

AUGUSTUS 1952

JAARGANG 55, AFL. 8



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

OVER NESTBOUW EN BROEDEN

N. TINBERGEN.

Het is boeiend om te zien, met hoe eenvoudige middelen een vogel als een meeuw, of een steltloper, een zo mooi nest construeert. Een gladde, ronde kuil, met halmen en ander materiaal gladjes er in en omheen gerangschikt — het ziet er zo geraffineerd en volmaakt uit! Toch komt het op een heel simpele wijze tot stand. De vogel drukt de borst tegen de grond, leunend op de vleugels, en trappelt met de poten achteruit, waarmee hij het begin van een kuil maakt. Van tijd tot tijd staat hij op, draait een eindje, en hurkt dan weer, om in deze nieuwe positie weer een tijdje te trappelen. Af en toe blijft hij in de zo ontstane kuil zitten, en dikwijls pikt hij dan grasjes of strootjes op en laat die dan

na intrekken van de hals voor zich vallen. Dikwijls ook beweegt hij de kop naar opzij, links of rechts langs de borst, en legt het strootje naast zich, soms bijna achter zich, neer. Krijgt de bouwdrang hem goed te pakken, dan reikt hij heel ver, met uitgestrekte hals, naar strootjes die wat verder weg liggen. Bij nog sterker bouwdrang staat hij op en haalt nestmateriaal van tien, twintig, of soms wel honderd meter van het nest.

Het is aardig, en hoogst instructief, om een meeuwenpaar zo bij de nestbouw te observeren. Soms zie je de bouwdrang langzaam opwellen. Ik zag dat dit voorjaar heel mooi bij Kokmeeuwen. Op een paar meter voor mijn schuiltentje op een riet-



Fig. 1. Ze strekte de hals, alsof ze een strootje ging oprapen (intensiteit 1).



Fig. 2. Ze legde het strootje vlak voor zich neer (intensiteit 2).

eiland ergens in East Anglia stond een paartje Kokmeeuwen zich te poetsen. Op eens liep het vrouwtje een paar meter naar rechts, en ging zitten kuiltje draaien. Het mannetje kwam er bij staan, en nu begon het wijfje gespannen naar de grond te kijken. Dat was het eerste teken van opwellende bouwdrang. Een keer rekte ze de hals alsof ze iets ging oprapen (fig. 1), maar ze trok hem weer in. Even later strekte ze de hals weer, en nam inderdaad een strootje tussen de snavelpunten. Ze liet het echter meteen weer vallen. Weer even later nam ze een nieuw rietje op, en legde het vlak voor zich neer (fig. 2). En toen begon ze geregeld strootjes op te rapen en links en rechts naast zich neer te leggen (fig. 3). Na enkele minuten stond ze op, haalde nestmateriaal van een paar meter verderop (fig. 4), en bracht dat naar het nest. Haar maat was intussen in de nestkuil gaan zitten, en was begonnen, zelf al zittend strootjes op te nemen en naast zich neer te leggen. Dat ging zo enige tijd door; het wijfje haalde materiaal van verre, het mannetje bouwde al zittend. Na een minuut of vier kregen ze er genoeg van, en gingen staan poetsen. Zo gaat het dikwijls. Bij opwellende drang

zie je de beweging van een nauwelijks herkenbare, onvolkomen aanduiding via een hele trap van meer en meer omvattende bewegingen tot de volledige handeling ontwikkelen. Nu eens welt die drang in het wijfje op, dan weer in het mannetje, en zo halen ze om de beurt nestmateriaal, terwijl de maat dan of volkomen ongeïnteresseerd er bij staat, of hoogstens in het nest zittend wat strootjes raapt. Bij het halen van nestmateriaal lopen ze niet altijd van en naar het nest; dikwijls vliegen ze.

Een klein aantal van zulke vlagen van bouwdrang en het nest is gereed. Het steeds deponeren van dunne halmen of strootjes, het zitten er op, het trappelen telkens weer in een andere richting maken het nest tot wat het is. En dan duurt het niet lang, of de eieren worden er in gelegd. Nu zou men zeggen: als het nest klaar is en de eieren er in liggen, dan hoeft er verder niet gebouwd te worden. En dat hoeft misschien ook niet — behalve als langdurige regens het waterniveau in het moeras sterk zouden doen stijgen — maar het gebeurt wél. Tijdens de hele broedtijd, en zelfs als er al jongen zijn, wordt er door beide ouders ijverig gebouwd. Om verschillende redenen hebben we dat bouwen



Fig. 3. Met een zijwaartse kopbeweging legde ze het strootje naast zich neer (intensiteit 3).

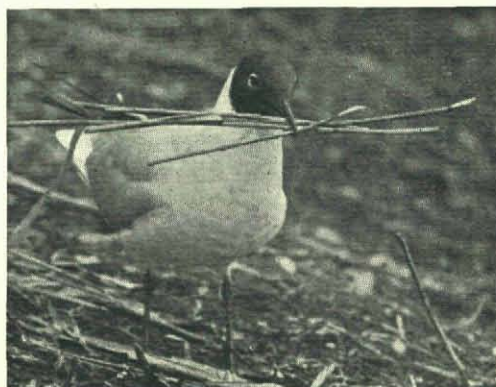


Fig. 4. De hoogste intensiteit: een speciale verzameltrip.

eens nader bestudeerd, en daarbij zijn heel merkwaardige dingen aan het licht gekomen. We gingen eerst eens precies na, onder welke omstandigheden het bouwen optrad. Toen bleek het volgende.

Dikwijls zie je strootjes gooien wanneer de vogels elkaar aflossen bij het broeden. De vogel die terugkomt, meestal van fourageren, strijkt neer dicht bij het nest en begint strootjes op te rapen. Met een bekvol loopt hij koerend naar het nest, en blijft daar gebukt staan wachten. Meestal laat hij daarbij zijn strootjes vallen. De zittende partner staat soms meteen op (want dit naderbijkomen van de partner is een sterke prikkel daartoe), maar dikwijls blijft hij ook zitten. De aflosser haalt dan soms nieuwe strootjes. Als de zittende vogel nog op het nest blijft, kan hij zelf ook, zittende, strootjes gaan oppikken. De aflosser gaat soms nog een tijd door met strootjesrapen; dat gaat dan bij vlagen. Wordt de broeddrang hem te sterk, dan probeert hij soms de ander van het nest te dringen. Dat gebeurt vooral wanneer de zittende vogel even opstaat. Het komt nl. voor dat hij onder invloed van het aandringen van de partner opstaat, als om het nest te verlaten. De eieren worden dan

zichtbaar, en die geven beide een sterke extra prikkel. De juist aangekomen partner probeert zich op de eieren te schuiven en wigt zich daartoe onder de juist opgestane vogel (fig. 5), maar deze, plotseling door het gezicht van de eieren opnieuw gestimuleerd, wil weer gaan zitten. Dat geeft tot een stille, maar met vastberadenheid gevoerde strijd aanleiding, die minutenlang kan duren. Beide vogels duwen om het hardst, flappen met de vleugels als ze door elkaar omgeduwd worden, en proberen telkens weer onder de ander op de eieren te schuiven. Hoe sterk de broeddrang is, kun je behalve hieraan ook aan het sterke opzetten van de buikveren zien.

Laat de ene vogel zich uiteindelijk van het nest dringen, dan loopt hij dikwijls al strootjesgooiend weg. Dikwijls ook vliegt hij weg, verzamelt een bekvol, en brengt die naar het nest. Dat gebeurt soms vele malen achtereenvolgend, maar na een paar minuten verflauwt dat, en dan gaat zo'n vogel fourageren. Totdat hij dan weer op zijn beurt komt aflossen, zie je hem dan niet meer strootjes gooien. Ook de zittende vogel neemt in de regel geen strootjes meer op. Af en toe echter doet hij het ineens wel weer; en wel, naar het dan lijkt,

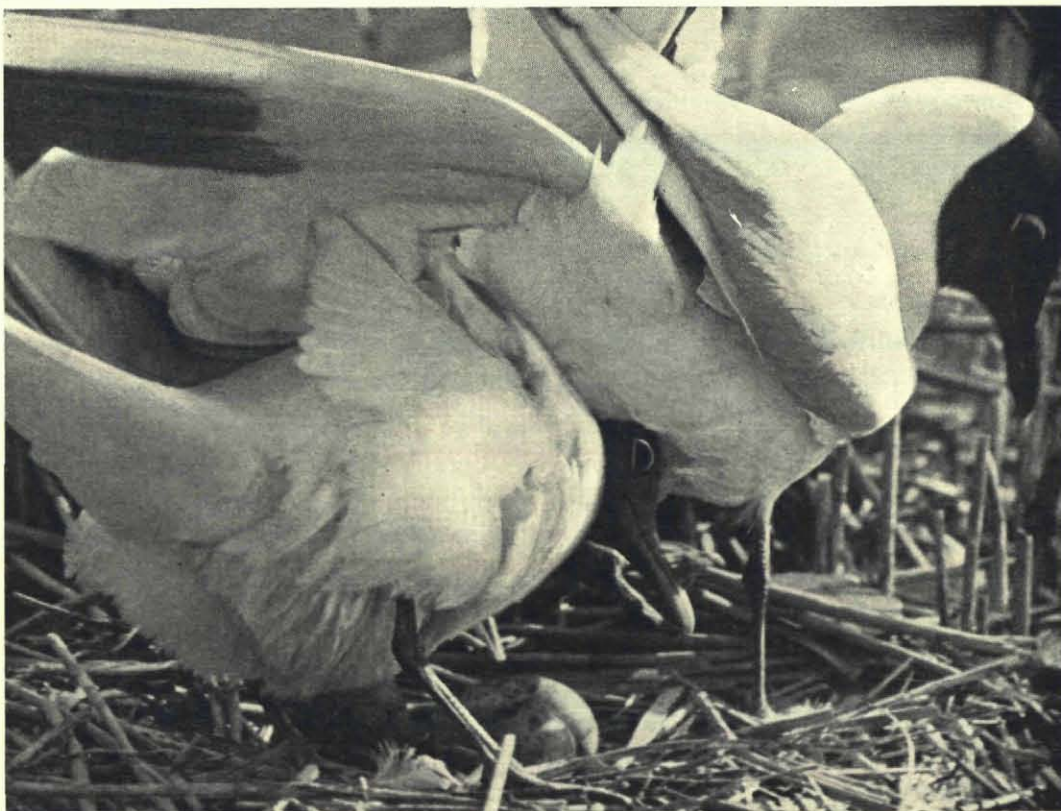


Fig. 5. *De nieuw aangekomen meeuw tracht zich met geweld onder zijn partner te dringen.*

zonder enige aanleiding. Maar als je een aantal broedende vogels goed volgt, merk je dat het strootjesrapen bij vlagen komt, en dat elke vlag onmiddellijk gevolgd wordt door eieren keren. Na het keren houdt het strootjesrapen dan weer op. Je kunt zelfs het eieren keren goed voorspellen. Een rustig zittende vogel kijkt ineens gespannen voor zich omlaag. Dat is de eerste indicatie. Hij kan dan weer rustig gaan zitten dutten, maar binnen de tien seconden kijkt hij weer naar de grond. Langzamerhand zie je de intensiteit stijgen via de bekende stadia: halsrekken; halsrekken en strootje even opnemen; opnemen en zijdelings neerleggen; soms zelfs half opstaan en strootjesgooien. Als het zó ver

is, weet je dat hij elk ogenblik kan gaan eieren keren. Blijkbaar moet de rangschikking der eieren van tijd tot tijd veranderd worden, om hem te blijven bevredigen.

Dit gedrag kun je ook experimenteel opwekken. Geef je een meeuw een afwijkend gevormd ei in het nest, bv. een houten cylinder, of een onregelmatig gebobbeld houten ei, of een groot ei, dan gaat hij daar met alle genoegen op zitten, maar het gevoel van zo'n ei bevalt hem niet, en dat geeft aanleiding tot heftig strootjesgooien, en telkens opstaan en de eieren keren. Als je een of meer eieren wegneemt uit het nest krijg je hetzelfde te zien.

Al deze dingen wijzen er op, dat het strootjesgooien optreedt wanneer a) de broed-

drang sterk is en b) hij niet geheel bevredigd wordt. Een vogel die wil gaan broeden maar de toegang tot het nest versperd vindt door een nog broeddriftige partner : of een vogel die door de maat van het nest afgelokt of -geduwd wordt en zijn restant broeddrang niet botvieren kan ; of een vogel die te weinig of afwijkend gevormde eieren onder zich voelt, — een vogel in zulke omstandigheden reageert blijkbaar zijn broeddrang af door nestbouwen. Met andere woorden, het nestbouwen is een oversprongbeweging, een irrelevante beweging zoals we die bij allerlei dieren en mensen kennen als ze op de een of andere manier gefrustreerd zijn.

Als we dus zo'n vogel zien strootjesgooien, betekent dat nog helemaal niet dat zijn nestbouwdrang sterk geactiveerd is ; in de broedtijd wordt het strootjesgooien „gevoed” door de broeddrang.

Een mooie bevestiging zag ik herhaalde malen bij Kokmeeuwen die kleine dons-kuikens in het nest hadden. De kuikens wekken niet alleen broeddrang maar ook voerdrang op, en die twee vechten als het ware in het dier om de voorrang. Het gebeurt nu dikwijls dat een meeuw met een volle maag naar zijn nest terugkeert. Zijn volle maag en het bedelen van de jongen activeren zijn voerdrang, en hij braakt voer uit en houdt dat zijn jongen voor. Na enige tijd zijn de kuikens verzadigd en houden op met bedelen. De oude vogel heeft zijn voerdrang bevredigd, en eet de restjes zelf weer op. Nu krijgt de broeddrang de overhand. Dat zie je daaraan, dat de buikveren sterk opgezet worden en dat de meeuw zich op het nest zet. Zijn nu de jongen niet in het nest, maar bv. juist op de rand, dan gaat de oude vogel, zodra hij zit, heftig strootjesgooien. Af en toe staat hij half op, alsof hij de eieren wil gaan keren. Soms zet hij ook met een halfslachtig gebaar de

snavel achter een jong, en probeert — weer halfslachtig — het jong onder zich te rollen alsof het een ei is. Maar die reactie is sinds de eieren uitgekomen zijn erg verzwakt, en de meeuw heeft geen middelen om zijn broeddrang te bevredigen. Hij gaat weer zitten en reageert zijn onbevredigde broeddrang weer af door strootjesgooien. Meestal keren de jongen na korte tijd weer in het nest terug, en kruipen onder de oude. Zodra dit gebeurt, houdt de oude vogel met het strootjesgooien op ! In zulke gevallen zie je dus het opkomen van de broeddrang na het voeren aan het opzetten van de broedveren en aan het gaan-zitten, en tegelijk begint het strootjesgooien. Het houdt op zodra de jongen zich laten bebroeden. Er is dus een prachtige correlatie tussen actieve, maar niet uitgeleefde broeddrang en oversprongnestbouwen.

Toen we dit alles wisten, overlegden mijn medewerker M. Moynihan en ik hoe we de zaak nog nauwkeuriger zouden kunnen bestuderen. Nauwkeurigheid brengt in zulke gevallen wel niet altijd werkelijk nieuwe dingen aan het licht, maar kan wel voorlopige conclusies waarschijnlijker maken. Hoe precieser een correlatie opgaat, hoe waarschijnlijker het immers is dat hij op een werkelijke samenhang wijst.

Eén manier waarop we de zaak nader bekeken was de volgende : we namen in een aantal gevallen één, twee of drie eieren uit een nest weg en telden in het daaropvolgende halfuur de verschillende nestbouw-bewegingen die de vogel uitvoerde, en vergeleken de uitkomst met controle-waarnemingen bij vogels die op een volledig broedsel van drie eieren zaten. Dit werd bij een groot aantal nesten gedaan, zodat we betrouwbare statistieken kregen. Het bleek, dat het halsrekken, het strootjesrapen, het zijdelings wegleggen, en zelfs het opstaan en strootjes gaan halen vaker



Fig. 6. *Zelfs als er al jongen zijn, gaat de aflossing nog gepaard met het brengen van nestmateriaal.*

voorkwamen naarmate er minder eieren in het nest gelaten waren. Als er drie of twee eieren in het nest lagen, kwam alleen het halsrekken en het strootjesgooien voor; als er één, en vooral als er geen enkel ei in het nest lag, werden niet alleen deze bewegingen veelvuldiger, maar kwam ook het opstaan en strootjes-gaan-halen veel voor, waarmee tegelijk aangetoond was dat de laatste en meest volledige handeling ook een hogere intensiteit vertegenwoordigde.

Er zijn nog andere manieren waarop men kan nagaan of de sterkte van de broeddrang inderdaad het voorkomen van strootjesgooien bepaalt. Men kan het bv. trachten te correleren met de tijd waarop een vogel al gebroed heeft voordat hij afgelost wordt, of met de tijd die een vogel al voedselzoekend heeft doorgebracht voordat hij komt aflossen, of met de mate van afwijking die abnormale eimodellen van het normale ei tonen, enz. enz. Het is de moeite waard, zulke preciese waarnemingen inderdaad te doen, omdat we over de gevolgen van onbevredigdheid van instinctieve aandriften nog zo weinig weten, terwijl ze toch voor een beter begrip van

de diepere achtergronden van gedrag van groot belang zijn, niet alleen voor de dieretholoog maar ook voor de mensopsychooloog. Bij dier en mens schijnt het voor een goed functioneren van het zenuwstelsel nodig te zijn, dat onbevredigde drangen een „outlet” vinden. Voortdurende sterke frustratie leidt tot neurotische storingen; en dat is de reden waarom psychologen en psychopathologen zich sterk voor studies van oversprongbewegingen bij dieren interesseren.

We hebben hier een speciaal geval bekeken. Ik heb niet de indruk willen wekken, dat strootjesgooien altijd een uiting van gefrustreerde broeddrang is. Dat is het zelfs bij de Kokmeeuw niet; tijdens het nestbouwen wordt het wel degelijk door een bouwdrang veroorzaakt. Bij andere soorten kan het, behalve een uiting van bouwdrang, ook als oversprong optreden, maar dan bij activiteit van andere drangen. Bij vele soorten heeft het bv. met vechtdrang, bij andere met sexuele drang te maken. Ik meen, dat er ook soorten zijn, waar bij het strootjesgooien de samenhang met de bouwdrang verloren heeft. De Scholtekster bv. maakt de beweging voor zover ik weet bij het echte nestbouwen niet. Wel maakt hij hem tijdens het broeden, en wel precies in dezelfde omstandigheden als de Kokmeeuw: bij de aflossing, en ik geloof ook voor het keren. Het lijkt er op, alsof die soort de beweging alleen nog maar als oversprongbeweging gebruikt. Dat hij hem oorspronkelijk als echte nestbouwbeweging gehad moet hebben, daarvoor pleit, dat alle steltlopers en meeuwachtigen, en nog andere, verwante groepen ook, hem hebben. Maar voordat we hierover iets meer kunnen zeggen, moeten zulke verschijnselen eerst nauwkeuriger bij verscheidene soorten bekeken worden. Een aantrekkelijke opgave voor veldwaarnemers. Het zo

heel precies waarnemen, tellen en noteren vergt wel wat van het geduld en het uithoudingsvermogen, maar wanneer de beloning een beter inzicht in de aard van in-

stinctief gedrag is, geeft zulk werk grote bevrediging — en dat is dan juist, wat ons zenuwstelsel nodig heeft!

HET STROOMDAL VAN DE OUDE IJSEL BIJ LAAG KEPPEL

M. F. MÖRZER BRUIJNS.

(Afdeling Natuurbescherming en Landschap van het Staatsbosbeheer).

Inleiding. De verbetering van de Oude IJssel heeft, zoals dat wel vaker gebeurt met de uitvoering van dergelijke werken, de aandacht gevestigd op een tot op heden nog weinig bekend gebied, in dit geval een gedeelte van het stroomdal van de Oude IJssel, dat in meer dan één opzicht van bijzondere betekenis is. Het betreft hier het stroomdal gelegen tussen de hoeve „Heijenoorde”, twee kilometer stroomafwaarts van Doetinchem, en het dorpje Drempt nabij Doesburg.

Het eigenlijke IJseldal heeft hier een breedte van 1500—2000 meter, het bevindt zich tussen de op hogere zandgronden gelegen rijksweg van Doetinchem over Laag-Keppel naar Doesburg en de weg van Dochteren onder Doetinchem over Eldrik naar Angerlo. Het is een typisch rivierlandschap, dat doet denken aan de rivierlandschappen langs onze grote rivieren, maar het heeft door zijn beslotenheid een eigen karakter. Kenmerkend voor dit deel van het stroomdal is het veelvuldig voorkomen van hogere stroomruggen en lage dikwijls moerassige slenken, waarin zich nog tal van resten van oude rivierlopen bevinden, aanwijzingen van een bewogen verleden. De aanwezigheid van tal van houtwallen, heggen en boomgroepen geven, vooral op het grondgebied van het landgoed Keppel, aan het rivierlandschap een bijzondere schoonheid.

Geologie. Het IJseldal is door het water van IJssel en Rijn uitgeslepen in de zandafzettingen van het laagterras (pleistoceen). Na de laatste ijstijd is het geleidelijk weer opgevuld met betrekkelijk jong holocene grove en fijne rivierzanden waarop in later tijd over aanzienlijke oppervlakten soms dikke lagen rivierklei zijn afgezet. De bovengenoemde weg van Dochteren naar Angerlo verloopt geheel over een rug van oud holocene rivierzand; deze rug vormt thans de zuidgrens van het eigenlijke rivierdal, dat bij hoge waterstanden voor een groot deel nog onder water komt.

Deze overstromingen zijn de oorzaak, dat de Oude IJssel in zijn winterbed zijn loop zo dikwijls heeft gewijzigd. De grote verschillen in laag en hoog zijn daar aan te danken. Dit brengt ook weer grote verschillen in bodemgesteldheid met zich mede, zodat de afzettingen, die bodemkundig hoofdzakelijk kunnen worden gerekend tot de lage grijze en de hoge bruine rivierleemgronden, grillig zijn gevormd.

De afwisseling in bodemgesteldheid en relief brengen afwisseling in levensmogelijkheden met zich en dit geeft levenskansen aan een grote soortenrijkdom van planten en dieren.

Plantengroei. De plantengroei is in overeenstemming met de terreingesteldheid en door de voorgeschiedenis van het gebied