



NEDERLANDS TIJDSCHRIFT VOOR VELDBIOLOGIE
OPGERICHT DOOR E. HEIMANS, J. JASPERS Jr EN JAC. P. THIJSSSE

DE FEILBAARHEID VAN HET INSTINCT

N. TINBERGEN.

Vogels, die aan lage, zandige zeekusten broeden, moeten er op ingesteld zijn, hun nestplaats zó te kiezen dat hoogwater, en ook springvloed, hun nesten niet kunnen bereiken. De meeste soorten zijn ook inderdaad tegen de gevaren van overstroming voldoende gewapend; zij vermijden instinctief het water. Zij nestelen óf in de duinen, óf, als zij op het strand broeden, dan toch flink boven de vloedlijn. Van zulke soorten zijn er dan weliswaar altijd wel enkele individuen die het toch niet helemaal hoog genoeg op zoeken en bij een springvloed, die door een krachtige zeewind abnormaal hoog wordt opgedreven, door het tij verrast worden. Dat overkomt vooral sterns wel eens. Maar het ge-

beurt niet zó vaak, dat de soort of zelfs een bepaalde kolonie door zulk een onvolkomenheid in het gedrag ernstig bedreigd wordt; wordt er een enkele keer een legsel of een groep door hoogwater vernield, dan beginnen de vogels opnieuw; gaat door een ongelukkige samenloop van omstandigheden de nakomelingschap van een hele kolonie van bv. Grote sterns een keer verloren, dan is er toch alle kans dat diezelfde kolonie een volgend jaar meer geluk heeft; de rampen blijven uitzonderingen.

Van het jaar maakten we echter mee, hoe een hele kolonie van Kokmeeuwen driemaal in een seizoen door normale springvloed overstromd werd, en elke keer alle eieren verloor. We hebben het gedrag



Fig. 1. *Het huisje van de National Trust, ons veldstation op Scolt Head Island. Het springtij overspoelt de schorren; slechts de duinrichels en de Suaeda fruticosa planten steken boven het water uit.*

van die Kokmeeuwen nauwkeurig bekeken, en daarbij kwam aan het licht, hoe machteloos de dieren tegenover een factor stonden, waaraan zij, als in hoofdzaak zoetwaterdieren, niet aangepast waren.

Het gebeurde op een klein eiland voor de kust van Norfolk, Scolt Head Island (Fig. 1). Dit ligt een kilometer of vijftien ten oosten van de Wash. Op ongeveer twee kilometer buiten de lijn, waar het heuvel-land van Norfolk in de Noordzee wegduikt, ligt een zand- en grindbank evenwijdig aan de kustlijn. Op die bank zijn over een lengte van ongeveer vijf kilometer lage en smalle duinen afgezet. Hier en daar takken zich banken scheef van die duinen-rij af, in de richting van het „vasteland“, echter zonder dit te bereiken. Ook op die dwarsrichels zijn hier en daar duintjes ont-

staan. De ruimte tussen de duinenrijen en het „vasteland“ is opgevuld met schorren, die doorsneden zijn door talloze krekken. Het duin- en schorrengebied is een eiland, doordat een brede kreek (Norton Creek), die over de volle lengte achter het eiland omloopt, aan weerszijden met de Noordzee in verbinding staat. Die kreek is bij hoogwater indrukwekkend genoeg, maar bij laagwater kun je hem hier en daar pootje-badend oversteken.

Het eiland is een natuurreservaat, en staat onder beheer van de „National Trust“. Het heeft een prachtige duinvegetatie, met massa's Zeedistels, Zeewolfsmelk en Strandwinde, en ook de schorren zijn erg mooi; we vinden er ongeveer dezelfde planten die we ook bij ons van de schorren kennen: Lamsoor, Obione, Zeeaster, Zee-

alsem enz. Een eigen karakter krijgt het eiland door de vegetaties van een struikachtige *Suaeda*-soort, *Suaeda fruticosa*, die zich vooral op de grindbanken gevestigd heeft. Het is een soort, die hoofdzakelijk in het Middellandse-zeegebied thuis hoort, maar op enkele plaatsen langs de Engelse zuidoostkust groeit.

Als vogeleiland heeft Scolt ook een grote reputatie, al kan het de vergelijking met De Beer, Griend of Texel niet doorstaan. Er broeden op Scolt een vijfhonderd paren Visdieven, een kleine honderd paar Dwergsterns, evenveel Scholeksters, soms wat Grote sterns, honderden paren Bergeenden, misschien een vijftig paren Bontbekken, en een vierhonderd paren Kokmeeuwen. Geen Strandplevieren; die zijn in Engeland alleen op Dungeness te vinden.

Een bijzondere attractie zijn de enkele Dougall's sterns die er tussen de Visdieven broeden.

De Kokmeeuwen, waarop we onze aandacht gedurende het hele broedseizoen concentreerden, nestelden op de schorren. Hun nesten lagen op plaatsen die bij normale vloed minstens een halve meter boven hoogwater uitstaken. De meeuwen hadden plekken uitgekozen die door krekens omringd waren, zodat hun kolonie met hoogwater op een eiland lag. Hun „habitat-selection” schijnt op het opzoeken van zoveel mogelijk eiland-achtige plaatsen ingericht te zijn; elke keer wanneer springvloed hen verdreef en hen noopte een nieuwe plek op te zoeken, kozen ze een stuk van de schorren dat bij hoogwater door volle krekens omringd was. Op zo'n plek kozen de meesten dan de hoogste bulten uit; we vonden de meeste nesten in de Obione-gordels langs de krekens, die iets boven de rest van de schorren uitstaken. Die kleine plaatselijke verhevenheden kon-

den ze blijkbaar als zodanig herkennen, maar dat er hele schorrengebieden waren, die ongeveer een halve meter lager waren dan andere delen van de schorren — wat bij opkomende springvloed natuurlijk makkelijk te zien was wanneer je er op lette, welke gebieden het eerst blank kwamen te staan — dat was iets dat niet tot hen doordrong. Hun „eiland-achtige” gebieden waren nu juist altijd de laagste gebieden, en dat leidde keer op keer tot een ramp.

Heel wat uren hebben we besteed aan het waarnemen van het kolonieleven vanuit canvas schuiltentjes, die we midden in de kolonie opzetten. Wanneer die tentjes er enige dagen gestaan hadden, wijdden de meeuwen er niet meer aandacht aan dan aan de manden, kisten en andere rommel, tot zelfs een dode Zeehond toe, die door het tij aan de rand van hun woongebied gedeponneerd waren.

Vanuit een der tentjes nam ik tijdens een der hoogste vloed, op 21 Mei, waar, hoe de meeuwen nesten overspoeld werden, en hoe de meeuwen daarop reageerden. De notities die ik tijdens die fascinerende avond maakte, komen ongeveer op het volgende neer.

Om half drie 's middags heeft mijn kameraad me naar de schuilhut gebracht, en terwijl ik hem al ploeterende door de modderkrekens in de verte zie verdwijnen, dalen overal om me heen de Kokmeeuwen weer op hun nesten neer. Daarbij maakt de korte, kekkende alarmroep, waarmee de meeuwen ons begroet hadden, plaats voor het schelle gierende geschreeuw dat aanduidt dat de vijandschap tegenover de burens het van de ongerustheid over de indringers begint te winnen: elke schreeuw beduidt een dreigement tegen een buur die te dicht bij des schreeuwers nest komt.

Al gauw is de rust weergekeerd. Voor een vluchtige bezoeker is het haast niet te be-



Fig. 2. *De schorre begint te overstroom. De meeuwen trekken zich van het opkomende tij nog niets aan.*

grijpen dat het rustig kan zijn in een kokmeeuwenkolonie, maar de waarnemer in zijn schuilhutje ziet het normale leven van de kolonie, en er gaan voor hem wel eens uren voorbij waarin hij voor wat meer activiteit dankbaar zou zijn.

Op elk nest zit een vogel; bij enkele staat bovendien de maat. Nu hier, dan daar wordt een broedende vogel afgelost. Dat gaat met duifachtig gekoer gepaard, een uitdrukking van broeddrang. Soms verlaat de broedende vogel onmiddellijk het nest wanneer de maat aankomt, in andere gevallen moet de maat herhaaldelijk aandrin-

gen om zijn plaats te mogen innemen. Wanneer dat niet dadelijk lukt, vindt zijn onbevredigde broeddrang een uitweg over nestbouwhandelingen; bek na bek vol nestmateriaal komt hij aanbrengen, en dat herhaalde bezoek brengt tenslotte de broedende vogel er toe om op te staan. Onmiddellijk neemt dan de ander zijn plaats in. Om kwart voor zes begin ik in de verte water te zien waar eerst slik was; het tij komt op. De wadvogels komen in beweging; ik hoor en zie Regenwulpen, Scholteksters en grote meeuwen overkomen, meest Kleine mantelmeeuwen. De Kok-

meeuwen trekken zich van de Wulpen en Scholeksters niets aan, maar de grote meeuwen — waartoe zij blijkbaar ook de Stormmeeuwen rekenen — worden met schel geschreeuw ontvangen, een rhythmisch herhaald „krèkrèkrèkrè!” De niet-broedende Kokmeeuwen vliegen op en chargeren, de broedende dieren roepen opgewonden terwijl ze op het nest zitten. De aangevallen meeuwen moeten al hun vliegkunst te baat nemen om de heftige aanvallen te ontwijken; in de zonderlingste houdingen tuimelen ze door de lucht, hun wijdegeopende snavels onder de moeilijkste halsverdraaiingen naar de aanvallers kerend. Die aanval is stellig effectief; veel aandacht voor eventuele buit op de grond kunnen zulke gehinderde meeuwen onmogelijk opbrengen, en ze maken dan ook gauw dat ze weggkomen.

Om zes uur zie ik het water in een kleine kreek naast mijn tentje binnenstromen. Het is nog zeker 70 cm beneden de oppervlakte van de schorren, maar het komt snel op. Voor mij, die weet wat er gebeuren gaat, is er in het stille binnenstromen van het modderige water iets verraderlijks, iets gluiperigs. De meeuwen slaan er geen acht op (Fig. 2); de vogel vlak voor mijn tentje zit met de kop in de veren te slapen!

Om 6.37 komt het water mijn hut binnen. Dat betekent, dat de „vloer” van de schorre overstroomt. De meeuwen zitten nu nog zowat 20 cm boven het water, want hun nesten, opzichzelf weliswaar niet hoog, liggen bovenop de Obione.

Tien minuten later begint het water hier en daar boven de Obione uit te komen, en in korte tijd gaan de schorren er nu uitzien als een meer, met hier en daar wat planten en nesten boven de oppervlakte. De meeuwen zitten nog in volmaakte rust op hun nesten! Maar nu staat de een na de ander op, en dan zie ik dat het water de eieren

bereikt heeft. Verscheidene vogels blijven desondanks nog op de natte rommel broeden en worden dan tenslotte door het stijgende water van hun nest afgetild, een bespottelijke vertoning! En nu eindelijk krijg ik te zien wat ik verwacht had te zullen zien: de meeuwen gaan hun nesten opheffen (Fig. 3). Ze vliegen weg, maar niet ver. Wiekelend en fladderend zigzaggen ze laag over de wateroppervlakte, en pikken nu hier dan daar stukken nestmateriaal op, meest dorre bloeistengels van Zulte van het vorig jaar; zowat het enige drijvende materiaal. Bekkenvol brengen ze naar hun nesten. Daar leggen ze het neer, gaan zo mogelijk ook nog op het nest zitten en schikken het materiaal dan zijdelings om zich heen (Fig. 4). Sommige vogels, wier legsels nu al diep onder het water liggen, steken hun kop onder water in een poging, de strootjes in het nest te leggen. Bij het zoeken naar nestmateriaal komen de vogels natuurlijk telkens in elkaars territoria, en dat geeft tot schel getier aanleiding. Meestal zijn de overtredingen onbedoeld, maar niet altijd: sommige vogels stelen bekkenvol materiaal van nesten, waarvan de eigenaars zelf op zoek zijn. Het is een ware heksenketel.

Maar de bouwlust taant al spoedig; de bouwdrang der meeuwen raakt uitgeput, en het is nu een uiterst merkwaardig gezicht, de vogels na het aanbrengen van enkele strootjes boven het nest te zien zwemmen, machteloos tegen het snel stijgende water. Hebben ze vijf minuten geluierd, of hoogstens wat in hun veren gepeetst, dan gaan ze weer wat strootjes halen, één, twee bekken vol — bij lange na niet genoeg om enig succes te boeken — en dan volgt er weer een minutenlange pauze. Wat een demonstratie van domheid! De bouwdrang is er blijkbaar niet op berekend, om de energie voor intensief en volhardend



Fig. 3. *Als het water de eieren bereikt, beginnen de meeuwen te bouwen.*

bouwen te leveren ; zelfs deze toch zo sterke prikkel, een overstroomd nest, is niet in staat om in de vogels meer dan wat intermitterend bouwen op te wekken.

Het wordt nu moeilijker en moeilijker voor de vogels om nestmateriaal te krijgen. Al het drijvende spul is verbruikt, en de vogels moeten gaan stootduiken. Overal om me heen hoor ik plonzen. Ook het stelen neemt hand over hand toe.

Ondertussen stijgt het water nog steeds. Mijn schuilhut is een aardig aquarium. Het kistje waar ik op zit steekt nog maar drie centimeter boven water uit ; ik heb mijn baggerlaarzen moeten uittrekken en samen

met andere dingen op het tweede kistje moeten leggen. Daar is echter geen plaats genoeg, en rugzak en cameratassen moeten aan de dakspanten opgehangen worden. Mijn filmcamera, die op een langbenig statief staat, is nog hoog en droog, maar mijn gewone camera — die ook druk aan het werk is — staat tenslotte maar 3 cm boven de waterspiegel, en ik besluit juist om hem hogerop te halen wanneer ik zie, om 7.40, dat de stijging tot stilstand gekomen is (Fig. 5). Sommige nesten hebben nu een voet water boven zich. De verse eieren komen niet bovendrijven, maar de bebroede wel. De meeuw voor mijn tentje



Fig. 4. *Het aangebrachte materiaal wordt in het nest verwerkt.*

zwemt besluiteloos boven zijn nest rond, tussen enkele strootjes die boven zijn komen drijven en twee van zijn eieren. Hij schijnt elke neiging tot bouwen verloren te hebben en is nu ijverig aan het voedselzoeken!

Nu begint de ebstroom door te komen. Het water is van het westen opgekomen, maar ontmoette juist bij mijn hut water dat van het oosten kwam. De ebstroom gaat echter naar het ONO, en nu wordt de kolonie als het ware uitgespoeld. Alles wat drijft, spoelt weg. Juist zie ik de twee drijvende eieren van mijn meeuw vertrekken. Hij kijkt er niet naar om, maar blijft boven

zijn nest zwemmen, af en toe aandachtig in de diepte kijkend, waar, naar ik later zie, nog een ei is blijven liggen. Een krabbetje komt dwars door het aquarium in mijn hut lopen; over mijn tenen heen klautert het, en vertrekt met de stroom oostwaarts. Waar zal het terecht komen? De sterkte van de stroom neemt toe, en mijn tentje krijgt het zwaar te verantwoorden. Nu begint het water ook merkbaar te zakken. Het ene nest voor, het andere na komt weer boven de oppervlakte uit, en binnen het uur heeft de schorre weer een normaal aanzien. De meeuwen blijven nog een tijdlang bouwen, maar langer dan een drie

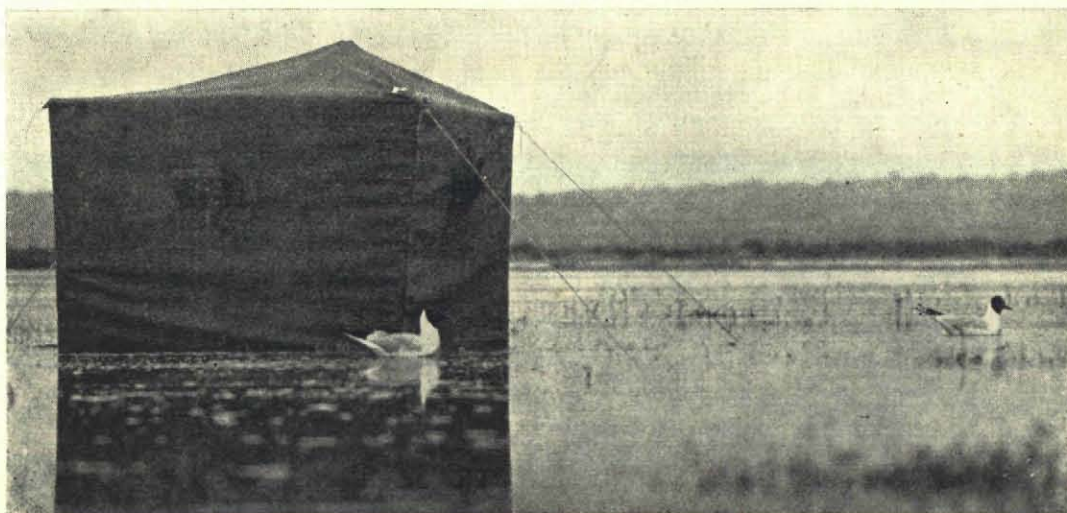


Fig. 5. *Het water is op zijn hoogst; elke meeuw zwemt rond boven zijn eigen nest.*

kwartier duurt het niet. Dan zitten zij allemaal weer rustig te broeden; ze zijn blijkbaar het hele avontuur vergeten.

Ik blijf nog een uurtje in de schuilhut, want het zal toch nog even duren voordat het water in de kreken, die ik moet oversteken, voldoende gezakt is. Zo heb ik volop gelegenheid, om over het zonderlinge gedrag van de meeuwen na te denken.

Frappant is in de eerste plaats, dat ze hier op de lage schorren zijn gaan nestelen. Ze arriveren al zó vroeg in het voorjaar op de broedplaats, dat ze al minstens twee springvloeden meegemaakt moeten hebben, en de werking daarvan op het uitgekozen territorium gezien moeten hebben, voordat ze aan eierenleggen toe zijn. Blijkbaar zijn ze niet in staat, zoals de sterns, Bontbekken en Scholeksters, een hoge broedplaats uit te kiezen. Integendeel, ze zoeken de plaatsen op waar veel water is, en op buitendijks terrein is dat natuurlijk laag land. Wanneer de springvloed komt, blijken de meeuwen een verdediging daartegen te hebben: ze beginnen te bouwen. Maar de verdediging is hoogst onvolkomen: ze

bouwen niet voordat het water de eieren raakt. Er is dus geen sprake van enig vooruitzien; ze hebben slechts een onmiddellijke reactie op de prikkel die door de situatie „water-in-het-nest” geleverd wordt. Die prikkel werkt wel na, want ze bouwen nog een drie kwartier nadat het nest alweer boven water is. Maar dan houden ze op, en hun gemoedsrust tot de volgende overstroming twaalf uur later (de nesten werden zeven keer ondergedompeld na deze volle maan) demonstreert dat ze van het hele geval ook niet veel leren, niet door ervaring een vooruitziende blik ontwikkelen.

Maar ook als ze eindelijk beginnen te bouwen, blijkt hun gedrag helemaal onvoldoende te zijn, om aan de toestand het hoofd te bieden. Hun bouwdrang is zoals gezegd zwak en raakt gauw uitgeput. Hij kan met het snel wassende water geen tred houden. Men vraagt zich af: wat heeft het voor nut dat een soort wél voorzien is van een reactie op hoogwater, maar dan van zulk een onvoldoende reactie? Ik geloof dat de verklaring als volgt is: de Kok-

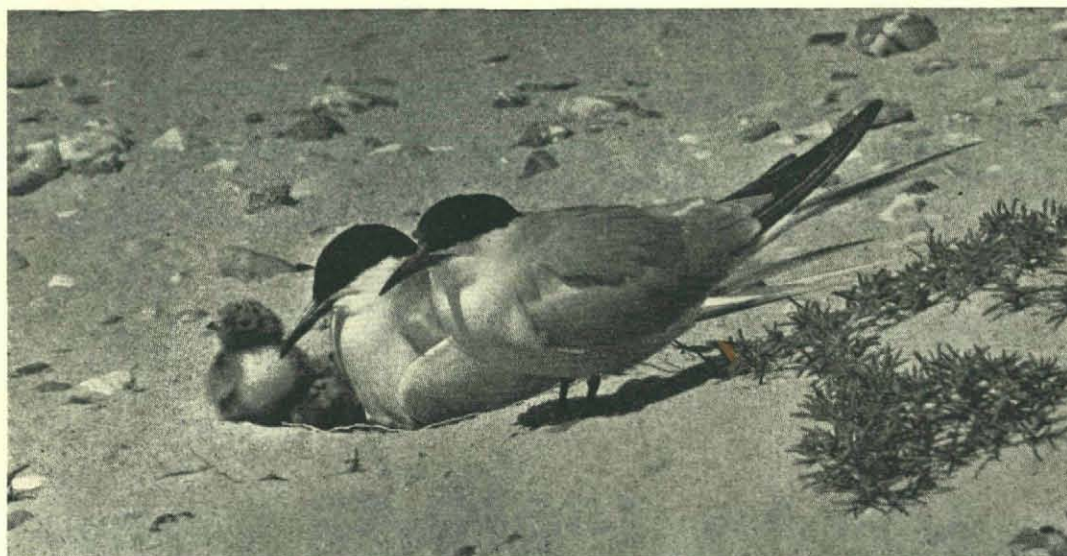


Fig 6. Op weg naar succes: de meeste Visdieven nestelen hoog boven springvloed-peil en behoeden zich daardoor tegen de ramp die de Kokmeeuwen getroffen heeft.

meeuw is hoofdzakelijk een zoetwatersoort. In zoetwater komt geen springvloed voor, maar wèl kunnen langdurige regens het peil van zoetwaterplassen aanzienlijk doen stijgen. Die stijging voltrekt zich dan echter langzaam, in dagen, niet in kwartieren. En bij dat tempo past het trage bouwen van de Kokmeeuwen heel goed. Hun bouwdrang kan, met het beperkte rantsoen dat hem door het zenuwstelsel is toebedeeld, de soort tegen langzaam stijgend water beschermen, maar niet tegen snelle stijgingen.

We maakten in het broedseizoen van 1951 vier springvloeden mee, nl. omstreeks 22 Mei, 4 Juni, 21 Juni en 8 Juli. Die van 4 Juni was tamelijk laag en bereikte maar een deel der nesten, maar de andere drie vernielden alle legsels. Na elke catastrofe verhuisden de meeuwen, om op een nieuwe plaats een nieuw broedsel te beginnen. Afgezien van 4 of 5 paren die op de hoge grindbanken gingen nestelen, had echter geen der meeuwen het benul, het hogerop

te zoeken; elke keer kozen ze de lage schorren uit. Ze konden blijkbaar niet door ervaring wijzer worden en moesten blindelings hun aangeboren „habitat selection” volgen die hen naar de door krekten omringde lage gebieden trok. Door hun gedrag werden we er zelfs langzamerhand opmerkzaam op, welke gebieden van het eiland het laagst en het meest eiland-achtig waren!

Zo was deze historie één indrukwekkende demonstratie van de „domheid van het instinct”, een domheid die niet blijkt zolang de soort onder de omstandigheden leeft waaraan zij door lange evolutie aangepast is, maar die zich openbaart zodra de omstandigheden van de normale afwijken. Die „domme” starheid valt nog zoveel te meer op wanneer we de Kokmeeuw vergelijken met echte kustvogels. Zoals gezegd, hebben de Visdieven (Fig. 6), Grote sterns, Dwergsterns, Bontbekken en Scholteksters de neiging, hogerop te broeden, en de springvloed schaadt hen betrekkelijk

zelden. Interessant zijn in dit verband de Tureluurs van Scolt Head. Verscheidene van hen nestelen op de schorren en worden weggespoeld. Maar de meeste zoeken de lage duintjes op, en nestelen in helm-pollen. Dat schijnt niet alleen op Scolt Head te gebeuren, maar ook in andere kustdistricten. Misschien hebben die kustpopulaties lang genoeg aan de selecterende werking van springvloeden blootgestaan om een zekere mate van aangepast-zijn te hebben ontwikkeld.

De Kokmeeuwen van Scolt Head — die er

pas sinds 1924 broeden — hebben het zo-ver nog niet gebracht. De enkele meeuwen die op de grindbanken gaan broeden, tonen dat de soort de mogelijkheid voor een dergelijke aanpassing in zich heeft, maar of een locale populatie ooit op die weg verder zal kunnen gaan hangt er vooral van af in hoeverre ze van niet-aangepaste (zoetwater-)populaties geïsoleerd is. Vestigen zich telkens dieren uit zulke zoetwaterkolonies op Scolt, dan zullen zij — zo vertellen ons de genetici — een plaatselijke evolutie verhinderen.

SAGINA

A. J. M. GARJEANNE.

Tussen straatstenen en op vochtige, plat getrapte paadjes in tuinen kunnen verschillende planten het kortere of langere tijd uithouden, maar er zijn er eigenlijk maar twee, die daar blijkbaar volkomen op hun plaats zijn, nl. Straatgras (*Poa annua*) en Liggende vetmuur (*Sagina procumbens*). De laatste soort is tussen de straatstenen armoedig en dikwijls verkleurd (op het zonnige voorplein van een der Delftse laboratoria waren ze okergeel tot vaal oranje) doch op plaatsen, waar de plant meer ruimte heeft, groeien ze uit tot heel wat krachtiger, licht- of donkergroene exemplaren.

Bloeien en rijpe vruchten en zaden voortbrengen doen overigens de armoedzaaiers even goed als de flinke planten van meer open en vochtiger standplaats.

Wél open, maar helemaal niet vochtig is het zanddek, waardoor het eertijds met Moeraskartelblad en Waterklaver pronkende Bosse Broek verstikt is. De wind heeft hier en daar een deel van het zand weggeblazen, waardoor de oorspronkelijke ondergrond weer aan of bij de oppervlakte

kwam. En daar, in het op 1 Juli gloeiende, barre zand, groeiden grote rozetten van *Sagina*, met een middellijn van 12-15 cm en overdekt met vruchten en enkele bloempjes.

Drie van deze rozetten uit de Bosse Broekwoestijn heb ik meegenomen en ze vormen met de dwergjes tussen de straatstenen van Bosse buurtjes en singels, de iets grotere, donkergroene plantjes uit onze stadstuin en een paar exemplaren met slappe, hangende stengels van een oude, vochtige muur, het materiaal voor mijn waarnemingen, waarvan ik U hier vertellen wil.

De verschillen in uiterlijk en kenmerken zijn maar voor een deel erfelijk; voor een groter deel zijn het modificaties.

De afzonderlijke en ook de gecombineerde verschillen in groeirichting van de stengels, lengte en beharing der bladeren, structuur der bloem, lengte van de bloemstelen heeft aanleiding gegeven tot het benoemen van allerlei vormen (zie Ascherson en Graebner, Synopsis, Bnd V, blz. 806-813). Zo zou men de rozetplanten van het Bosse Broek moeten noemen: *Sagina procumbens*