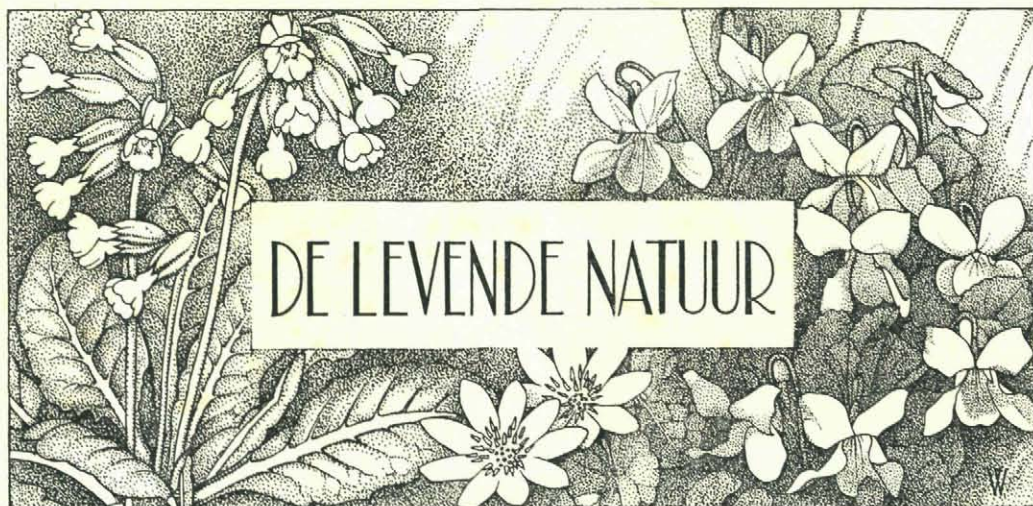




NEDERLANDS TIJDSCHRIFT VOOR VELDBIOLOGIE
OPGERICHT DOOR E. HEIMANS, J. JASPERS JR EN JAC. P. THIJSSE

Eidoppen zijn gevaarlijk 2

N. TINBERGEN.

In mijn vorige artikel heb ik besproken hoe we met een paar eenvoudige (zij het tijdrovende) proeven hebben kunnen aantonen, dat het wegdragen van de eidop na het uitkomen van een kuiken (zoals Kokmeeuwen en allerlei andere vogels dat doen) inderdaad een belangrijke functie vervult: eieren met een eidop vlak naast zich vielen in groter aantal aan Kraaien en Zilvermeeuwen ten offer dan eieren zonder eidop bij zich. Wij zagen dus in het veld datgene gebeuren dat, naar we moeten aannemen, gebeuren zou wanneer de Kokmeeuwen hun eidoppen niet zouden wegdragen.

We hebben nu ook een aantal proeven gedaan over de vraag, hoe de Kokmeeuwen hun doppen „herkennen”; anders

gezegd: wat hen er toe brengt, nu juist eidoppen weg te dragen en niet bv. hun eieren, of jongen, of het nestmateriaal.

Nu wisten we door de waarnemingen van Colin Beer al, dat Kokmeeuwen niet alleen eidoppen, maar ook allerlei andere voorwerpen uit hun nest wegdragen. Dat hoeft nog niet te betekenen dat ze hierbij niet „op eidoppen uit” waren; we kennen massa's voorbeelden van dieren die op een grote variatie van voorwerpen reageren — als het ware massa's „vergissingen” begaan — maar desondanks toch het beste reageren op het natuurlijke object waarop de reactie „gemunt” is. De vergissingen komen daardoor tot stand, dat het dier maar op enkele kenmerken van het voorwerp (op zgn. „sleutelprik-

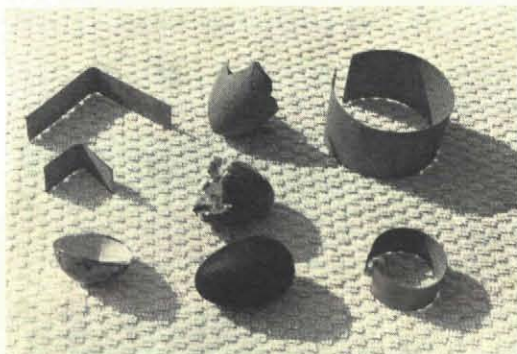


Fig. 1. Sommige van onze eidop-modellen. Links: groot en klein hoekje en een halve pingpongbal. Midden: khaki kippe-dop, echte meeuwedop en zwart houten ei. Rechts: grote ring en kleine ring.

Foto N. Tinbergen.

kels") reageert, en elk voorwerp dat een paar van die kenmerken heeft is dan voldoende om de reactie op te wekken. Zo weten we bv. dat een stekelbaarsmanne-tje niet alleen andere roodkaakjes aanvalt, maar allerlei andere rode dingen ook, die verder helemaal niet op een vis behoeven te lijken. Dat reageren op sleutelprikkels leidt in natuurlijke omstandigheden niet dikwijls tot vergissingen, omdat de sleutelprikkels gewoonlijk karakteristiek genoeg zijn; de kansen zijn zo te zeggen duizend tegen één dat een rood ding dat een territorium van een roodkaakje komt binnenzeilen inderdaad een ander roodkaakje, en niet bv. een kers of een postauto is. In de natuur komen dus zulke vergissingen betrekkelijk weinig voor. Als ze voorkomen, geven ze ons een aanwijzing; maar de gevolgtrekking dat het inderdaad om reageren op enkele sleutelprikkels gaat, wordt pas goed gefundeerd wanneer we systematische proeven nemen, waarin we een dier een grote verscheidenheid van voorwerpen voorleggen en dan waarnemen en aantekenen op

welke daarvan het het beste reageert. Het feit dat de Kokmeeuwen zoveel verschillende dingen uit hun nest wegdragen, zou dus wel niet anders kunnen betekenen dan dat zij de eidop aan maar weinige sleutelprikkels herkennen. Dat moesten we dus met eidop-substituten van allerlei soort zien uit te maken. En dat werd nu juist zo mooi mogelijk gemaakt omdat we al wisten dat allerlei substituten de reactie opwekken.

Omdat we gevonden hadden dat de eieren van Kokmeeuwen door hun camouflage beschermd zijn, lag het voor de hand, eerst te proberen, of hun kleur soms de meeuwen tot wegdragen prikkelde. Onwaarschijnlijk leek dat niet, want een eidop verschilt van een ei doordat langs de afgebrokkelde rand al gauw de opgedroogde witte membraan te zien komt; ook is de binnenkant erg licht gekleurd, bijna wit. Om de invloed van kleur te onderzoeken gingen we als volgt te werk. We maakten een paar duizend rechthoekige metalen plaatjes van 2×5 cm, en bogen die in het midden rechthoekig om (fig. 1 links). Zulke plaatjes werden in verschillende kleuren beschilderd. Toen dat klaar was zochten we een groot aantal nesten uit, merkten die met genummerde bordjes, en legden bij ieder nest een modelletje op de nestrand (fig. 2). Het aantal nesten dat in één proef één kleur kreeg was constant — kleur A werd bv. aan twaalf nesten gegeven; kleur B aan twaalf nesten, kleur C aan twaalf nesten, enz. Na een vaste tijd, bv. twee uur, liepen we alle nesten weer langs, en noteerden welke modellen verdwenen waren, en welke niet. Daarbij namen we alle resterende modelletjes in, en legden of onmiddellijk, of na een paar uur pauze, opnieuw bij elk gemerkt nest een model uit, maar ieder nest kreeg nu een ander model

dan in de eerste proef. Daarmee gingen we door, totdat ieder nest ieder model één keer gehad had. Dat gebeurde volgens bepaalde „spelregels”, om te zorgen dat de volgorde waarin de verschillende nesten de modellen kregen op een bepaalde manier gevarieerd werd — dat is nodig omdat de kans bestaat dat een proef beïnvloed wordt door de voorgaande proef. Die beïnvloeding konden we niet uitschakelen, maar door wisselen van de volgorde volgens bepaalde regels zorgden we er voor, dat hij even dikwijls in de ene richting als in de andere richting werkte. Hoe dan ook, aan het eind van een experiment konden we zien, welk van de modellen gemiddeld het meest weggedragen werd, en dus, welk model de reactie het sterkste opwekte.

Er was één, niet te omzeilen, obstakel bij deze manier van werken. Zowel mannetjes als wijfjes dragen de eidop weg; ze lossen elkaar om de paar uur bij het broeden af, en de niet-broedende partner is gewoonlijk lange tijd afwezig. We konden bij onze massa-proeven natuurlijk niet weten, wie van de twee in elke test het model weggedragen had. Om dat te weten te komen, zouden we bij elke proef elk nest onder voortdurende observatie moeten houden. Dat zou natuurlijk maar op heel beperkte schaal mogelijk zijn. Omdat de reactie van vogel tot vogel en van ogenblik tot ogenblik sterk wisselt, was het echter essentieel dat de proeven op grote schaal gedaan werden. We konden dus niet beter doen, dan de variatie, te wijten aan individuele, sekse- en tijdsverschillen op de koop toe te nemen, de proeven in groot aantal te doen, en de resultaten statistisch te bewerken.

In principe zijn zulk soort proeven heel eenvoudig. In de praktijk zit er nogal wat aan vast. Het maken van de modelletjes



Fig. 2. Een „klein hoekje” bij een proef-nest.
Foto N. Tinbergen.

was een hele industrie op zichzelf. Het begon met de aankomst van grote platen blank metaal, die opgesneden moesten worden, en elk rechthoekje moest netjes gebogen worden. De ververij was een grote knoeiboel; eerst in het lab.; later, toen bleek dat we telkens weer andere modelletjes nodig hadden, in het kamp. We herinneren ons allemaal heel levendig een dag van regen en storm die ons met ons zessen in de caravan gevangen hield. Al gauw was elk horizontaal stukje plank met rijen drogende modelletjes bedekt; er was geen plaats meer voor borden en kroezen; iedereen had fel gekleurde kleverige vingers, en onze bewegingsvrijheid werd meer en meer beperkt. De geur van terpentijn zat al gauw aan alle handen, mokken, theedoeken en kleren; en de broodpudding, die een van ons van oude broodresten maakte, tartte elke beschrijving.

Vóór het uitzetten van een proef moesten de modelletjes zó geordend en verpakt worden dat het uitzetten, met de onvermijdelijke verstoring van de meeuwenkolonie, zo min mogelijk tijd kostte. Lijstjes



Fig. 3. *Het wegdragen van een „klein hoekje”.*

Foto G. J. Broekhuysen.

moesten van tevoren klaargemaakt worden om zeker te zijn dat er geen fouten in het veld gemaakt werden. Sommige nesten waren moeilijk te vinden; nummerbordjes verdwenen onder de snel opschietende brandnetels, of werden per ongeluk vertrapt. Na afloop van een proef moesten we proberen zoveel mogelijk van de weggedragen modelletjes terug te vinden; anders werden onze verliezen te groot. Door al het hanteren van de modelletjes, door onszelf en de meeuwen, werd de verf nogal eens beschadigd; we moesten dus voortdurend de modelletjes controleren en bijverven. Het cijfermateriaal moest nauwkeurig gecontroleerd worden op leesbaarheid en volledigheid, en de resultaten geregeld gesommeerd; de licht crème geschilderde muur binnenin de caravan kwam op den duur vol te staan met tabelletjes. Af en toe moesten de resultaten

grondig besproken worden, en nieuwe plannen uitgewerkt worden voor de volgende stap in het werk. Zoveel hoofden zoveel zinnen, en heel wat uurtjes gingen heen met discussies, soms verhit. De geuren van tabak en koffie, chocola of bier verlevendigden zulke conferenties.

Tijdens de proeven was het van groot belang dat de meeuwen ongestoord bleven. Aangezien de kolonies nogal wat bezoek trekken, moesten we dikwijls in de buurt van onze proeven wachthouden en groepen bezoekers om onze proefvelden leiden. Daarbij werden dikwijls vragen gesteld: „Wat doen jullie daar eigenlijk?” en dat dwong ons tot hele ethologie-cursussen op winderige duintoppen. Tussen de bedrijven door moesten proefopstellingen en de reacties van de vogels gefotografeerd en gefilmd worden. Voeg bij dit alles dat we af en toe ook moesten eten,

en overwaden naar het dorp om provies in te slaan, en dat stormen, die zelfs onze sterkste tenten op een zware proef stelden, op ongelegen ogenblikken tot noodmaatregelen dwongen, en dan zult U begripen dat er „never a dull moment” in ons kampje was.

We deden nu in 1959 en in 1960 een aantal proeven over de invloed van kleur. Het zou me te ver voeren om in detail te vertellen hoe die proeven verliepen, op welke merkwaardige dwaalsporen we raakten en hoe we tenslotte het antwoord vonden. Dat antwoord zelf is eigenlijk erg eenvoudig; zie de tabellen 1 en 2.

Tabel 1. Aantallen van „kleine hoekjes” van verschillende kleuren die wel (+) en niet (—) weggedragen werden.

	+	—
Blinkend metaal	93	105
Wit	89	109
Groen 1 (blauwgroen) met donkere stippen buiten, wit binnen	81	117
Rood 1	71	127
Zwart	63	135
Groen 1 met donkere stippen binnen en buiten	58	140
Groen 1 met donkere strepen binnen en buiten	54	144
Egaal groen 1	45	153

Tabel 2. Aantallen van „kleine hoekjes” van verschillende kleuren die wel (+) en niet (—) weggedragen werden.

	+	—
Donker khaki	92	148
Wit	85	155
Licht khaki	77	163
Geel	73	167
Blauw	62	178
Rood 2	57	183
Groen 1 (blauwgroen)	45	195
Groen 2 („sla-groen”)	19	221

Al onze metalen plaatjes werden dus in behoorlijk aantal weggedragen, hoe onnatuurlijk gekleurd ze ook waren. Maar degene die wit, of voor de helft wit, ge-

verfd waren wekten veel meer reacties op dan bv. rode, blauwe of zwarte. Verder kregen ook plaatjes die precies in de khaki eikleur beschilderd waren (met of zonder vlekken) een hoge „score”. Dat was op zichzelf heel merkwaardig, want terwijl wit op de nestrand heel sterk opviel, waren die khaki plaatjes juist het mooist gecamoufleerd van allemaal. De meeuwen reageerden blijkbaar precies op de twee kleuren van de echte eidop, en omdat de modellen zó vlak voor hun neus gezet werden, had camouflage blijkbaar geen effect. Verder waren we verbaasd te zien, dat groene modelletjes (waarvan we twee soorten aanboden: één dof blauwgroen zoals de bladeren van bv. klitten, en één licht geelgroen, zoiets als de kleur van jonge sla) veel minder dan andere kleuren weggedragen werden; het sla-groen zelfs bijna nooit, hoewel het op de nestrand heel opvallend was, en ook heel licht — nauwelijks donkerder dan wit. Wat de reacties op kleur betreft bleek de zaak dus heel doelmatig in elkaar te zitten: alles dat een van de eidop-kleuren heeft prikkelt de meeuwen bijzonder sterk, verder worden allerlei andere kleuren ook, maar minder vaak, weggedragen, en alles dat groen is wordt veel minder verwijderd. Ook dat laatste is doelmatig: als de meeuwen alle groene blaadjes nabij het nest zouden afplukken en wegbrengen, zouden ze wel aan de gang kunnen blijven, en ze zouden bovendien de dekking om hun nest heen wegnemen. Men zal vragen: maar waarom dragen ze dan groene modellen überhaupt wel eens weg? We denken dat dit is doordat onze modellen een andere vorm dan bladeren hebben, en doordat ze loodrecht op hun eigen richting gebogen zijn, waardoor ze toch iets van de vormenmerken van de eidop hebben. We hebben ons voorgenomen, het volgend jaar te

proberen hoe de meeuwen echte bladeren behandelen.

Voordat ik nu de proeven ga bespreken die we over de invloed van vormeigenschappen gedaan hebben, wil ik even ingaan op de kwestie hoe de meeuwen „weten” dat ze vooral wit en khaki moeten wegdragen. De eerste vraag bij zulke reacties is altijd: hebben ze dit moeten leren of niet? We kenden de leeftijd van onze proefmeeuwen niet, maar onder zulk een groot aantal proefdieren moeten er natuurlijk van allerlei leeftijden zijn; sommige broedden misschien voor het eerst in hun leven en hadden dus nog nooit eidoppen weggedragen, andere hadden stellig al een of meer broedseizoenen meegemaakt. En zelfs de meeuwen die voor het eerst broedden zouden althans de khaki kleur als de kleur van hun eieren hebben kunnen leren kennen. We deden hierover een proef; weliswaar nog op kleine schaal, maar we beschouwen dit dan ook nog maar als een eerste begin. Vroeg in het seizoen 1960 gaven we een aantal meeuwen zwarte (houten) eieren in hun nest voordat ze zelf nog eieren gelegd hadden. We wisten dat ze zulke houten eieren goed zouden bebroeden, en we wisten bovendien dat, als je dit maar lang genoeg vóór het eileggen doet, zulke meeuwen geen eieren meer leggen. Dat is op zichzelf een heel merkwaardig „psychosomatisch” effect, maar hierop wil ik nu niet ingaan. Hoofdzaak is nu, dat zulke meeuwen gaan zitten broeden, en dat de eieren die zich in de eierstokken al aan het ontwikkelen waren toen ze de kunsteieren kregen, nu weer afgebroken en geabsorbeerd worden. Veertien paren kwamen zodoende op zwarte eieren te zitten. Toen ze daar 5 tot 6 weken op hadden zitten broeden (langer dan een meeuw met echte eieren doet, maar dat doet hier waar-

schijnlijk niet ter zake) deden we een aantal proeven met hen met zwarte en met khaki modelletjes. Tegelijk deden we dezelfde proef met veertien andere meeuwenparen, die op normaal gekleurde eieren hadden zitten broeden. De resultaten zijn in tabel 3 te lezen.

Tabel 3. Aantallen zwarte en licht khaki modellen wel (+) en niet (—) weggedragen door meeuwen die op zwarte eieren gezeten hadden en door meeuwen die op normale eieren gebroed hadden.

	Meeuwen met zwarte eieren		Normale meeuwen	
	+	—	+	—
Zwarte „hoekjes”	13	37	3	46
Licht khaki „hoekjes”	13	36	12	37

De meeuwen die op zwarte eieren gezeten hadden droegen dus de zwarte modellen even goed weg als de khaki modellen, terwijl de normale meeuwen de zwarte modellen bijna niet wegdroegen. Het lijkt er dus op, alsof de meeuwen iets leren omtrent de kleur van de eidop terwijl ze op eieren zitten te broeden! Ook dat moeten we het volgend jaar verder gaan uitzoeken.

We wilden nu weten of de beste „hoekjes”-modellen evenveel werden weggedragen als echte eidoppen. Ook wilden we weten hoe de halve pingpongballetjes die Colin Beer gebruikt had door de meeuwen behandeld werden. Tenslotte wilden we onze modellen ook, om andere redenen, vergelijken met platte papieren rechthoekjes die niet omgebogen waren. We gaven dus in één proef echte eidoppen waaruit werkelijk jongen gekropen waren (en die we het jaar daarvoor ijverig verzameld en gedroogd hadden), halve pingpongballetjes zoals Beer die gebruikt had, witte hoekjes, en khaki plaatjes van $2 \times 4,5$ cm. Tabel 4 geeft de resultaten.



Fig. 4. Een meeuw probeert een „langste rechthoek” in te slikken.

Foto G. J. Broekhuysen.

Tabel 4. De resultaten van een proef met echte eidoppen, halve pingpongballetjes, witte „hoekjes” en khaki plaatjes van $4\frac{1}{2} \times 2$ cm.

	+	—
Echte eidoppen	155	5
Halve pingpongballetjes	120	40
Witte „hoekjes”	91	69
Khaki plaatjes	53	107

Onze hoekjes zijn dus weliswaar beter dan platte plaatjes (en dus ook vermoedelijk beter dan echte bladeren, zelfs al zouden die wit of khaki zijn), maar ze werkten minder goed dan halve pingpongballetjes, en deze weer minder goed dan echte eidoppen.

Om de rol van vormkenmerken nog iets precieser te onderzoeken maakten we nu modellen van verschillende vorm maar van precies dezelfde kleur. Tegelijk varieerden we de grootte van verschillende modellen.

In één proef bv. gaven we (1) onze gewone hoekjes, (2) zg. grote hoekjes, die van plaatjes van de dubbele lengte gemaakt waren (2×10 cm), (3) cilindrische ringen die we ook van plaatjes van 2×10 cm maakten, maar die inplaats van rechthoekig geknikt te zijn, om een cilindervormige kern prachtig rond gebogen waren, en tenslotte (4) dergelijke ringen, maar gemaakt van grotere rechthoeken (4×20 cm). Het resultaat van deze proef staat in tabel 5.

Tabel 5. De resultaten van een proef met grote ringen, kleine ringen, kleine hoekjes en grote hoekjes.

	+	—
Grote ringen	120	201
Kleine ringen	152	167
Kleine hoekjes	101	219
Grote hoekjes	107	212

Kleine ringen zijn duidelijk beter dan beide hoekjes. Aangezien zij precies even groot waren als de grote hoekjes, moet de ronde vorm het hem gedaan hebben. Tussen kleine en grote hoekjes bestond geen verschil, maar de grote ringen werden minder weggedragen dan de kleine ringen. Maar dit hoeft nog niet te betekenen dat ze de meeuwen minder sterk tot wegdragen prikkelen, want het bleek ons dat de meeuwen speciaal voor die grote ringen enigszins bang waren, en een aantal meeuwen durfde zelfs helemaal niet terug te komen op het nest. Het kan dus zijn, dat die grote ringen toch niet minder „goed” waren dan de kleine. Hoe dan ook, in ieder geval leerde deze proef ons iets dat voor een goed begrip van de rest van de proeven van groot belang was: de score zoals wij die in onze proeven vonden, kon althans in sommige gevallen het gevolg zijn van de wisselwerking tussen de neiging tot wegdragen en een heel ander gedragssysteem — in het geval van de grote ringen was dit angst. We zullen nog zien, dat er nog andere factoren zijn die eveneens het wegdragen kunnen beïnvloeden. De kleine ringen werkten dus het beste. Toch stonden ze bij echte eidoppen nog ten achter, en dat dit niet, of niet alleen, aan de kleurverschillen tussen de twee lag, bleek ons toen we helemaal egaal khaki geverfde kippeïdoppen gingen gebruiken; die dragen de meeuwen beter weg dan ringen, en praktisch net zo goed als meeuweïdoppen.

We weten dus nu wel, dat de ronding van een eidop een prikkel is, maar we weten nog niet, waaraan een meeuw een eidop van een heel ei onderscheidt. Ook dat moeten we het volgend jaar zien uit te zoeken.

Wél weten we iets over de kenmerken waaraan een meeuw een eidop van nest-

materiaal onderscheidt. Dit is onderzocht door Dr. G. J. Broekhuysen uit Kaapstad toen hij in 1959 bij ons was. Hij vond dat de meeuwen platte kartonnen rechthoekjes dikwijls als eidoppen wegdroegen. Hij maakte nu vier verschillende soorten rechthoekjes, die allemaal hetzelfde oppervlak hadden, maar in de verhouding van lengte en breedte verschilden. Zijn vier modellen waren: vierkant van 3×3 cm; korte rechthoek van $4\frac{1}{2} \times 2$ cm; lange rechthoek van 9×1 cm, en langste rechthoek van $18 \times \frac{1}{2}$ cm. Deze werden op dezelfde manier als onze andere modellen aangeboden. De resultaten staan in tabel 6.

Tabel 6. Broekhuysen's resultaten met vier verschillende rechthoeken.

	+	—
3×3 cm	66	214
$2 \times 4\frac{1}{2}$ cm	58	222
1×9 cm	82	198
$\frac{1}{2} \times 18$ cm	66	214

Het lange model (1×9 cm) werd dus het meeste weggedragen. Dat was wel enigszins onverwacht, want van alle modellen, hoe weinig ze ook op eidoppen leken, had toch de korte rechthoek afmetingen die het meest overeen kwamen met de proporties van de werkelijke eidop. Het bleek nu echter dat onze „score” het resultaat van een nogal gecompliceerde wisselwerking van meer dan een reactie was. Vanuit de schuilhut zag Broekhuysen namelijk, dat vooral de lange modellen niet alleen wegdragen opwekten, maar soms ook nestbouwhandelingen (vooral de langste rechthoek werd dikwijls ingebouwd), en zelfs ook eten. Dat is niet zo vreemd wanneer we bedenken dat onze Kokmeeuwen veel regenwormen eten. Het interessante was nu dat het nogal eens voor-

kwam dat een meeuw een model oppakte, er half mee opstond alsof hij het zou wegdragen, dan weer ging zitten en probeerde (fig. 4) het model in te slikken (wat hem met de langste rechthoek wel eens lukte), en/of tenslotte het model met zijdelingse kopbewegingen in de nestrand legde! Of dat hij het eerst trachtte in te slikken en het dan wegdroeg — elke combinatie kwam voor. Wij denken dat zowel eten als bouwen het meest werd opgewekt door de lange modellen; immers in hun proporties lijken deze het meeste op voedsel of nestmateriaal. In een aantal van onze proeven kan dan best de reactie als eten of bouwen begonnen zijn, en daarna in wegdragen overgegaan zijn. Dat zou de verschuiving van onze score van korte rechthoek (waar we de piek zouden verwachten) naar de langere rechthoeken kunnen verklaren. De waarnemingen zijn echter te klein in aantal om dit te kunnen bewijzen.

Wel heeft Broekhuysen telkens aangetekend welke modellen na een massa-proef het meest in de nestrand werden aangetroffen. Dit staat in tabel 7.

Tabel 7. De aantallen der verschillende rechthoekjes die in Broekhuysen's proeven in de nestrand aangetroffen werden.

3×3 cm	52
$2 \times 4\frac{1}{2}$ cm	62
1×9 cm	59
$\frac{1}{2} \times 18$ cm	94

Niet al die modellen hoeven door de meeuwen als nestmateriaal behandeld te zijn; we weten dat het ook voorkwam dat een meeuw een model opnam en dan eenvoudig weer liet vallen. Ook kwam het voor dat een meeuw het model volkomen negeerde, maar bij het gaan zitten op de eieren met de poten de nestkuil uitdiepte;

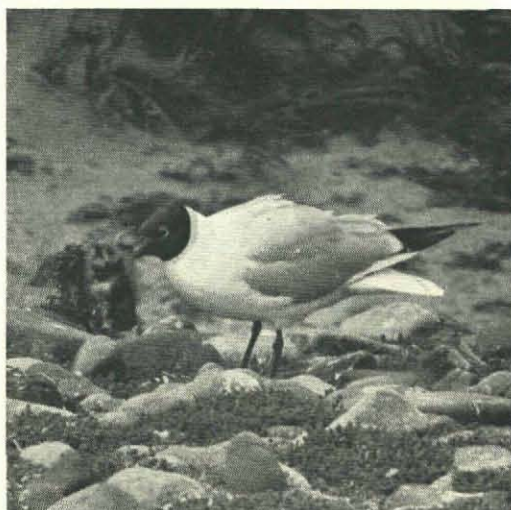


Fig. 5. *Kokmeeuw probeert een droogdonsjong te eten.* Foto N. Tinbergen.

daarbij kwam een plat model vaker dan bv. een ring of een hoekje onder het nestmateriaal te liggen. Maar een deel van de in de nestrand belande modellen werden wel degelijk door de meeuw met nestbouwbevingen in het nest verwerkt.

Verder hebben we in 1960 onderzocht, of de plaats waar de eidop zich bevindt van belang is. We hadden immers gevonden, dat kraaien een ei des te sneller vonden naarmate de eidop dicht bij het ei lag. Zouden de meeuwen zich ook daaraan goed aangepast hebben, en ook een eidop het best wegdragen wanneer deze vlak bij de eieren lag? Dit kon natuurlijk heel eenvoudig getoetst worden. We namen khaki geverfde kippeëidoppen, en legden die op verschillende afstanden van meeuwenesten: in elke proef kreeg een kwart van de nesten een dop op 10 cm van het centrum van het nest (dat is: op de nestrand); een ander kwart kreeg de dop op 15 cm, een derde groep op 25 cm, en een vierde groep op 35 cm. De resultaten zijn in tabel 8 samengevat.

Tabel 8. De resultaten van een proef met khaki kippeïdoppen op verschillende afstand van het centrum van het nest.

	+	—
10 cm	64	16
15 cm	54	26
25 cm	27	53
35 cm	11	69

Het effect van een eidop vermindert dus heel snel met groter worden van de afstand nest—dop. Ook wat dat betreft past dus het gedrag van de meeuw mooi bij de eisen die er aan gesteld worden.

Er is tenslotte nog een andere kant aan deze reactie die ons belang inboezemde. Verscheidene malen zijn we in onze schuilhutjes getuige geweest van het uitkomen van een ei, en dan viel ons op, dat de dop meestal niet dadelijk na het uitkomen weggedragen werd, maar dikwijls pas een of zelfs enkele uren er na. Ook bij onze proeven bleek ons, dat modelletjes heel dikwijls niet onmiddellijk verdwenen, maar pas na verscheidene uren. In het begin hadden we daar geen aandacht aan geschonken, maar toen we gemerkt hadden hoe sterk Zwarte kraaien en Zilvermeeuwen op de aanwezigheid van eidoppen reageerden, en hoe sterk dus de „selectiedruk” was — moest zijn — werd dit gebrek aan promptheid van de meeuwen een probleem. Dat werd nog duidelijker toen we merkten dat zowel Bontbekplevieren als Scholeksters veel prompter waren in het wegdragen, zelfs van heel weinig op eidop lijkende modelletjes. Verder was het feit, dat zoveel verwante soorten — meeuwen, sterns en steltlopers — de reactie hebben, een aanwijzing dat de reactie een oud erfgoed van de groep moest zijn, en dat we dus niet konden aannemen, dat de Kokmeeuw in zijn evolutie nog geen tijd gehad had, de reactie te vervolmaken. We moesten wel aannemen, dat de reactie niet

prompter kon zijn, omdat al te vlug wegdragen op een of andere manier van nadeel was. Wat kon dat nadeel zijn? Eén nadeel is stellig, dat al te vlug wegdragen het gevaar mee zou brengen dat de oude vogel het kuiken met de eidop zou weggoeien, voordat het helemaal vrij was — zogezeid het kind met het badwater zou weggooien. Maar dat geldt evengoed voor Bontbekjes en Scholeksters. Er moest dus bij de Kokmeeuwen nog een andere factor in het spel zijn. Nu was ons al meer opgevallen, dat er in de kolonie meeuwen zijn, die kuikens van andere meeuwen roven. Dat is op zichzelf in een meeuw niet te verwonderen; alle meeuwen zijn min of meer roofdieren. Toen we er iets nauwkeuriger op gingen letten, bleek ons, dat zulke meeuwen zich speciaal op *natte* kuikens toeleggen. Dikwijls werden onze waarnemingen over het wegdragen van de echte eidop na het uitkomen van een kuiken ontijdig afgebroken doordat het kuiken, voordat het goed en wel droog was, en voordat de eidop weggedragen was, door een buurmeeuw weggegrist werd. Dat gebeurde meestal wanneer de meeuwen door de een of andere storing even de lucht ingingen. In een onderdeel van een seconde (in de gevallen waar ik het probeerde te filmen: vóórdat ik op mijn sluiters kon drukken) werd zo'n kuiken weggesnaaid. Maar kon een kuiken onder de oude meeuw opdrogen, dan was het verder vrijwel altijd veilig; we hebben in al die jaren maar driemaal gezien, dat een Kokmeeuw een droog kuiken probeerde op te eten (fig. 5). Daarbij begrepen we ook, waarom ze zich op *natte* kuikens toelegden: die konden ze met gemak opslobberen, terwijl een droog kuiken haast niet meer naar binnen te krijgen was. Of die individuele roofmeeuwen dat leerden of niet, weten we niet, maar het feit dat ze



Fig. 6. Grote kuikens staan hun mannetje en houden indringers uit het familieteritorium.
Foto. N. Tinbergen.

zich op natte, pas uitgekomen kuikens specialiseerden, maakte het begrijpelijk, dat het wegdragen over het algemeen niet prompter gebeurt. Het is ook interessant, het onrustige gedrag te zien van een meeuw die op een juist uitgekomen kuiken zit; hij zit argwanend rond te kijken, en gaat geweldig te keer wanneer een andere meeuw in de buurt komt, ja, een van onze meeuwen had het speciaal begrepen op een van zijn burens, die ook wij als een speciale jongenrover hadden leren kennen. Hoe dit nu verder ook in elkaar zit (of bv. zowel de rover als de ouder op kunstmatig natmaken van een al gedroogd jong zouden reageren), we begrepen nu, dat ook wat het verloop van de reactie in tijd betreft, de soort een compromis tussen twee tegengestelde, met elkaar in conflict rakende, eisen gesloten had: eidop wegdragen, want hij is gevaarlijk, maar niet

al te vlug, want dat is óók, maar om andere redenen, gevaarlijk. En dit is een speciaal geval van een algemeen principe, dat we bij al onze studies telkens weer tegenkomen: een soort is onderhevig aan talloze soorten van selectiedruk, die lang niet allemaal met elkaar verenigbaar zijn, en wat de soort doet, is in vele gevallen een compromis.

Dit is, in grote trekken, wat we in deze twee seizoenen over dit schijnbaar zo onbelangrijke stukje gedrag van de Kokmeeuwen gevonden hebben. Zelfs deze eerste verkenning heeft ons al getoond, dat deze reactie, die onder normale omstandigheden maar driemaal in een jaar telkens enkele seconden van de tijd van de Kokmeeuwen neemt, desondanks van groot belang is voor de soort, en ondanks de betrekkelijke domheid van zo'n meeuw toch in detail aan zijn functie aangepast is.

Wanneer de kuikens eenmaal door het gevaarlijke natte stadium heen zijn, worden ze verder door andere Kokmeeuwen niet, of praktisch niet meer belaagd. Al betrekkelijk kort daarna beginnen ze zich zelfs tegen vreemde buurmeeuwen te verdedigen, en een halfwassen kuiken valt zelfs indringers aan en verjaagt ze dikwijls (fig. 6). Dat betekent echter niet dat ze nu veilig zijn; zoals we al in een vorig artikel beschreven hebben, zijn er tot aan het eind van het broedseizoen nog heel wat kapers op de kust.

Met dit soort waarnemingen en proeven vliegt het seizoen om, en voordat we het weten breekt de dag van opbreken aan. Al voordat het zo ver is, krijgen we extra belangstelling voor het weer: zodra er een echt droge dag is, worden de schuilhutjes en tenten gedroogd en ingepakt. Langzamerhand krimpt het kamp in, totdat de

laatste achterblijvers zich in de caravan hebben teruggetrokken. Dan komt op een goede morgen onze vriend Mr. Jackson met zijn tractor en sleept de zware caravan door duin en over strand naar de harde weg, waar wij hem overnemen. Twee dagen staag slepen en we zijn terug in Oxford. Daar komt de caravan niet werkeloos te staan: ons ruimtetekort is zo nijpend dat hij nu als studeervertrekje voor twee mensen moet dienen. De winter gaat heen met uitwerken van de behaalde resultaten en met voorbereiden van het werk voor het volgende seizoen. Ook die tijd vliegt om, en in de loop van februari komt dan weer de lang verbeide dag van vertrek naar het noorden. Terwijl ik dit schrijf zitten mijn medewerkers zich het hoofd er over te breken, aan welke van onze vele plannen voor het volgende seizoen we voorrang moeten geven.

Waarnemingen in het Biesbosch-complex

P. LEENTVAAR.
(R.I.V.O.N.)

Sedert enige jaren is er in de Brabantse en Zuidhollandse Biesbosch meer hydrobiologisch onderzoek verricht dan ooit tevoren. De oorzaak hiervan is makkelijk te begrijpen. De oudere hydrobiologen in ons land hadden vroeger niet de beschikking over vlotte verbindingen met de Biesbosch en konden daardoor weinig of geen onderzoek doen. Nu is het tegenwoordig ook niet zo eenvoudig om hydrobiologisch onderzoek te doen in de Biesbosch, er zijn tal van obstakels, die alleen na georganiseerd overleg zijn te overwinnen. Wil men watermonsters onderzoeken, hetzij chemisch, bacteriologisch of op plankton, dan moeten deze op dezelfde dag van monster-

name voor onderzoek in het laboratorium zijn. Verder moeten een aantal monsterpunten uitgekozen worden, die op één dag en bij gunstig tij met behulp van een motorboot zijn te bereiken. Die monsterpunten kunnen alleen gekozen worden, wanneer de hydrografie van de Biesbosch in grote trekken bekend is. De hydrografie is op haar beurt weer een onderzoek apart, waarvoor men op vele punten gelijktijdig waarnemingen moet doen. Heeft men voldoende gegevens over de hydrografie, dan moet zowel met hoog water (fig. 1) als met laag water (fig. 2) gemonsterd worden, aan de oppervlakte en bij de bodem, op gelijke tijden maar ook