

144796 2781

Over het oriënteringsvermogen van vogels en zeedieren

door

J. VERWEY

(Zoologisch Station, den Helder)

Overdruk uit „ARDEA”,
Tijdschrift der Nederlandsche Ornithologische Vereeniging
Jaargang 41, Jubileumnummer, 1954

Instituut voor Zeewetenschappelijk onderzoek

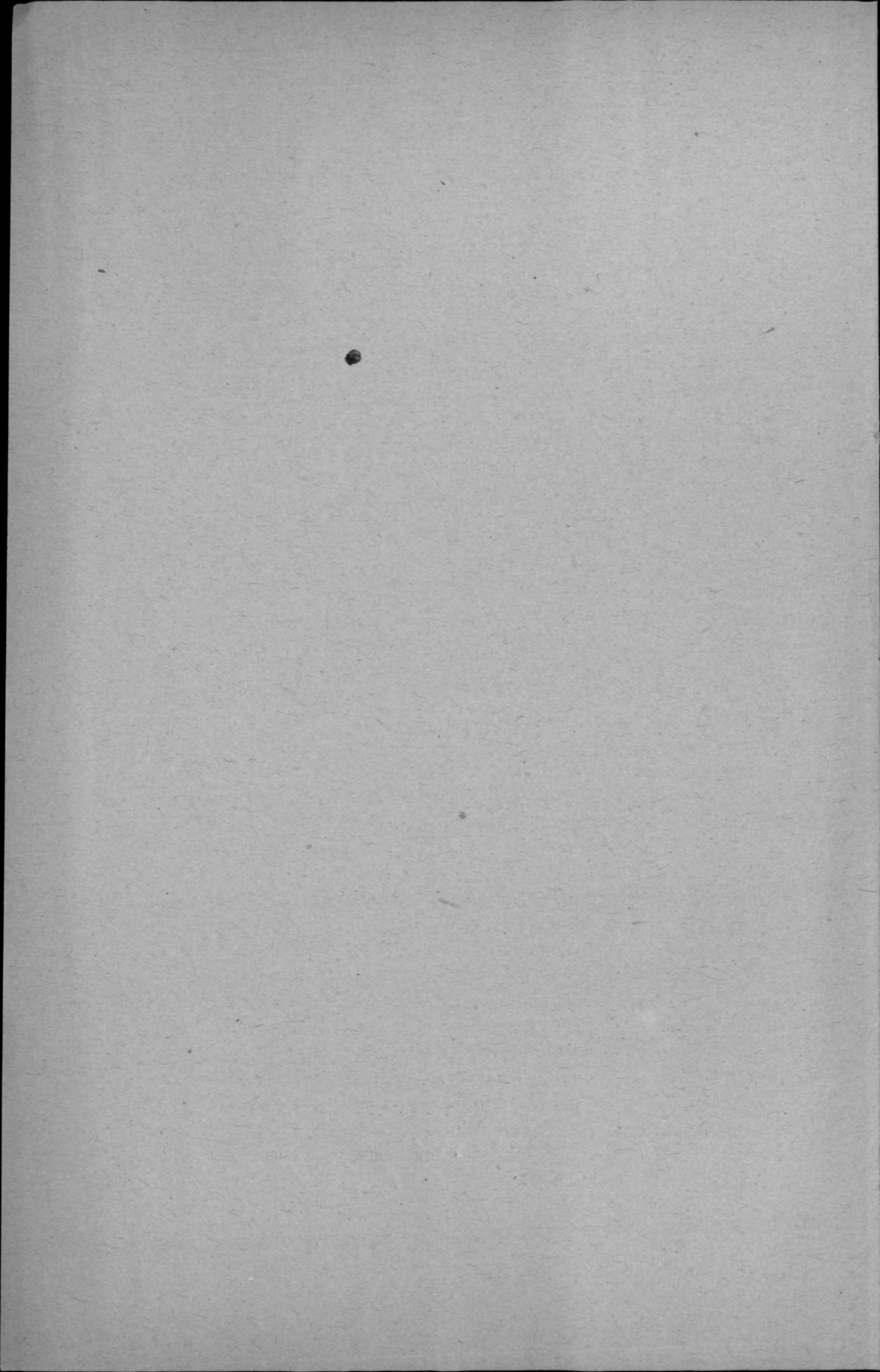
Institute for Marine Scientific Research

Prinses Elisabethlaan 69

8401 Bredene - Belgium - Tel. 059/80 37 15



LEIDEN
E. J. BRILL
1954



Over het oriënteringsvermogen van vogels en zeedieren

door

J. VERWEY

(Zoologisch Station, den Helder)

Sinds jaren is verondersteld dat de trekvogel zijn winterkwartier vindt met behulp van een vaste richting, die het dier aangeboren is. Vooral onder invloed van het ringonderzoek werd waarschijnlijk dat deze richting voor verschillende soorten verschilt en dat ze vaak ook verschilt voor de verschillende populaties van een en dezelfde soort. Indien een vogel inderdaad de richting van wegtrek aangeboren zou zijn, moet hij de goede richting inslaan ook bij afwezigheid van oudere soortgenoten. In verband daarmee werden in Duitsland vanaf 1926 (SCHÜZ 1949) verscheidene proeven genomen met ooievaars. Jonge dieren werden vastgehouden tot na het vertrek der oude en daarna losgelaten op verschillende plaatsen. Zij sloegen inderdaad een zeer bepaalde richting in: ongeveer ZZO. Later werden zulke proeven herhaald met een kraaiensoort, met hetzelfde resultaat (ROWAN 1946).

Omstreeks 1930 (zie SCHÜZ 1931) begon men zich te realiseren dat vogels, die bij hun nest werden weggevangen, hun thuis terugvonden, wáár men ze ook heen bracht. Vooral in Duitsland werden door en onder invloed van RÜPPELL ettelijke proeven in deze richting genomen en in de dertiger jaren verbluffende resultaten verkregen (overzichtstabel bij GRIFFIN 1944). Herhaaldelijk werd door verplaatsing, behalve terugkeer naar het broedgebied, ook terugkeer naar het overwinteringsgebied aangetoond. In al deze gevallen kon er geen sprake zijn van een vaste, aangeboren richting en men nam aan dat zulke vogels afstevenden op een bepaalde geografische plaats, hun thuis. Uit deze tijd dateert het onderscheid dat men maakte tussen een richtingsgevoel en een gevoel voor een bepaalde geografische plaats.

Door deze ontdekking, dat vogels hun thuis blijkbaar vanuit elke richting kunnen terugvinden, werd de vraag urgent of een oude trekvogel zich principieel anders oriënteert dan het jonge dier, dat zijn eerste reis maakt. Zo kwam men er vanaf ongeveer 1935 toe dieren op hun trek te vangen en loodrecht op hun richting te verplaatsen. Daarbij verkreeg men inderdaad reeds dadelijk aanwijzingen (DROST 1938) dat de jonge vogel trekt in een vaste richting, zodat hij na verplaatsing in

een „verkeerd” overwinteringsgebied terecht komt, dat daarentegen het oude dier zijn eigen wintergebied opzoekt. Het desbetreffende onderzoek is uitgevoerd aan verschillende soorten, maar vooral aan de Spreeuw. Het wordt nog steeds voortgezet. In dit opzicht is vooral het werk van het Vogeltrekstation Texel van belang, hoewel er ook in Duitsland veel mooi onderzoek gedaan is. Waarschijnlijk bestaat er nogal wat verschil in gedrag van soort tot soort: terwijl de oude Spreeuw blijkbaar meest een gebied als doelwit heeft (PERDECK 1952), werkt de oude Bonte Kraai blijkbaar meest met een vaste koers, zoals de jonge vogels doen (RÜPPELL & SCHÜZ 1948). Het belangrijkste resultaat van deze proeven is het feit geweest dat de ligging van een gebied blijkbaar nooit aangeboren is, wèl de richting waarlangs het kan worden bereikt. Ook door verplaatsing van eieren van vissen en vogels is aangetoond, dat het jonge dier geen aangeboren kennis bezit van het gebied waar de eieren werden gedeponeerd, maar dat het jonge dier zijn geboortegrond in zijn jeugd leert kennen.

Hoe de jonge vogel in staat is de hem aangeboren koers uit te zetten bleef duister totdat KRAMER in 1949 ontdekte (zie KRAMER 1952) dat de pogingen van trekvogels, in de trektijd weg te komen uit hun kooi, voorkeur voor een bepaalde richting lieten zien. Hij ontdekte dat deze richting bij de Spreeuw ongeveer overeen kwam met de trekrichting van de Spreeuwen buiten en trachtte toen uit te maken hoe de dieren deze koers uitzetten. Hij vond dat dit gebeurde met behulp van de zon. Daarbij bleek dat de dieren hun vaste koers uitzetten aan de hand van een veranderende zonnestand. Omdat men maar een bepaald deel van het jaar over vogels kan beschikken, die trek-onrust laten zien, dresseerde KRAMER zijn Spreeuwen op voederbakjes in bepaalde richting. Ook op die manier kon hij aantonen dat een vaste koers wordt uitgezet aan de hand van een veranderende zonnestand. Door de zonnestralen met behulp van spiegels een andere invalrichting te geven, kon hij aantonen dat het inderdaad de zon is, die gebruikt wordt. Gaf KRAMER slechts een klein stuk hemel te zien dan richtten de dieren zich daarnaar: zon betekent voor hen het lichtste deel van de hemel. Er hoeft dus niet sprake te zijn van een gevoeligheid voor gepolariseerd licht, zoals bij bijen.

Het lijkt op het eerste gezicht bevreemdend dat de vogel zijn windrichtingen zonder meer afleest uit de zonnestand van elk ogenblik. Zeer zeker is dit voor ieder, die KRAMER's eerste resultaten las, een grote verrassing geweest. MATTHEWS stelt zich waarschijnlijk ook thans nog voor (MATTHEWS 1953 a, b en c), dat de vogel de windstreken kent via de richting Zuid, om twaalf uur door de zonsculminatie gegeven of op

een ander uur geëxtrapoleerd. Onze redenatie: „als de zon culmineert staat zij Zuid en is het twaalf uur” is echter aangeleerd. Primitieve volken werken, evenals de vogels, stellig anders. Wanneer wij geen urenindeling en geen windroos hadden, dan zouden wij de windstreken stellig vereenzelvigen met de richting van de zon op ogenblikken van de dagcyclus, ons door ons tijdgevoel gegeven. Zon en tijdgevoel wandelen samen rond, maar voor het dier is het essentieel stilstaande richtingen af te lezen uit een wandelende zon en tijd en niet om richtingen te bezitten, die met de zon meewandelen. Door KRAMER's dressuurproeven is gebleken dat de vogel veel gemakkelijker leert een vaste richting te kiezen aan de hand van een veranderende zonnestand (ook wanneer die richting in werkelijkheid niet vast is onder invloed van draaien van de invalrichting van het zonlicht met spiegels) dan dat hij leert een richting te kiezen die steeds een vaste hoek maakt met de zonnerechtiging. De vogel kent de windstreken dus aan de hand van de zonnerechtiging van elk ogenblik en volgens HOFFMANN's onderzoek (1953a) zou de vogel daarbij in September een azimuth-hoeksnelheid in rekening brengen zoals die bestaat in Juni. Daarbij zit het tijdgevoel van de vogel, blijkbaar anders dan bij de bijen, gekoppeld aan de zon. HOFFMANN (1953b) heeft aangetoond dat een kunstmatige vervroeging van de dag met behulp van een veranderde periode van licht en donker tot gevolg heeft dat de vogel-windroos een ongeveer overeenkomstig aantal graden wordt gedraaid. Zou dit tijdgevoel de vogel in de steek laten, dan moeten zijn richtingen dus foutief zijn.

Vaak zal de trekvogel niet over zon beschikken. Dat hindert niet. Het is zeer waarschijnlijk dat het vliegende dier zijn richting automatisch overbrengt op het landschap onder zich en dat het dit verder gebruikt voor het uitzetten van zijn koers. Doordat het gewoon is dit te doen zal het gemakkelijk over grote afstanden rechtuit vliegen, zelfs over zee, waar het door zijn snelle verplaatsing en scherpe gezicht het van plaats tot plaats wisselend uitzien van het wateroppervlak, overdag misschien ook de wolken en 's nachts misschien de sterren, zal gebruiken als houvast. Ontstaan er fouten, dan kunnen die bij zichtbare zon geëlimineerd worden. In KRAMER's proeven (KRAMER 1952) werd zorgvuldig vermeden, dat de dieren houvast aan hun omgeving hadden. Hadden ze dat wel, dan gebruikten ze die kenmerken graag. Buiten zal de omgeving zeer vaak de functie van de zon overnemen.

Tot zover het dier, dat trekt met een aangeboren richting. Wij hoorden echter, dat ook vogels, die naar onbekend terrein worden verplaatst, naar huis terugvliegen. Dergelijke dieren hebben natuurlijk niets aan

hun aangeboren richting; zetten zij inderdaad een koers uit, dan moet dat gebeuren aan de hand van zoiets als de ligging van de oude en nieuwe plaats ten opzichte van elkaar. Hoe kunnen de dieren echter, na onder afsluiting van daglicht naar een bepaalde plaats vervoerd te zijn, bepalen hoe de nieuwe plaats ligt ten opzichte van de oude? — De oude veronderstelling, dat een engram van de heenweg zou worden vastgelegd, is gebleken onjuist te zijn. Vervoert men de dieren langs twee zijden van een rechthoekige driehoek, dan vliegen ze de derde zijde terug. Bovendien vinden ook op de heenreis genarcotiseerde of geroteerde vogels hun gebied van oorsprong terug. — De veronderstelling dat het aardmagnetisme een rol zou spelen werd weerlegd doordat vogels ongevoelig bleken voor een sterk magnetisch veld en vogels, voorzien van magneetjes, die aardmagnetische invloeden teniet moesten doen, evengoed thuis kwamen als vogels zonder deze. — De veronderstelling dat de z.g. Coriolis-kracht bij plaatsbepaling zou helpen, bleek op verschillende gronden hoogst onwaarschijnlijk; vooral is hierbij van belang dat de krachten waarom het gaat zo minimaal van grootte zijn (voor samenvatting van deze theorieën, zie GRIFFIN 1952). — KRAMER's ontdekking, dat de zon een rol speelde bij het richting-bepalen was in die jaren nog niet gedaan; men dacht dus ook niet aan de mogelijkheid dat de zon voor plaatsbepaling zou kunnen dienen.

Onder die omstandigheden vroeg men zich, toen het onderzoek na 1945 weer op gang kwam, af of de dieren misschien niet linea recta huiswaarts vlogen, zoals men steeds verondersteld had, maar hun thuis vonden door te vliegen in spiralen of in willekeurige richtingen of gebruik te maken van kennis van luchtdrukverdeling, wind, enz. (GRIFFIN 1944). De meestal betrekkelijk lange terugkeertijden van verplaatste vogels en de verliezen onderweg schenen deze mogelijkheid open te laten. Bovendien leken proeven met duiven, door HEINROTH (1941) gedaan vlak voor de oorlog, voor deze gang van zaken te pleiten en hetzelfde leek het geval met proeven van GRIFFIN, gedaan in de jaren 1940-'48 (GRIFFIN 1952).

Door proeven van KRAMER in Duitsland en MATTHEWS in Engeland werd deze mogelijkheid voor sommige soorten uitgeschakeld sinds 1950. Zij ontdekten dat de vertrekrichting van naar elders getransporteerde en daar los gelaten dieren waardevolle aanwijzing geeft over de richting, waarin zij hun thuis zoeken, terwijl de reisduur van de snelste terugkeerders geen speling voor zoeken toeliet. Er moest dus zo iets als „plaatsbepaling” zijn. En omdat inmiddels vaststond dat de zon voor koersuitzetten werd gebruikt en men de ervaring van duivenhouders bevestigd

vond dat de dieren zich beter oriënteren bij aan- dan bij afwezigheid van zon, vroeg men zich af of deze „plaatsbepaling” misschien geschiedde met behulp van de zon.

KRAMER (1953a) stelde zich daarbij voor dat de dieren bij aankomst in een zuidelijke plaats zouden zien dat de zon daar een andere hoogte had dan thuis en in verband daarmee deed hij de volgende slimme proef. Hij liet jonge duiven uit Wilhelmshaven, die ervaring met het naar huis terugvliegen hadden opgedaan dicht om hun geboorteplaats heen, los in Giessen, bijna recht Zuid van Wilhelmshaven, 320 km weg. Hij deed dit op het ogenblik dat de zon in Giessen precies even hoog stond als in Wilhelmshaven. De dieren waren onder afsluiting van daglicht naar Giessen vervoerd en zij werden buiten zonlicht gehouden tot 30 seconden vóór het vertrek. Ter contrôle hadden andere dieren uit Wilhelmshaven in Giessen gelegenheid gekregen de plaatselijke zon te bestuderen vóór hun vertrek. KRAMER redeneerde dat zijn van het zonlicht afgesloten gehouden duiven zich nu in Wilhelmshaven zouden wanen, maar dat zij zouden zien dat het landschap anders was; zij zouden de richting naar Wilhelmshaven in geen geval weten te bepalen. Het resultaat van de proef was echter dat alle dieren ongeveer de richting naar Wilhelmshaven insloegen. Zij kwamen deels in recordtijd thuis. Hieruit leek te volgen dat de zonnehoogte niet voor plaatsbepaling werd gebruikt en KRAMER was geneigd hieruit te concluderen dat plaatsbepaling voor de dieren mogelijk moest zijn buiten de zon om.

Sedert KRAMER's Giessenproef 1952 heeft MATTHEWS (1953a) de veronderstelling, dat de zon „plaatsbepaling” zou mogelijk maken, nader uitgewerkt. De overtuiging, dat de zon bij plaatsbepaling zou kunnen dienst doen, zal MATTHEWS gekregen hebben onder invloed van KRAMER's resultaten over de zonsinvloed op het koers-uitzetten; maar hij heeft de consequenties van deze veronderstelling verder doorgetrokken en is van mening dat KRAMER's Giessen-proef de mogelijkheid van echte plaatsbepaling met behulp van de zon niet weerlegt. MATTHEWS gaat er van uit dat de duiven de beweging van de zon kunnen hebben gebruikt in plaats van de hoogte, een veronderstelling die zal zijn terug te voeren op een suppositie van GRIFFIN van een jaar eerder (GRIFFIN 1952, p. 393). Hij veronderstelt dat waarneming van de verplaatsing van de zon in haar baan gedurende een kort tijdsbestek voldoende is voor bepaling van de culminatie-hoogte van de zon door extrapolatie. Deze culminatie-hoogte zou door het dier worden vergeleken met de culminatie-hoogte thuis, die de vogel bekend is, terwijl de tijd van culmineren (afgeleid uit de tijd en zonshoogte op het ogenblik van waar-

neming) lengtebepaling mogelijk zou maken. Eén en ander lijkt te gek om waar te zijn, maar MATTHEWS' pleidooi voor de mogelijkheid van „plaatsbepaling” met behulp van de zon komt hierop neer dat de meting van nauwkeurige hoogte- en tijdverschillen binnen de theoretische mogelijkheden van de vogels moet liggen en dat het daarom onjuist zou zijn de veronderstellingen à priori van de hand te wijzen.

MATTHEWS heeft, evenals KRAMER, experimenteel trachten te bewijzen dat de vogel de zon voor plaatsbepaling gebruikt. Wat de lengtebepaling aangaat heeft hij gepoogd pijlstormvogels een verkeerd uurwerk mee te geven door kunstmatige verandering van de dag (MATTHEWS 1953b). Zijn hoop was dat zij daardoor in een bepaalde proef naar het Oosten i.p.v. naar het Westen zouden vliegen, in tegenstelling tot contrôlevogels die West moesten gaan. Zijn proef mislukte echter door ongunstige weersomstandigheden. — Om de breedte-bepaling te toetsen heeft MATTHEWS (1953a) twee jaren achtereen de volgende proef genomen. Hij heeft, in de hoop dat zijn duiven geen correctie voor de afname in zonnehoogte zouden aanbrengen in de tijd van een snelle zonshoogteverandering (midden September), een aantal dieren 6 tot 9 dagen vastgehouden onder afsluiting van zonlicht. Na afloop van deze tijd stond de zon thuis resp. $2^{\circ}19'$ en $3^{\circ}28'$ lager aan de hemel dan de dieren dachten (aangenomen dat zij geen correctie aanbrachten). Zij werden daarna, zonder dat zij de zon te zien kregen, 78 mijlen ZZO vervoerd en losgelaten. De zon stond op die plaats vanzelfsprekend hoger dan thuis, maar zij stond lager dan thuis vóór zij opgesloten werden. Den dieren werd daardoor gesuggereerd dat zij benoorden thuis zaten en zij moesten dan dus zuidwaarts wegvliegen om thuis te komen. Zij richtten zich bij het wegvliegen inderdaad grotendeels Zuid. Ongeveer terzelfder-tijd werden ook contrôledieren losgelaten, die wel de zon gezien hadden. De laatsten richtten zich in tegenstelling tot de proefdieren Noord.

Uit deze waardevolle proeven van MATTHEWS lijkt te volgen dat de dieren de zon inderdaad voor hun „plaatsbepaling” gebruiken. Dat zou dan tevens inhouden dat dit ook het geval was in KRAMER's Giessen-proef van 1952. En daaruit zou dan weer volgen dat de beweging van de zon (of althans een andere factor dan de zonshoogte) inderdaad bij de z.g. plaatsbepaling dienst zou doen. Men moet zich echter wel realiseren wat thans zeker is en wat niet. KRAMER's dieren hebben zich ongeveer op Wilhelmshaven georiënteerd en zijn in record-tijd thuis gekomen zonder gebruik te maken van de zonshoogte. Dit lijkt geheel zeker. MATTHEW's dieren hebben zich grotendeels Zuid gericht. Dit

pleit er sterk voor dat de zon bij „plaatsbepaling” dienst doet, maar een bewijs is het niet, omdat ook een andere factor dan de zon de richtingkeuze Zuid kan hebben veroorzaakt. Daardoor is het ook onzeker dat de vogel de zonnebeweging (althans een andere factor dan de zonnehoogte) zou kunnen gebruiken. Zo voelt MATTHEWS het zelf ook.

Hoewel er dus geen zekerheid is wat betreft de mogelijkheid voor de vogel „plaats te bepalen” met behulp van de zon wil ik mij in het volgende op het standpunt stellen dat door volgende waarnemingen zal worden bevestigd dat de zon daarvoor wordt gebruikt.

Het lijkt dan echter wel hoogst onwaarschijnlijk dat lengte en breedte, zoals MATTHEWS veronderstelt, zouden worden bepaald aan de hand van azimuth en hoogte van de zon in het culminatiepunt, zoals dit door ons gebeurt. MATTHEWS houdt blijkbaar aan het idee van de bepaling van de culminatiehoogte vast omdat ook de mens die weg volgt. Maar het eigenaardige geval zou zich dan voordoen dat het dier nauwkeurig een culminatiehoogte bepaalt, die het alleen in zijn verbeelding (nl. ge-extrapoleerd) ziet. Daarbij komt dan nog de moeilijkheid dat wij niet weten of de vogel hoogtebepaling van de zon überhaupt kan gebruiken. Ik zou mij dan ook willen afvragen of het denkbaar is dat de dieren werken met het karakter van de zonnebaan en de stand van de zon daarin op ieder ogenblik van de dag zonder dat van hoogtebepaling wordt gebruik gemaakt. Op het eerste gezicht lijkt dat een enigszins eigenaardige veronderstelling, maar ik zou er toch aan vast willen houden. Ik wil thans iets uitvoeriger op deze mogelijkheid ingaan.

Ik wil aannemen dat een vogel onder buitensluiten van zonlicht naar een vreemde plaats wordt vervoerd en daar wordt losgelaten. Het dier ziet de zon aan de hemel staan en volgt de beweging van deze een ogenblik. Volgens MATTHEWS heeft de vogel geen last van het schelle licht. Is dat juist, dan moet het sterke licht van de zon van veel voordeel zijn, omdat bij het bewegingszien van die lichtsterkte wordt geprofiteerd. Van veel belang lijkt mij nu of het dier in staat moet worden geacht de beweging van de zon direct als beweging waar te nemen, of dat het dier, evenals wij, die beweging indirect observeert door verandering van de richting van de zon na een zeker tijdsverloop. Wij mensen kunnen die beweging niet regelrecht waarnemen, omdat de zon beweegt met een snelheid van 15 boogseconden per seconde, terwijl wij geen bewegingen onderscheiden die langzamer zijn dan 1-2 boogminuten (dus ongeveer 60 boogseconden) per seconde, een cijfer dat ik ontleen aan DUKE-ELDER's Textbook of Ophthalmology (1932). Deze ondergrens van 60

hoogseconden bereikt de mens slechts, wanneer er stilstaande dingen in de buurt zijn, waartegen de beweging kan worden gezien; ontbreken die dan wordt de grens wel 10-20 keer zo hoog. Voor zover ik weet is de ondergrens voor het zien van beweging voor vogels niet bekend. Willen zij de beweging van de zon direct waarnemen, dan zouden zij een ongeveer 5 maal kleinere bewegingssnelheid nog als beweging moeten zien dan wij. Dit lijkt denkbaar. — GRIFFIN (1952) en in aansluiting aan hem MATTHEWS (1953a) hebben in dit verband gewezen op het belang van MENNER's conclusie, dat de z.g. kam (het pecten) in het vogeloog bij bewegingszien een grote rol zou spelen, doordat op een deel van het netvlies een aantal strepen wordt geprojecteerd, die het netvliesvlak verdelen, en het bewegingszien waarschijnlijk sterk ten goede komen. CROZIER en WOLF (1943a en b) hebben bovendien, als ik hun bijdrage juist interpreteer, waarschijnlijk gemaakt dat een dergelijk lijnenstelsel de gezichtsscherpte verhoogt. Uit MENNER's bijdrage volgt echter dat het pecten vooral ontwikkeld is bij roofvogels en andere vogels, die het van bewegende prooi moeten hebben, en veel zwakker bij zaadeters en nachtvogels. Dat lijkt mij een argument tegen de veronderstelling dat de beweging van de zon bij plaatsbepaling dienst zou doen of dat het pecten een grote rol zou spelen bij waarnemen van deze beweging. Bovendien gaat het erom of het pecten van voordeel is voor het bewegingszien doordat het op het netvlies een traliewerk als achtergrond voor de beweging werpt of dat het het bewegingszien verhoogt door het uitvallen van netvliesstroken, die niet of weinig meedoen bij het zien. Dit laatste is nl. MENNER's uitgangspunt. — Een andere maat voor de scherpte van het bewegingszien is de afstand waarover de verplaatsing van een bewegend iets nog kan worden waargenomen. Indien de snelheid van beweging en tijd beide gunstig zijn, kan de mens, bij aanwezigheid van stilstaande voorwerpen in zijn buurt, nog een verplaatsing waarnemen van 6-20 boogseconden, een waarde die aanzienlijk ligt beneden die voor de benedengrens voor het waarnemen van twee vaste punten of lijnen, welke voor de mens blijkbaar van de orde van grootte is van 50-60 boogseconden (DUKE ELDER 1932, GUNDLACH 1933). Deze cijfers wijzen erop dat de vogel misschien in staat kan worden geacht de verschuiving van de zon regelrecht waar te nemen, indien het vogeloog maar gevoeliger dan het onze zou zijn voor lage bewegingssnelheden. Zekerheid daarover ontbreekt echter naar ik meen geheel.

Het lijkt dáárom van zoveel belang, dat de vogel de beweging van de zon direct waarneemt, omdat het dier dan de zonnebaan onmiddellijk

getekend zou zien worden en het beeld ervan veel beter in zich gegrift zou krijgen dan wij.

Ik zou nu willen aannemen dat voor het dier essentieel is de hoek tussen de baan en het horizontale vlak. Die zou het dier op elk uur van de dag een beeld kunnen geven van het karakter van de zonnebaan en het dus ook leren of dit karakter een ander is dan thuis. Op deze wijze zou de vogel kunnen constateren of hij Noord of Zuid verplaatst is, niet door gebruik te maken van de culminatiehoogte van de zon, maar van het karakter van de zonnebaan.

Wat de verplaatsing Oost of West aangaat, zou de vogel het moeten hebben van de relatieve plaats van de zon in haar baan, dus de booghoekverandering van de zon met de tijd. Dat zou dan inhouden dat de vogel de relatieve plaats van de zon in haar baan zou kennen voor elke tijd van de dag, iets wat zo op het eerste gezicht onmogelijk lijkt. Hierboven heb ik intussen gezegd dat de windstreken voor de vogel in feite gegeven zijn door de richting, waarin de zon gezien wordt op verschillende ogenblikken van de dag. Dat houdt in dat de vogel min of meer nauwkeurig deze richtingen, waarin de zon op verschillende ogenblikken van de dag staat, moet kennen. Het is nu moeilijk aan te nemen dat de vogel wèl de richting en niet de relatieve plaats van de zon in haar baan één zou zien met de tijd. Wanneer de vogel in dressuurproeven over een vrij nauwkeurige zonnerichtingkennis blijkt te beschikken kan het dier zeer goed beschikken over een even nauwkeurige kennis van de relatieve plaats van de zon in haar baan. Aan de hand van die kennis zou het dier, in het bezit van de juiste tijd, op elke plaats weten te zeggen of de zon verder of minder ver in haar baan staat dan thuis. Daarbij ontkom ik waarschijnlijk niet aan de reeds door MATTHEWS gegeven voorstelling dat de vogel zich de zonneboog van thuis aan de hemel denkt, zoveel mogelijk samenvallend met die van de nieuwe plaats.

De bovenstaande veronderstellingen bevatten niets essentieel nieuws. Zij sluiten aan op de gedachtengangen van KRAMER en MATTHEWS en houden slechts een kleine modificatie in: dat de dieren evengoed het karakter van de zonnebaan en de relatieve plaats van de zon op ieder ogenblik van de dag kunnen kennen als culminatie-hoogte en -azimuth. De dieren zouden om zo te zeggen genoeg hebben aan de ogenblikkelijke zonnestand. Verder zou ik er nogmaals de nadruk op willen leggen dat de veronderstellingen uitgaan van iets dat niet bewezen is: dat de zon inderdaad bij „plaatsbepaling” dienst zou doen.

De volgende gedachtengangen zijn van iets algemenere waarde dan

de bovenstaande. Zij hebben ook geldigheid voor het geval de zon niet voor „plaatsbepaling” zou worden gebruikt.

Het is nl. goed dat wij ons thans afvragen, wat de vogel, die los gelaten is en de zon heeft gezien, nu eigenlijk weet. Het dier kan niet méér weten dan dat het zit op een plaats op aarde waar het karakter van de zonnebaan en de plaats van de zon daarin anders zijn dan thuis. Wij willen aannemen dat onze vogel een jong dier is, dat geen ervaring kan hebben van bv. hogere zonnestanden in het Zuiden. Wil het dier iets met deze kennis bereiken, dan moet het nu de richting leren kennen waarin thuis ligt. Die richting wordt aangegeven door de gradient tussen de zonnebanen van beide plaatsen en MATTHEWS laat de dieren nu zonder meer dit verval afvliegen. Maar wil een vogel de richting van die gradient kennen, dan zal hij die eerst moeten vinden. Dat kan door proberen. Het dier kan bv., door in verschillende richtingen te vliegen, trachten de richting te vinden waarin de zonnebaan op die van thuis gaat lijken. Het is echter onmogelijk dat de vogel aldus zou werken, de los gelaten dieren bewijzen het tegendeel en bovendien lijkt mij dit in strijd met alles wat wij thans weten over aangeboren gedrag.

De verschillen tussen thuis en de nieuwe plaats (en dit zal m.i. ook moeten gelden voor elke andere wijze van plaatsbepalen dan met behulp van de zon) moeten dus in een richting worden omgezet en dit kan, dunkt mij, slechts geschieden met behulp van een aangeboren reactie-schema. Wij kunnen bv. veronderstellen dat het de vogel, als reactie op een te hoge zonnebaan, aangeboren is om weg te vliegen uit het vlak van de zonnebaan. De baan komt dan (bij toenemen van de afstand tot het dier) steeds lager voor het dier te staan en gaat dus lijken op de baan van thuis. Of wel, de vogel kan, als reactie op een te hoge baan, aangeboren zijn weg te vliegen in kompasrichting Noord. Als reactie op een zon, die te ver staat in haar baan, zou het het dier aangeboren kunnen zijn weg te vliegen in kompasrichting West. Ik zou mij kunnen voorstellen dat er nog meer aangrijpingspunten zijn voor een aangeboren reactie, misschien echter ligt het het meest voor de hand dat de natuur hier werkt met een aangeboren-zijn van kompasrichtingen: wij weten dat vogels over zoiets als een kompas beschikken en wij weten ook dat de natuur van aangeboren richtingen ruimschoots gebruik maakt.

Terloops wijs ik er op dat de vogel, die verschillen constateert, geen plaats bepaalt. Het is in dit verband misleidend van plaatsbepaling te spreken. Er wordt een verschilbepaling uitgevoerd, die met behulp van een aangeboren reactieschema in een richting wordt omgezet. Ik kan mij althans moeilijk indenken dat het anders zou kunnen zijn.

Indien het nu inderdaad (of nu de zon voor de bepalingen dienst doet of niet) juist is dat slechts verschillen worden geconstateerd, dan moet daaruit volgen dat verplaatsingen over grote afstanden gemakkelijker goede uitkomsten opleveren dan die over kleine. Telkens wanneer in vroegere decennïën van astronomische „plaatsbepaling” sprake was heeft men zich gerealiseerd dat grote afstanden in dit opzicht een voordeel moeten bieden. En al is het niet bewezen dat gemakkelijker orientatie hierbij hoofdzaak is, zeker lijkt het dat zowel wilde vogels als tamme duiven relatief eerder kunnen terugkeren van ver af dan van dichtbij (KRAMER & VON SAINT PAUL 1951, KRAMER 1952, KRAMER & RIESE 1952, zie echter ook GRIFFIN 1944).

Verder mogen wij misschien aannemen dat de grootte van de verschillen tussen uit en thuis den dieren tevens een globaal beeld geeft van de afstand waarop thuis ligt.

Met de veronderstelling dat eventuele verschillen tussen uit en thuis in kompasrichtingen worden omgezet zijn wij er echter nog niet geheel. Het dier kent nu de richting, waarin het zijn thuis moet zoeken. Die richting vervangt de aangeboren richting van de jonge vogel en als mijn voorstelling van zaken juist is moet die koers nu worden uitgezet, zoals ook de jonge vogel zijn aangeboren koers uitzet. Dit uitzetten van een niet-aangeboren, maar voor elk speciaal geval eerst vastgestelde koers, zou ik nu nog even willen bekijken en wel aan de hand van KRAMER's Giessen-proef.

Giessen ligt Zuid van, maar ook iets beoosten Wilhelmshaven. Het verschil West-Oost is ongeveer 44' lengte. Wanneer de dieren inderdaad de zon voor hun verschil-bepaling zouden gebruiken, zouden zij te maken krijgen met een tijdsverschil van ongeveer 3 minuten tussen beide plaatsen; kunnen ze dit werkelijk constateren (wat haast onmogelijk lijkt), dan zouden ze iets westelijk van Noord moeten aanhouden. Maar bovendien staat de zon in Giessen op elk uur van de dag niet in precies dezelfde richting als in Wilhelmshaven. Haar azimuthrichting verschilt omstreeks 7 uur 4°; staat de zon in het verlengde van de lijn Wilhelmshaven-Giessen dan is het verschil 0°; tegen de avond, wanneer de zonnerichting weer loodrecht op die lijn staat, is het verschil weer 4°, maar nu naar de andere kant. Die fout ontstaat doordat de vogel zijn klok meebrengt uit Wilhelmshaven. Wij weten door HOFFMANN's onderzoek dat er een 12 dagen (hoogstens !) nodig zijn om de Spreeuw een andere tijd bij te brengen, en wanneer de vogel inderdaad een Oost-West verschilbepaling met behulp van zon en klok zou bezitten, dan is het dat feit van het vasthouden aan de tijd dat het dier zijn waarnemingen moge-

lijk maakt. Maar zodra het op richting-uitzetten aankomt, gaat het niet langer om de eventuele plaats van de zon in haar baan, maar om de richting van de zon en nu is die van elders meegebrachte tijd een nadeel. Ik zou dus willen aannemen dat het dier een koers uitzet, die 4° verkeerd is.

Deze fout brengt ons op een andere mogelijkheid. In het bovenstaande zijn wij er van uitgegaan dat de vogel steeds over een juist tijdsgevoel beschikt. Maar is het ondenkbaar dat dit tijdsgevoel ook wel eens mis is? Vooral bij verplaatsingsproeven met vogels lijkt zo iets toch zeer goed mogelijk. Bij de boven ontwikkelde voorstelling van de gang van zaken heeft men dan te maken met twee fouten: 1. een fout in de verschilbepaling, die de richting zou leveren waarin moet worden gevlogen, 2. een fout in het uitzetten van de richting.

Blijkens de door KRAMER en MATTHEWS gedane waarnemingen is er niet alleen veel spreiding in de richting, waarin losgelaten vogels vertrekken, maar de gemiddelde richting van vertrek kan ook een andere zijn dan de thuisrichting. Bij KRAMER's Giessen-duiven uit 1952 was de vertrekrichting zeker 30° te veel West. Dergelijke fouten zijn misschien langs de boven omschreven weg te verklaren.

Ik wil tenslotte de vraag aanroeren of ook de vliegende vogel tot het doen van verschilbepalingen in staat zou zijn. MATTHEWS (1953a) veronderstelt van wel en gaat uitvoerig op de mogelijkheid van „plaatsbepaling” van het vliegende dier in. Ook KRAMER (1953a) stelt zich voor dat „plaatsbepaling” continu zal geschieden, ook in de vlucht, en hij vraagt zich af waarom de vogel de zon eigenlijk nodig heeft, indien zijn plaatsbepaling buiten de zon om het dier al zou zeggen waar het zich bevindt (KRAMER concludeerde immers uit zijn Giessenproef zonder zonnehoogteverschil tussen Wilhelmshaven en Giessen dat plaatsbepaling zou geschieden aan iets anders dan de zon). Deze veronderstelling gaat echter uit van de premisse dat het constateren van een verschil ook iets zou leren betreffende de richting van een gradient. Zoals gezegd moeten de verschillen echter met behulp van een aangeboren reactieschema worden omgezet in richtingen, die door het dier moeten worden uitgezet. Zou er nu verschilbepaling zijn los van de zon dan zou dus toch de zon nodig zijn voor het koersuitzetten. Ik zou mij nu heel goed kunnen indenken dat de dieren onderweg hun verschilbepalingen af en toe herhalen ter controle en dan hun koers wijzigen aan de hand van die nieuwe bepaling. Wanneer echter de beweging van de zon inderdaad voor verschilbepaling zou worden gebruikt kan ik moeilijk aannemen dat bepaling in de vlucht mogelijk zou zijn. Bewegingszien

ondervindt een enorm voordeel van dichtbij voorwerpen en die zouden in de vlucht ontbreken. MATTHEWS veronderstelt blijkbaar dat zij vervangen worden door de pecten-schaduw op het netvlies, ik heb echter al op gewezen, dat MENNER zich de werking van het pecten op het bewegingszien een andere dacht. Daar zou bij komen dat verschil-bepalingen bij gebruik van de zon onnauwkeuriger moeten worden naarmate de dieren dicht bij huis komen; op het laatste traject van de reis zouden de dieren dus toch met uitsluitend koersbepaling moeten volstaan. Ook het voorbijvliegen van thuis, zoals dit van postduiven bekend is (KRAMER 1953b), zou begrijpelijk zijn wanneer verschil-bepalingen in de vlucht zouden ontbreken: de dieren zouden eventueel door hen gemaakte fouten pas kunnen herstellen, zodra ze „vaste grond” onder de voeten hebben.

Onbegrijpelijk blijft bij deze voorstelling van zaken dat de dieren uit Giessen omstreeks Noordwest wegvliegen en desondanks ten dele in recordtijd in Wilhelmshaven aankomen. Een deel der dieren komt zelfs beoosten Wilhelmshaven uit. Dit lijkt moeilijk te begrijpen indien alleen het koers-uitzetten onderweg bij-geregeld wordt. Dat is blijkbaar een waarschuwing dat de bovenstaande veronderstellingen maar ten dele juist kunnen zijn. Een voordeel ervan lijkt mij echter de mogelijkheid, dat jonge en oude vogels min of meer in hetzelfde schuitje zouden varen: de oude dieren zouden een koers uitzetten aan de hand van een van te voren verkregen richting; deze zou de plaats innemen van de aangeboren richting van het jonge dier. Indien deze suppositie zou worden bewaarheid, zouden de verschillen tussen de orientatiewijze van een oude en een jonge vogel tot een minimum zijn gereduceerd.

Wanneer wij nu van de vogels nog even op de dieren in zee overstappen, wordt er veel anders, maar men vindt tegelijk bepaalde grond-principes terug. In de hier volgende bespreking beperk ik mij tot de vissen.

Een jonge vis die, zoals een jonge vogel, bij huis opgroeit en pas na enkele maanden zijn eerste reis maakt, vindt men in zee nauwelijks. In het algemeen wordt het jonge dier door de overal en te allen tijde aanwezige stromingen over grote afstanden getransporteerd, zodat het terecht komt op plaatsen ver van zijn geboortegrond. Vaak zal het, voordat de winter komt, zuidwaarts trekken, maar even vaak gaat deze trek eenvoudig van ondiep naar dieper water, onafhankelijk van een richting Noord-Zuid. In het daarop volgend voorjaar kan dan de omgekeerde reis plaats vinden.

Minstens even belangrijk als Noord-Zuid of ondiep-diep verplaatsingen zijn echter in zee verplaatsingen in elke willekeurige richting van en naar een bepaald paaigebied. Het door de stromingen meegevoerde jonge dier groeit vaak ver van zijn geboortegrond op en de geslachtsrijp geworden dieren maken de reis terug naar het gebied van oorsprong. Omdat dit gebied reeds verlaten werd toen de dieren nog ei of larve waren, kunnen zij het op latere leeftijd niet kennen zoals de vogel zijn broedgebied kent en wij mogen ons dus voorstellen dat ze er meestal op andere wijze heen geloodst worden dan bij de vogels zou gebeuren. Alleen soorten, die bij huis opgroeien, zijn in dit opzicht met vogels te vergelijken. Een goed voorbeeld van een dergelijke soort is de Zalm, die in de rivieren geboren wordt, daar opgroeit en pas op latere leeftijd naar zee trekt. Deze dieren kennen hun geboortegrond en na een verblijf in zee van een wisselend aantal jaren vinden zij hun eigen rivier terug, ten dele op grond van in hun jeugd verworven plaatskennis.

Regel is echter dat de dieren, die in zee hun paaigebied opzoeken, dit niet kennen. Het paaigebied is daarom voor zulke soorten tot op zekere hoogte vergelijkbaar met het wintergebied van de jonge vogel. Ook die kent het niet, aangeboren is alleen de vaste richting, met behulp waarvan hij er heen geloodst wordt. De vraag ligt dus voor de hand of de natuur deze zelfde methodiek van loodsen met behulp van een aangeboren richting in zee toepast en deze vraag kan al dadelijk bevestigend worden beantwoord, omdat wij door MÄÄR's onderzoek in de Oostzee weten dat de Paling naar zijn paaiplaatsen in de oceaan trekt met een vaste richting (MÄÄR 1947, VERWEY 1949, DEELDER 1949).

Dit feit brengt ons al dadelijk op de vraag, hoe het dier die vaste richting uitzet. Wij weten nu zeker dat de vogel dit doet met behulp van de zonnerichting en vragen ons vanzelfsprekend af of dit ook voor de Paling zou gelden. Voor het beantwoorden van die vraag zijn experimenten nodig, maar het is goed gedachtengangen aan een experiment te laten voorafgaan. Vooral in het ingewikkelde geval van de Paling is dit niet overbodig.

De Paling, die de geslachtsrijpe leeftijd nadert, moet erin slagen vanuit het zoete binnenwater van West- en Zuid-Europa het westelijk deel van de Atlantische Oceaan te bereiken, waar het dier zich voortplant. De dieren moeten dus eerst vanuit het binnenwater naar zee trekken. Waarnemingen van Miss LOWE (1952) maken waarschijnlijk dat het den dieren aangeboren is om te trekken in stroomrichting, een aangeboren reactie die waarschijnlijk bij anadrome vissen algemeen voorkomt, maar

die nauwelijks is bestudeerd. Daar de dieren echter ook stilstaande binnenwateren moeten kunnen verlaten, mag men misschien aannemen dat een vaste richting aangeboren is zodra de trek begint, ook reeds in het binnenwater. Deze richting zou dan dus een rol spelen in samenwerking met de stroomrichting. Men krijgt uit MÄÄR's bijdrage sterk de indruk dat ook in de Oostzee, niettegenstaande MÄÄR's tegengestelde mening, misschien een „negatieve rheotaxis” naast de vaste richting meedoet.

Naderen de dieren het kustwater, dan zal bij die orientatie op de stroom waarschijnlijk een zich oriënteren op zoutgehalte-verandering gaan meedoen, maar dit kan slechts van invloed zijn dicht bij zee.

Wanneer de dieren het kustwater eenmaal hebben bereikt, wordt de vaste richting blijkens MÄÄR's onderzoek van veel belang en omdat deze richting, afgaande op DEELDER's uiteenzettingen (1949), recht op het einddoel is gericht, ligt de veronderstelling voor de hand dat zij de gehele verdere reis dienst doet. Daarbij komt dan echter meteen de moeilijkheid, het koershouden bevredigend te verklaren, een moeilijkheid die vooral veroorzaakt wordt door de lichteisen van de paling.

De Paling trekt in het binnenwater vrijwel uitsluitend 's nachts en dan nog wel voornamelijk in de donkere nachten omstreeks nieuwe maan, wanneer een koersuitzetten met behulp van de zon onmogelijk is. Die moeilijkheid komt ook bij de 's nachts trekkende vogels voor en volgens bij KRAMER uitgevoerd onderzoek gebruiken deze de zonnerichting waarschijnlijk als basis voor hun kompas, waarbij wij moeten aannemen dat zij de door de zon gegeven richting 's nachts vasthouden aan de hand van landschap, sterren of bewolking. De vraag is dan wat wij hiervan voor de Paling moeten denken. Mogen wij ook voor deze aannemen dat de richting, waarin de zon overdag aan de hemel staat, 's nachts wordt overgebracht op de omgeving? Vasthouden aan een richting is in zee mogelijk wanneer men houvast aan de bodem heeft, maar dat kan alleen wanneer daarvoor voldoende licht aanwezig is. Dat ontbreekt in donkere nachten in zee op iets grotere diepte echter ten enenmale. Daar komt bij dat een verblijf aan de bodem, wanneer de dieren eenmaal de Oceaan bereikt hebben, een onmogelijkheid is vanwege de lage temperaturen daar. De Paling is op vrij hoge temperaturen ingesteld en tegen lage temperatuur slecht bestand. Wij moeten dus aannemen dat de dieren zich in de Oceaan continu in hogere waterlagen ophouden. In dit verband is van belang dat de Paling in het kustwater in donkere nachten blijkbaar voornamelijk dicht onder de wateroppervlakte trekt (PETERSEN 1916, BLEGVAD 1929, MÄÄR 1947) en MÄÄR

(p. 44-48) en anderen hebben reeds de nadruk gelegd op het verband dat tussen lichthoeveelheid en diepte tijdens de trek moet bestaan. Deze overwegingen doen mij veronderstellen: 1. dat de dieren in de Oceaan overdag op zodanige diepte trekken, dat ze geen last hebben van te veel licht, maar dat ze tegelijkertijd niet beneden het niveau komen, waar de invalrichting van het zonlicht zichtbaar is; 2. dat ze in het donker omhoog gaan en zich dan oriënteren op de hemel boven zich. Wat men in verband met deze veronderstelling vooral zou willen weten is of de bouw van het oog van de zg. Zilveraal een nachtelijke oriëntatie op hemellichamen denkbaar maakt. Al te waarschijnlijk lijkt die mogelijkheid niet en in verband daarmee zou men zich nog kunnen afvragen of de Paling misschien in staat zou zijn uren achtereen rechtuit te koersen. Wij mensen kunnen dit niet, maar misschien is de Paling daartoe wel in staat. In dat geval zou de zon alleen behoeven op te treden als corrigerende factor. Daar echter één enkele roofvis in staat zou zijn de palingkoers geheel te wijzigen, is deze mogelijkheid wel uit te sluiten. — Een andere mogelijkheid zou nog zijn, dat de dieren 's nachts niet trekken. Zij zouden die uren dan echter in het bovenwater moeten doorbrengen zonder ze te gebruiken voor hun reis. Dit lijkt al zeer onaannemelijk, want daarmee zou hun treksnelheid zeer gering worden. In de Oostzee trekt de Paling een 20 tot 30 km per nacht (MÄÄR 1949). Daar hun reisweg een 6000 km bedraagt, zouden ze zoiets als 200 dagen over hun reis doen. — Alles bij elkaar genomen lijkt een nachtelijke oriëntatie op hemellichamen nog het meest waarschijnlijk.

Daar de Paling de enige soort in zee is, voor welke vaststaat dat hij trekt met een vaste richting, heeft het weinig zin hier verder op het uitzetten van een aangeboren koers in te gaan. Wel zou ik nog de vraag willen stellen of wij bij de Paling of bij andere soorten in zee verschillbepalingen mogen verwachten, zoals wij die nu voor vogels aannemen. Ik stel mij voor dat die bij waterdieren niet voorkomen (tenzij misschien bij de zeezoogdieren) en wel op grond van het feit dat in zee, wanneer niet gebruik wordt gemaakt van een aangeboren koers, in principe waarschijnlijk steeds hydrografische omstandigheden worden benut als aangrijpingspunt voor aangeboren reacties. Dit geldt stellig voor allerlei dieren, die van ondiep naar dieper water trekken, voor soorten met tamelijk grote reizen als Kabeljauw, Schol, Bot, Haring e.a., tenslotte ook voor de jonge Paling en andere soorten op weg naar het binnenwater. Wij zagen reeds dat het in de rivier ook geldt voor de oude Paling, die de zee opzoekt. Allerlei waarnemingen uit de laatste tijd bevestigen vroegere indrukken, dat al zulke bewegingen sterk onder invloed van factoren

als stroom, temperatuur en zoutgehalte staan. Dit zou dan betekenen dat de vogel zijn plaats bepaalt met behulp van constante (astro-nomische) verschillen, die het dier een vaste woonplaats verzekeren, dat de meeste zeedieren hun plaats zouden bepalen met behulp van inconstante (hydrografische) verschillen, die het dier een woonplaats verzekeren, welke alleen vastligt ten opzichte van hydrografische factoren. Voor die voorstelling van zaken lijkt mij wel het een en ander te pleiten. Zelfs de naar hun bepaalde rivier terug trekkende Zalmen zijn met deze voorstelling niet in strijd.

Summary

The paper contains a concise summary of the history of the study of orientation in birds and remarks on the supposed possibility of sun navigation.

KRAMER's experiments make it clear that innate directions are taken with the aid of the sun, and there are arguments in favour of the supposition that the sun can be used also for so called longitude and latitude determinations. But this supposition meets with several difficulties.

It is stressed that if the sun would be used for "place-determination" it is more probable that the character of the sun's orbit and the relative place of the sun in its orbit are made use of than the sun's altitude and azimuth at the point of culmination.

It is further stressed that the bird, during its so called place determination, will always determine differences between factors characteristic for different places, and not a gradient between such factors. The assumption that the bird in flying home would follow the direction of this gradient cannot hold good, since this direction can only become known to it through the help of an innate reaction, which translates the sun (or other) differences between the two places into, e.g., a compass direction. This compass direction (obtained for each special case) would replace the innate direction of the young bird. This would mean that the direction must be taken with the aid of the sun, just like the innate direction of the young bird. The advantage of this supposition is that old and young birds would show a similar kind of orientation on the sun.

It is further argued that if really the movement of the sun would be used as a character it seems improbable that it could be used in flight,

since perception of movement without the presence of nearby objects must remain difficult. The pecten of the bird's eye, if functioning as supposed by MENNER, may not be of sufficient help in this respect. Moreover, it is only poorly developed in seed-eating and night-birds.

One may well ask whether time errors of the birds may not give rise to wrong courses.

A few remarks are made on orientation in marine animals.

It seems probable that the possibility for "place determination" is largely absent in these, and that use is made either of innate directions or of innate reactions based on hydrographical characteristics. These reactions, then, would replace the compass directions obtained through "place determination" found in birds.

The only known instance of the use of an innate direction in a marine animal is that of the Eel, migrating from Europe to the Western Atlantic with an about SW course. It is here assumed that during the day it may make use of the sun's direction, whereas its orientation during the night is left open for further speculation.

Migration with the help of innate reactions based on hydrographical observations is probably quite common in marine animals. This would mean that the bird determines its place with the help of constant (astronomical) differences, which guarantee the animal a fixed habitat, whereas most marine animals would determine their place with the help of inconstant (hydrographical) differences, which guarantee the animal a habitat only fixed in relation to hydrographical factors.

Literatuur

- Blegvad, H., 1929: Paa Aalefangst ved Projektørlys. Dansk Fiskeritid., N.S., Vol. 26.
- Crozier, W. J. & Wolf, E., 1943a: Theory and measurement of visual mechanisms. X. Modifications of the flicker response contour, and the significance of the avian pecten. Journ. of general Physiol., Vol. 27, p. 287-313.
- Crozier, W. J. & Wolf, E., 1943b: Flicker response contours for the sparrow, and the theory of the avian pecten. Ibid., p. 315-324.
- Deelder, C. J., 1949: On the orientation of migrating animals. Addendum to Verwey, 1949.
- Deelder, C. J., 1952: On the migration of the elver (*Anguilla vulgaris* Turt.) at sea. Journ. du Conseil intern. Explor. Mer, Vol. 18, p. 187-218.
- Drost, R., 1938a: Verfrachtungen des Sperbers, *Accipiter nisus* L. Der Vogelzug, Vol. 9, p. 180-183.
- Drost, R., 1938b: Über Ergebnisse bei Verfrachtungen von Helgoländer Zugvögeln. Ein Beitrag zur Frage der Orientierung. Proc. 8. Intern. Ornith. Congress, Oxford 1934, p. 620-628.

- Duke-Elder, W. Stewart, 1932: Text-book of Ophthalmology. Vol. 1. The development, form and function of the visual apparatus. London.
- Griffin, Donald R., 1944: The sensory basis of bird navigation. Quart. Review Biol., Vol. 19, p. 15-31.
- Griffin, Donald R., 1952: Bird navigation. Biol. Reviews, Vol. 27, p. 359-400.
- Gundlach, R. H., 1933: The visual acuity of homing pigeons. Journ. comp. psychol., Vol. 16, p. 327-342.
- Heinroth, Oskar & Käthe, 1941: Das Heimfinde-Vermögen der Brieftauben. Journ. f. Ornith., Vol. 89, p. 213-256.
- Hoffmann, K., 1953a: Die Einrechnung der Sonnenwanderung bei der Richtungsweisung des sonnenlos aufgezogenen Stars. Die Naturwissenschaften, Vol. 40, p. 148.
- Hoffmann, K., 1953b: Experimentelle Beeinflussung der inneren Uhr beim Richtungsfinden der Zugvögel. 14. Internat. Zool. Congress, Kopenhagen, 1953.
- Kramer, G., 1952: Experiments on bird orientation. Ibis, Vol. 94, p. 265-285.
- Kramer, G., 1953a: Wird die Sonnenhöhe bei der Heimfinde-Orientierung verwertet? Journ. f. Ornith., Vol. 94, p. 201-219.
- Kramer, G., 1953b: Danebenfliegen und Überfliegen beim Heimflug von Brieftauben. Die Vogelwarte, Vol. 16, p. 145-148.
- Kramer, G. & Riese, E., 1952: Die Dressur von Brieftauben auf Kompassrichtung im Wahlkäfig. Zeitschr. f. Tierpsych., Vol. 9, p. 245-251.
- Kramer, G. & Von Saint Paul, U., 1951: Heimkehrleistungen von Brieftauben ohne Richtungsdressur. Verhandl. Deutsch. Zool. Gesellsch. Wilhelmshaven 1951, p. 171-178.
- Lowe, R. H., 1952: The influence of light and other factors on the seaward migration of the silver eel (*Anguilla anguilla* L.). Journ. Animal Ecology, Vol. 21, p. 275-309.
- Määr, A., 1947: Über die Aalwanderung im Baltischen Meer auf Grund der Wanderaalmarkierungsversuche im Finnischen und Livischen Meerbusen i.d.J. 1937-1939. Meddel. Statens undersöknings- och försökanst. f. sötvattensfisket Drottningholm, nr. 27, p. 1-56.
- Määr, A., 1949: The migration speed of the Silver Eel (*Anguilla vulgaris* L.) in the Baltic. Soc. Litterarum Estonica in Svecica, p. 421-427.
- Matthews, G. V. T., 1953a: Sun navigation in homing pigeons. Journ. exper. Biol., Vol. 30, p. 243-267.
- Matthews, G. V. T., 1953b: Navigation in the Manx Shearwater. Journ. exp. Biol., Vol. 30, p. 370-396.
- Matthews, G. V. T., 1953c: Direction finding in birds. Discovery, Vol. 14, p. 145-150.
- Menner, E., 1938: Die Bedeutung des Pecten im Auge des Vogels für die Wahrnehmung von Bewegungen. Zool. Jahrbücher, Allg. Zool., Vol. 58, p. 481-538.
- Perdeck, A. C., 1953: Jaarverslag 1952 Vogeltrekstation Texel, p. 3-10.
- Petersen, C. G. Joh., 1916: The influence of light on the migration of the Eel. ep. Dan. Biol. Station, Vol. 14, p. 1-9.
- Rowan, W., 1946: Experiments in bird migration. Transact. Royal Soc. Canada, 3rd Ser., Sect. 5, Vol. 40, p. 123-135.

- Rüppell, W., 1944: Versuche über das Heimfinden ziehender Nebelkrähen nach Verfrachtung. Journ. f. Ornith., Vol. 92, p. 106-132.
- Rüppell, W. & Schüz, E., 1948: Ergebnis der Verfrachtung von Nebelkrähen (*Corvus corone cornix*) während des Wegzuges. Die Vogelwarte, Vol. 1, p. 30-36.
- Schüz, E., 1931: Alte und neue Versuche über das Sich-Zurechtfinden der Vögel. Der Vogelzug, Vol. 2, p. 19-28.
- Schüz, E., 1949: Die Spät-Auflassung ostpreussischer Jung-Störche in Westdeutschland durch die Vogelwarte Rossitten 1933. Die Vogelwarte, Vol. 15, p. 63-78.
- Verwey, J., 1949: Migration in birds and fishes. Bijdragen tot de Dierkunde, Vol. 28, p. 477-504.

