

Vogeltrek, een boeiend BIOLOGISCH PROBLEEM

Door Prof. Dr. H. Klomp

Vogeltrek geniet de algemene belangstelling van welhaast elke vogelaar. Dit vindt stelling zijn oorzaak daarin, dat het gedrag en de prestaties van de trekkers direct aanleiding geven tot het stellen van vragen. Het zijn vooral de grote afstanden, die de dieren afleggen, de grote regelmaat van het verschijnen van bepaalde trekvogelsoorten in herfst en voorjaar en de vaste koers, waarin de vogels vliegen, die de waarnemer zo sterk boeien.

Toch zijn niet alle trekverschijnselen zo vast en regelmatig van karakter. We zouden drie typen van massale verplaatsingen bij vogels kunnen onderscheiden: invasies, vluchttrek en „echte” vogeltrek. Het verschil tussen het eerste en laatste type berust vooral op de regelmaat van het verschijnen in een bepaald gebied. Invasie-vogels zien we soms jaren lang helemaal niet, waarna ze plotseling en soms in grote aantallen op treden. Iedereen kent dit gedrag van *notenkrakers* en *pestvogels*. Toch verschijnen de vogels niet altijd in massale aantallen. Karakteristiek voor invasies is juist dat er alle overgangen bestaan tussen wegblijven en grote invasies. Echte trekvogels komen, in ver-

gelijking daarmee, jaarlijks in veel constanter aantallen.

We zouden echter graag iets weten over de veroorzaking van dit gedrag, omdat daarmee de onregelmatigheden weer samenhangen. In de eerste plaats valt dan op, dat de invasie-vogels zonder uitzondering voedselspecialisten zijn. Door onderzoek in de broedgebieden is nu gebleken, dat de voedselvoorraad van bepaalde soorten sterk schommelt. Zo leeft de *Siberische notenkraker* van de zaden van de arve, *Pinus cembra*. De produktie van deze zaden is nu van jaar op jaar nogal wisselend en soms treedt over een uitgestrekt gebied totale misoogst op. Dan komt de notenkrakerbevolking massaal in beweging en verplaatst zich ook naar gebieden ver buiten normale areaalgrenzen. Toch hangt het optreden van een invasie niet altijd samen met een misoogst in het woongebied. Een voorbeeld hiervan is de *pestvogel*. Deze soort is ook trekker maar bij invasies gaat hij veel zuidelijker en is dan ook veel talrijker. Dit blijkt nu samen te hangen met sterke overbevolking in het broedgebied. Blijkbaar heeft de *pestvogel* soms één of twee zeer gunstige broedseizoenen

achtereen, waarbij onder de jonge dieren zeer weinig sterfte optreedt. Onder zulke invasievogels domineren de jonge dieren dan ook heel sterk. Het optreden van die bevolkingspieken blijkt intussen ook weer samen te hangen met schommelingen in de voedselvoorraad. Behalve misoogsten komen ook extreem goede produktiejaren voor. In deze jaren vermeerderen de vogels zich zo sterk, dat de overbevolking onder de jonge dieren een zekere trekonrust of trekdrang doet ontstaan. De dieren verlaten massaal het woongebied al voor er voor hen hier voedselgebrek optreedt en passeren tijdens de trek ook voedselrijke gebieden.

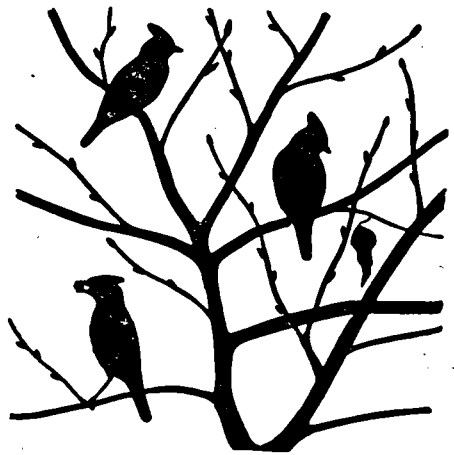
De *pestvogels* verlaten dus hun woongebied voordat voedselgebrek hen hiertoe zou dwingen. Ook bij echte trekkers is dat het geval. Bij de laatste is de drijfveer echter niet de hoge bevolkingsdichtheid, maar er is een ingewikkeld fysiologisch proces geëvolueerd, waarbij de vogels door veranderingen in daglengte of temperatuur in trekstemming komen. Straks komen we hierop nog wat uitvoeriger terug. Dit proces leidt er inmiddels wel toe, dat de trek van deze vogels zo regelmatig optreedt.

Tenslotte nog iets over het tweede type: de vluchttrek. Dit is eigenlijk een tussenvorm. Het verschijnsel treedt op bij echte trekkers, die in hun doortrek- of tijdelijk overwinteringsgebied plotseling worden overvallen door sterke vorst of sneeuwval. Ze nemen dan massaal de trek weer op en verplaatsen zich vaak in korte tijd over grote afstand.

We zullen ons nu verder bezighouden met het derde type, de „echte” trek. Wetenschappelijk bezien stelt ons het trekverschijnsel voor drie vragen:

- a. Wat is de betekenis of de functie van de trek?
- b. Welke factoren veroorzaken het trekgedrag? en
- c. Hoe vinden de vogels hun weg?

We zullen deze vragen wat nader bezien. De eerste vraag, die naar de functie van de trek, is het moeilijkst op te lossen en daarover is maar weinig te zeggen. Je verwacht, dat het trekgedrag effect zal hebben op de levenskansen van de vogels. Hier zijn wel aanwijzingen voor, omdat wegtrek uit het



broedgebied steeds in die gevallen optreedt, waarin dat gebied tijdelijk ongunstig voor de vogels wordt. Dit geldt niet alleen voor noordelijke arealen, die tijdens de winter geheel of bijna geheel onbewoonbaar zijn, maar ook voor tropische gebieden, die bv. tijdens het droge seizoen door diverse soorten verlaten worden. Het lijkt dus plausibel, dat een groter percentage van de vogelbevolking het ongunstige seizoen overleeft wanneer de dieren tijdelijk een gunstiger gebied opzoeken. Alleen sterfmetingen bij „blijvers” en „trekkers” kunnen hier echter uitsluitsel geven, maar het is duidelijk dat zulke metingen in veel gevallen onmogelijk zijn door het ontbreken van blijvers.

Hoewel we dus goed cijfermateriaal als steun moeten ontberen lijkt de veronderstelling gerechtvaardigd, dat het ontstaan van het trekgedrag begunstigd is door bovengenoemde verschillen in levenskansen tussen blijvers en trekkers. Immers, van de laatste groep komt een groter deel na het ongunstige seizoen weer tot broeden. Deze groep brengt dus per paar ook meer nakomelingen voort en wanneer deze het trekgedrag van hun ouders overerven, zullen de trekkers een steeds toenemend deel van de bevolking gaan uitmaken. Tenslotte is dan het gedrag van de gehele populatie aan de ongunstige omstandigheden aangepast. Het is duidelijk, dat zo'n evolutie-proces zich niet in enkele jaren voltrekt. Ook de klimaatsveranderingen die het broedgebied in ongunstige zin wijzigen verlo-

pen als regel langzaam. Vogelbevolkingen, waarin dit evolutie-proces nog werkzaam is, zijn mogelijk die waarvan slechts een deel trekt. Hiervan zijn een aantal voorbeelden bekend. Zo blijft van de Scandinafse *vink*, die ieder jaar massaal over ons land trekt, een klein deel 's winters in het broedgebied achter. Van de Engelse *kievit* trekt maar een klein deel naar Ierland of Frankrijk en Spanje; het grootste deel van de populatie zwerft in troepen in het Engelse areaal rond. Het is niet onmogelijk, dat in het geval van de *kievit*, afhankelijk van de hoeveelheid vorst en sneeuw in de winter, het ene jaar gunstiger is voor de blijvers, terwijl in een ander jaar de trekkers het er beter afbrengen.

Dat het verlaten van het broedgebied dus op de boven beschreven wijze door natuurlijke selectie tot stand gekomen is, lijkt een redelijke veronderstelling. De vraag, waarom de vogels dan in het voorjaar weer terugkeren en het gunstige winterkwartier verlaten is nog weer moeilijker te beantwoorden. Men zoekt dit vooral hierin, dat het broedgebied door een grotere daglengte en/of grotere voedselvoorraad in het voorjaar beter geschikt is voor het grootbrengen der jongen dan het winterkwartier.

We zeiden hierboven al, dat de echte trekkers hun broedgebieden verlaten voor dat deze ongunstig worden. Dit lijkt op het eerste gezicht in strijd met onze zojuist besproken hypothese. Toch is dat niet het geval. Het zal voor de vogels immers gunstiger zijn om te vertrekken wanneer ze nog in goede doen zijn en reserves kunnen opslaan voor de reis, dan te wachten tot dat de nood hen dwingt. We zien dan ook, dat bij echte trekkers een mechanisme geëvolueerd is, waarbij de vogels reageren op andere veranderingen in het milieu dan degene, die het gebied voor bewoning ongunstig maken.

Hiermee zijn we dan meteen toe aan een bespreking van de tweede vraag: welke factoren veroorzaken het trekgedrag. Met betrekking tot dit punt zijn hele reeksen onderzoeken gedaan. Dit werd vooral mogelijk gemaakt door de ontdekking dat opge-

kooide vogels, die in trekstemming waren, zg. trekonrust vertoonden. De dieren springen dan vaak heen en weer en maken met half gespreide wieken onrustige bewegingen. Vooral bij nachttrekkers, die normaal 's nachts slapen, komt dit gedrag duidelijk tot uiting. Men slaagde er al spoedig in de mate van onrust te registreren en zo kreeg men een maatstaf in handen voor de grootte van de trekdrang van de vogel. Het ligt voor de hand, dat men er spoedig toe over ging om de betekenis van periodiek veranderlijke milieufactoren, als daglengte (fotoperiode) en temperatuur te onderzoeken. De invloed van de fotoperiode bij voorjaartrekkers werd dan ook al spoedig gevonden.

Verdienstelijk onderzoek op dit gebied werd omstreeks de dertiger jaren gedaan door de Amerikaan Rowan. Hij heeft kraaien in het winterkwartier blootgesteld aan een kunstmatig toenemende daglengte. Na de behandeling, die enige weken duurde, werden de dieren losgelaten. Ze trokken dan in 't hartje van de winter weg, in de richting van het broedgebied. Onbehandelde controledieren bleven ter plaatse.

Het resultaat van deze proeven was niet alleen het optreden van trekdrang, ook de geslachtsklieren van de dieren werden geactiveerd. Dit had tot gevolg, dat men aanvankelijk meende, dat de activiteit van de gonaden voorwaarde was voor het ontstaan van trekactiviteit. Men dacht, dat de geslachtsklier een stof vormde, die de vogel tot trek aanzette. Later bleek, dat beide verschijnselen geheel onafhankelijk van elkaar onder controle stonden van dezelfde milieufactor. Zo trad ook voorjaartrek op bij gecasteerde dieren, terwijl nog weer later bleek, dat een aantal soorten de voorjaartrek volbrengen vóór de geslachtsklier actief wordt.

Men zou op grond van deze resultaten verwachten, dat de herfsttrek geïnduceerd wordt door een afnemende daglengte. Merkwaardigerwijs werd dit nog niet bevestigd. De proeven op dit punt hadden allen een negatief resultaat. Desondanks meenden velen, dat de lichtfactor van primair belang was bij het opwekken van de trekdrang en dat andere factoren, zoals de tempera-

tuur, alleen een secundaire invloed konden hebben. Zo bleek, dat men de trek-onrust van opgekooide vogels kon beïnvloeden door temperatuursveranderingen. Interessant was daarbij, dat een temperatuursdaling in het voorjaar een afnemende van de trekdrang tengevolge had, in het najaar daarentegen een stijging bewerkte. Ook uit het veld is deze temperatuursinvloed goed bekend. Het meest extreem komt deze tot uiting bij vluchttrek, hoewel hier sneeuwval en/of voedselgebrek door vorst wellicht ook van belang zijn.

Door onderzoekingen van Farner is echter gebleken, dat men trek-onrust kan opwekken bij vogels die niet onder invloed van de lichtfactor hebben gestaan. Hij toonde bijv. aan, dat *white-crowned sparrows* (*Zonotrichia leucophrys* subsp.) midden in de winter tot trek-onrust zijn te brengen door een temperatuurstijging tot 22° C, maar hij voegt er aan toe, dat de verhoogde activiteit of onrust van de dieren in dit geval ook door andere factoren veroorzaakt kan zijn. Toch vormt Farners vondst een steun voor de opvatting, dat men aan de factoren licht en temperatuur geen rangorde of hiërarchie kan toekennen. Zo meent Verwey, dat nu eens de ene factor (licht) dan weer de andere (temperatuur) de stimulerende factor is, afhankelijk van het seizoen en het moment binnen het seizoen, maar ook afhankelijk van de vogelsoort.

In nauw verband hiermee staat de opvatting, dat trekgedrag op ieder moment kan worden opgewekt. De vogel zou dan altijd tot trekken in staat zijn en een vrij langdurige voorbehandeling, zoals Rowan die aan zijn kraaien gaf en welke de vogel in trekdispositie brengt, zou dan niet nodig zijn. Deze opvatting wordt gesteund door het feit, dat op het nest gevangen broedvogels in staat zijn terug te keren naar het nest na op grote afstand te zijn losgelaten. Maar het percentage dieren dat in zulke „homing”-proeven terugkeert is laag (omtrent 30 %) en dit zou eventueel veroorzaakt kunnen worden door het feit dat de vogel niet in de goede dispositie is voor een lange-aftandsvlucht. Bovendien vermelden

veel onderzoekers stofwisselingsveranderingen bij trekkers gedurende een periode voor de start. Deze veranderingen leiden tot vetafzetting in het onderhuidse bindweefsel. Dit proces werd bijvoorbeeld wel vastgesteld bij de trekkende ondersoorten van *Zonotrichia*'s en *Junco*'s, maar niet bij de niet-trekkende ondersoorten, die met elkaar in hetzelfde gebied overwinteren. Ook experimenteel werd voor wintergasten en standvogels van de *vink* vastgesteld, dat blootstelling aan een lange dag bij de eerste vetafzetting gaf en bij de laatste niet. Dit wijst er dus wel op, dat er een trekdispositie zou kunnen bestaan. Voor de trek aanvangt ondergaan de vogels een voorbereiding. Ze nemen daarbij een overmaat aan voedsel op, die als een reserve voor de reis wordt opgeslagen.

Inmiddels is alweer gebleken, dat de vetafzetting geen algemeen voorkomend verschijnsel is. Bij een aantal soorten wintergasten in Amerika werd vastgesteld, dat er geen „voorraadvorming” optrad vóór de voorjaarstrek aanvang. Voorts werd er door diverse schrijvers op gewezen dat de hoeveelheid energie, die de vogels onderweg uit de voorraad kunnen putten zeer weinig betekent in vergelijking met de hoeveelheid die dagelijks met voedsel wordt opgenomen. De onderzoekingen op het gebied van de fysiologie van de trekdrang geven dus geen uniform beeld. Dit wordt waarschijnlijk veroorzaakt doordat het trekgedrag in verschillende vogelgroepen onafhankelijk van elkaar en onder verschillende uitwendige omstandigheden is geëvolueerd. Er zal dus nog veel onderzoek nodig zijn voordat alle problemen zijn opgelost.

Rest ons tenslotte nog de derde vraag, die naar de navigatie van de trekkende vogels. Hierover kan ik kort zijn, omdat andere bijdragen in dit nummer bijzondere aspecten van de oriëntatie behandelen. Ter algemene inleiding van die artikelen kan het volgende worden gezegd. We weten reeds lang vooral door de resultaten van het ringonderzoek (zie de bijdrage van Taapken), dat trekvogels niet vanuit hun broedgebied of winterkwartier uitzwermen in alle

richtingen. Integendeel, ze slaan een bepaalde richting in en ook onderweg houden ze in de regel een vaste koers aan. Ook weten we, vooral door proeven met jonge ooievaars, dat de start-richting aangeboren is: ook als de oude vogels vertrokken zijn slaan de jonge dieren de goede richting in. Ook zijdelings van hun trekbaan gebrachte jonge vogels houden in het onbekende gebied dezelfde richting aan.

Jonge vogels starten dus in het broedgebied hun trek onder een vaste hoek met de meridiaan ter plaatse en deze hoek kunnen ze ook onderweg steeds aanhouden. Ze vliegen dus steeds in een bepaalde richting van het kompas, of in een bepaalde windstreek (daarom spreekt men van kompasoriëntatie, windstreek-oriëntatie of ook wel één-richtings-oriëntatie).

Maar vogels hebben meer pijlen op hun boog. Dit is vooral duidelijk gemaakt door de „homing“-proeven van Rüppell e.a. die hierboven reeds werden genoemd in een ander verband. Hieruit bleek namelijk dat de vogels uit volkomen onbekend gebied en uit zeer verschillende richtingen naar het nest konden terugkeren. Aanvankelijk stond men sceptisch tegenover de resultaten van deze proeven, vooral toen Griffin aantoonde, dat *Jan van Genten*, die na het loslaten met een sportvliegtuigje werden gevolgd, niet in staat waren de weg naar de broedplaats in te slaan. Deze dieren vlogen in diverse richtingen rond, alsof ze volkomen gedesorienteerd waren. Dit scepticisme sloeg echter om in verbazing, toen Matthews, en later

ook Kramer, aantoonde dat de vertrek-richtingen van losgelaten vogels bij „homing“ proeven met zonnig weer niet willekeurig gespreid lagen om het punt van loslaten, maar duidelijk lagen opgehoopt in de sector, die op de broedplaats was gericht. Kramer toonde zelfs aan, dat postduiven na het loslaten reeds na 10 seconden georiënteerd waren. Hiermee was dus bewezen, dat de vogels in staat waren om uit een willekeurig onbekend gebied in zeer korte tijd de ligging van een bekend gebied te peilen. Daarom noemen we dit plaatsgerichte of doelgerichte oriëntatie.

Over deze beide typen van oriëntatie is in recente tijd veel vruchtdragend experimenteel onderzoek gedaan door Matthews in Engeland en Kramer in Duitsland. Door het werk van deze onderzoekers zijn we in korte tijd geweldig gevorderd met de analyse van de navigatie, vooral met de betrekkelijk eenvoudige kompasoriëntatie. De resultaten zijn te vinden in de bijdrage van Nijhoff in deze bundel. De analyse van het mechanisme van de plaatsgerichte oriëntatie is echter in een impasse geraakt. Matthews gaf hierover wel een goed doordachte theorie in zijn lezenswaardige boekje „Bird Navigation“. Kramer meende echter voldoende gegevens te hebben om de onjuistheid van de theorie te bewijzen. Deze gegevens waren nog niet zodanig, dat hierop een nieuwe en betere theorie kon worden opgebouwd. Het is Kramer helaas niet gegeven geweest ook dit zeer moeilijke probleem tot een oplossing te brengen.

