwtjes hebben langere en dunnere snavels dan mannetjes. Waarnemingen op Schiermonnikoog (en elders) hebben uitgewezen dat vrouwtjes meer diep zittende prooien nemen, zoals wormen, en mannetjes meer grote en ondiepe prooien, zoals mossels.



Sondergedrag en prooiopname van de Drieteenstrandloper.

Scholksters openen de mossels door respectievelijk *stabbing* (snijden) en *hammering* (hameren). Hierbij werken verschillende krachten in op de snavel. Door te wijzen op verschillen in anatomische kenmerken van mannetjes- en vrouwtjessnavels kan aannemelijk worden gemaakt dat de snavel van het mannetje beter is aangepast om grote mossels te openen dan die van het vrouwtje.

J. Heidweiller, Janus Jongbloed Research Centre, Rijksuniversiteit Utrecht

H. Berkhoudt, Zoölogisch Laboratorium, Rijksuniversiteit Leiden

H.-J. Bischof, Verhaltensphysiologie, Universität Bielefeld (Duitsland)

A. H. J. van der Leeuw, Zoölogisch Laboratorium, Rijksuniversiteit Leiden

A. F. C. Gerritsen, Instituut voor Maatschappelijke Gezondheidszorg, Erasmus Universiteit Rotterdam

G. A. Zweers, Zoölogisch Laboratorium, Rijksuniversiteit Leiden

J. B. Hulscher, Zoölogisch Laboratorium, Rijksuniversiteit Groningen

Nog voorradige *Limosa*'s en *Ardea*'s

Sinds 1989 is *Ardea* in een nieuw jasje gestoken. Niet alleen is er sprake van een nieuwe kافت, ook het binnenwerk is vernieuwd en de Engelstalige artikelen zijn steeds voorzien van een duidelijke Nederlandse samenvatting. *Ardea* is daardoor een stuk leesbaarder geworden. Ook verschijnt er nu ieder jaar een speciaal themanummer, gewijd aan resultaten van onderzoek naar een soort of een soortgroep. Zo verscheen in 1990 een nummer geheel gewijd aan steltloperonderzoek in Mauretanië (364 p.), in 1991 een ganzennummer (258 p.) en begin 1992 een nummer over meeuwen en sterns (200 p.). In voorbereiding zijn een nummer over aalscholvers en een nummer over biometrie en herkomst van palearctische steltlopers. Leden van de Nederlandse Ornithologische Unie (NOU) krijgen deze extra nummers gratis.

Ter kennismaking of ter aanvulling van de nummers die al in uw bezit zijn, biedt de NOU *Limosa*-lezers de nog in voorraad zijnde *Limosa*'s en *Ardea*'s tegen gereduceerd tarief aan. Nog verkrijgbaar zijn (zolang de voorraad strekt):

Limosa - jaargang 59 (1986), 60 (1987), 61 (1988) en 64 (1991) volledig; jaargang 62 (1989) en 63 (1990) alleen de nummers 2, 3 en 4. Prijs (inclusief verzendkosten): f20,- per jaargang of f4,- per los nummer.

Ardea - jaargang 75 (1987, f25,-), 76 (1988, f25,-), 77 (1989, f30,-), 78 (1990, f50,-) en 79 (1991, f50,-). Van jaargang 1991 is de voorraad van nummer 2 (een themanummer over ganzenonderzoek) nog maar beperkt. Snel bestellen dus. Tevens is nog los verkrijgbaar het aan steltloperonderzoek in Mauretanië gewijde themanummer (*Ardea* 78 1/2, 1990) voor de speciale prijs van f40,-.

Bovenstaande jaargangen of afleveringen zijn te verkrijgen door overmaking van het verschuldigde bedrag op postbank 28 55 22 ten name van Nederlandse Ornithologische Unie in Odijk, onder vermelding van het gewenste.

Door overmaking van f60,- op dit gironummer kunt u lid worden van de NOU en ontvangt u per jaar voortaan vier nummers van *Limosa* en drie nummers van *Ardea* (de laatste jaren samen goed voor zo'n 500-600 pagina's leesplezier). Daarnaast heeft u als NOU-lid toegang tot de tijdschriften- en boekenbibliotheek van de NOU en tot de drie of vier themadagen die de NOU jaarlijks voor haar leden organiseert. Snelle beslissers die nu lid worden voor 1992 krijgen, zolang de voorraad strekt, het nummer over meeuwen en sterns gratis thuisgestuurd. Voor inlichtingen over het jeugd lidmaatschap van de NOU (tot 26 jaar) wende men zich tot het secretariaat van de NOU (Boomgaardweg 44, 3984 KK Odijk), onder bijvoeging van een bewijs van leeftijd (kopie paspoort, rijbewijs, studentenkaart).