

Navorsings- en oorsigartikels

Oriëntering en navigering by voëls*

H. Bouwman

Departement Dierkunde, Potchefstroomse Universiteit vir Christelike Hoër Onderwys,
Potchefstroom, 2520

Ontvang 15 Mei 1997; aanvaar 27 Oktober 1997

UITTREKSEL

Hoe voëls oor lang afstande kan navigeer en oriënteer, is een van die aspekte van ornitologie wat heelwat belangstelling ontlok. Voëls gebruik 'n kombinasie van verskeie inligtingsbronne om rigting en posisie te kan bepaal. Dit sluit die geomagnetiese veld, hemelliggame, mosaïek- en gradiëntkaarte, klank, reuk, idiotetiese inligting en verskeie ander in. Verskillende spesies benut verskillende kombinasies van bronne. Hierdie vermoë blyk deels inherent en deels aangeleerd te wees. Genetiese vaslegging van verskeie aspekte soos aanvangsrigting en koersverandering is ook aangetoon. Hierdie artikel dui aan dat daar nog heelwat aspekte is wat verder ondersoek moet word voordat 'n samehangende geheelbeeld oor oriëntering en navigering by voëls gevorm kan word.

ABSTRACT

Orientation and navigation in birds

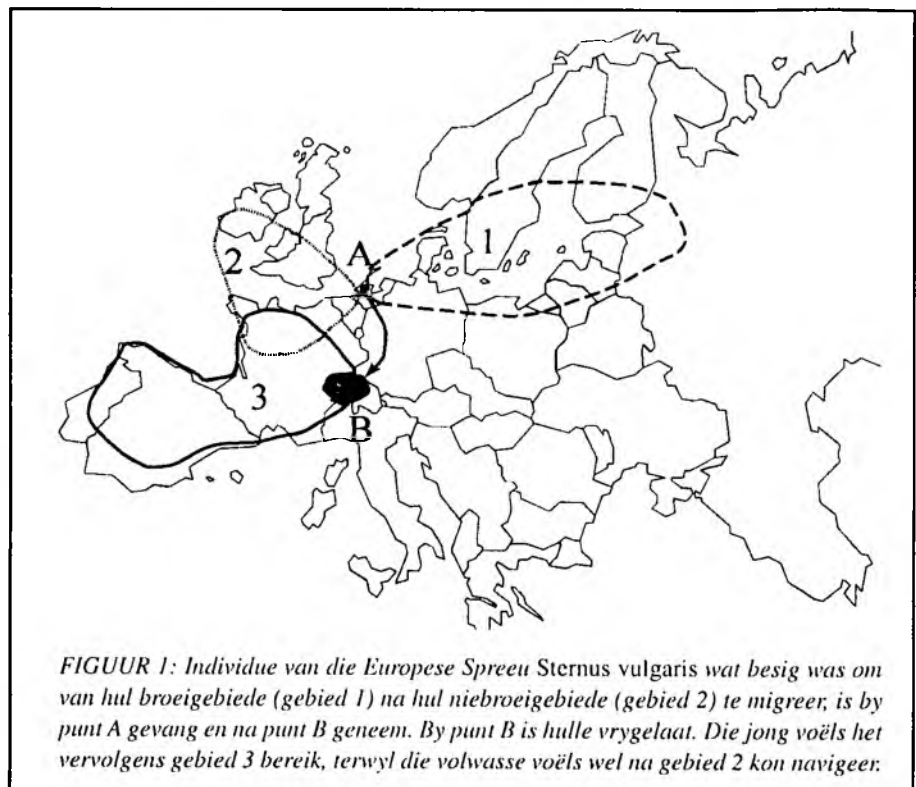
How birds orientate and navigate over long distances, remains one of the subjects of ornithology eliciting much interest. Birds use combinations of different sources of information to find direction and position. Some of these are the geomagnetic field, celestial bodies, mosaic and gradient maps, sound, smell, idiotetic information and others. Different species use different combinations of sources. This ability is partially inherent and partially learned. Aspects such as initial departure direction and course changes are genetic. This article shows that many aspects must be further researched before a coherent overview of orientation and navigation mechanisms in birds can be developed.

1. INLEIDING

Die kort en lang togte wat diere onderneem om van en na verskillende gebiede te beweeg, veronderstel 'n inherente vermoë om ten opsigte van eksterne en interne stimuli te kan oriënteer en navigeer, sodat tyd en posisie in ooreenstemming gebring kan word met die huidige en toekomstige behoeftes van die dier. Hierdie vermoë is veral by voëls baie duidelik waarneembaar,¹ maar geld ook vir baie ander diere.² Deur die duur van die periode van migrasie-onrustigheid ("Zugunruhe") van die Europese Wielewaal *Oriolus oriolus* en die Bont Vliegëvanger *Ficedula hypoleuca* in gevangenskap met vliegspoed te kombineer, het Naumann reeds in die 18de eeu gespekuleer dat sekere voëls na Afrika vlieg.³ Om dit te kan doen, moet die voëls nie net kan rigting hou nie, maar ook hul posisie kan bepaal.

Om rigting te kan bepaal en die bestemming te kan bereik, onderskei Berthold³ twee konsepte, naamlik oriëntering en navigering. Oriëntering is die handhawing van rigting ten opsigte van eksterne stimuli soos die aarde se magneetveld of sterre.

Navigering is die vind van opeenvolgende vaste punte en wegwysers soos berge, niebroeigebiede of spesifieke neste. Die volgende voorbeeld illustreer die verskil tussen die twee konsepte, alhoewel die twee nie wedersyds uitsluitend is nie.



FIGUUR 1: Individue van die Europese Spreeu *Sternus vulgaris* wat besig was om van hul broeigebiede (gebied 1) na hul niebroeigebiede (gebied 2) te migreer, is by punt A gevang en na punt B geneem. By punt B is hulle vrygelaat. Die jong voëls het vervolgens gebied 3 bereik, terwyl die volwasse voëls wel na gebied 2 kon navigeer.

* Die migrasie en bewaring van voëls in 'n Suider-Afrikaanse konteks het in die Desember 1997-nommer verskyn.

Die Europese Spreeu *Sturnus vulgaris* (wat in 1899 deur Cecil John Rhodes in Kaapstad vrygelaat is en teen 1973 reeds Durban bereik het⁴), is 'n intra-Europese migrant. Verskillende broeibevoelings (geografies gesien) in Europa migreer na verskillende, maar kenmerkende niebroeigebiede (sommige migreer selfs na Noord-Afrika⁵). Skandinawiese voëls migreer tipies na die noordelike dele van Wes-Europa (fig. 1). Elf duisend van dié voëls is in Nederland tydens migrasie na hul niebroeigebiede (Noord-Wes Frankryk, België en Suid-Engeland) gevang, bering, en in Switserland (600 km loodreg van hul migrasieroete) weer vrygelaat.⁶ Die jong voëls (op hul eerste migrasietog) het parallel met die oorspronklike migrasieroete voortgevlug, en het die suide van Frankryk, en die noordelike dele van Spanje bereik - niebroeigebiede wat atipies vir die bevolking is. Die meeste volwasse diere het egter die verplasing geakkommodeer en noordwes gevlug om hul oorspronklike en natuurlike niebroeigebiede te bereik. Die jong voëls het dus georiënteer en die korrekte rigting gehandhaaf, maar die ander gebied bereik. Die ouer voëls het egter wel vir die verplasing gekompenseer, hul oriëntering aangepas, en die regte bestemming, deur middel van navigering bereik. Die jong voëls het op hul terugtog na die broeigebiede wel hul oorspronklike broeigebiede weer gevind, maar daarna teruggekeer na die niebroeigebiede wat aanvanklik verkeerdlik bereik is.^{3,4,6}

Dit is dus duidelik dat daar heelwat meer meganismes van oriëntering en navigering ter sprake is, en dat wisselwerking tussen die twee voorkom. Vir die mens is dit moeilik om stimuli wat nie bewustelik deur ons waargeneem kan word nie, of nie vir oriëntering of navigering gebruik word nie, te "visualiseer". Vlermuise,⁷ dolfyne, en voëls soos die Grotwindswael *Aerodromus fuciphaga* en die Olievoël *Steatornis caripensis* navigeer deur van eggolokalisering gebruik te maak⁸ om die omgewing te "visualiseer"⁷. Hulle "sien" dus deur van klank eerder as lig gebruik te maak. Die mens is hoofsaaklik visueel ingestel, net soos ons in ons terminologie en algemene omgangstaal sekere aspekte visueel verwoord. "Visualiseer" verwys na 'n serebrale proses, terwyl die term "ek sien" kan verwys na die herkenning of erkenning van 'n konsep, sonder dat werklike sig noodwendig ter sprake kom.

Vlermuise, en in 'n groot mate ook dolfyne, is hoofsaaklik ouditories ingestel en "hoor" dus voorwerpe (of die afwesigheid daarvan) soos ons sien. Net so vorm honde, wat 300 000 keer meer sensitief vir sekere reuke is as die mens, 'n reukkaart bykomend tot die visuele inligting. Mense, veral blindes, kan wel klank gebruik om te oriënteer en te navigeer, of om 'n indruk van die grootte van 'n ruimte of vertrek te kry, maar kan dit nie direk visualiseer nie. Dit word nog moeiliker indien stimuli soos magneetvelde en gepolariseerde sonlig, waarvoor die mens nie bewustelik sensitief (of sensitief genoeg) is nie, ook ter sprake kom. Ons moet dus besef dat, alhoewel dit vir ons makliker is om ons voor te stel dat visuele waarneming vir oriëntering of navigering makliker is as magnetiese waarneming, dit nie vanselfsprekend so vir diere is nie. Dit is belangrik om hierdie menslike vooroordeel in ag te neem wanneer die sintuiglike aspekte van voëls (veral die ouditoriese en olfaktoriese) bespreek word.

Ander antroposentriese terme wat gereeld in die konteks van hierdie artikel gebruik gaan word (bv. kaart en kompas), mag dalk verwarrend wees, maar die gebruik hiervan is beter as om alternatiewe terme te skep en te definieer.² Ook gaan daar gereeld na diere anders as voëls verwys word. Ons huidige gebrekkige kennis aangaande oriëntering en navigering by voëls in die besonder en ander diere in die algemeen, noodsaak die verwysing na alternatiewe meganismes wat óf nie by voëls bestaan nie óf nog nie waargeneem is nie.

Nog 'n aspek wat uitgelig moet word, is dat sekere van die antroposentriese terme soos *kies*, *selekteer*, *memoriseer*, *kompenseer* en andere nie beskou kan word as doelbewuste oorewegings by diere soos by die mens nie. Dit veronderstel 'n "inherente bewustheid van self" by diere, en, alhoewel dit nie uitgesluit kan word nie,⁹ kan dit eerder as 'n inherente, niedoelbewuste proses beskou word.

Die doel van hierdie artikel is om die huidige, maar onvoldoende kennis aangaande die meganismes wat voëls gebruik om te oriënteer en te navigeer, te beskryf. Ons weet dat voëls van drie tipes inligting gebruik maak om te oriënteer en te navigeer. Met inagneming van die konteks en antroposentriese oorsprong van die beskrywende terme, word dit biologiese kompas, kaart en interne programme genoem.^{2,3}

2. BIOLOGIESE KOMPASSE

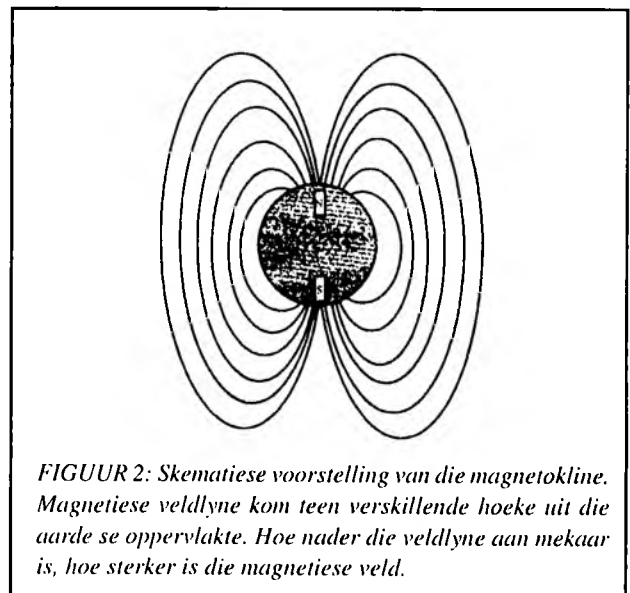
By voëls word kompas beskou as die waarneming van eksterne stimuli wat gedurende die hele migrasieroete gebruik kan word om rigting te bepaal. Seker die bekendste navorsers in dié verband is Wolfgang en Roswitha Wiltscho, tans by die Universiteit van Frankfurt am Main. Die bevindinge van hierdie navorsers en verskeie ander, word hieronder weergegee.

Slegs twee bronne van stimuli is globaal beskikbaar, naamlik die geomagnetiese veld en hemelliggame, en elkeen hiervan het sy eie dimensies waarvoor gedurende 'n lang tog gekompenseer moet word.¹⁰

2.1 Die geomagnetiese kompas

Dit is reeds sedert 1950 bekend dat voëls ten opsigte van die geomagnetiese veld kan oriënteer. Een van die interessante wetenskaplike ontrafelings was om te bepaal hoe die verskillende dimensies van die geomagnetiese veld 'n rol speel in die oriëntasievermoë van voëls. Om dit te kan verstaan, moet daar eers na die eienskappe van die geomagnetiese veld gekyk word.

Die geomagnetiese veld van die aarde bestaan uit magnetiese veldlyne wat van pool tot pool om die aarde strek. Die pole hier ter sprake is nie die geografiese pole waarom die aarde draai nie (rotasie-as), maar die magnetiese pole. Die Noord magnetiese pool is op 79°N in plaas van 90°N geleë; die Suid magnetiese pool op 65°S in plaas van 90°S. Verder is hierdie magnetiese pole nie staties nie, maar verskuif stadig teen 'n koers van sowat 1° per dekade. Kleiner daaglikse variasies in die geomagnetiese veld kom as gevolg van sonaktiwiteit voor, asook plaaslike

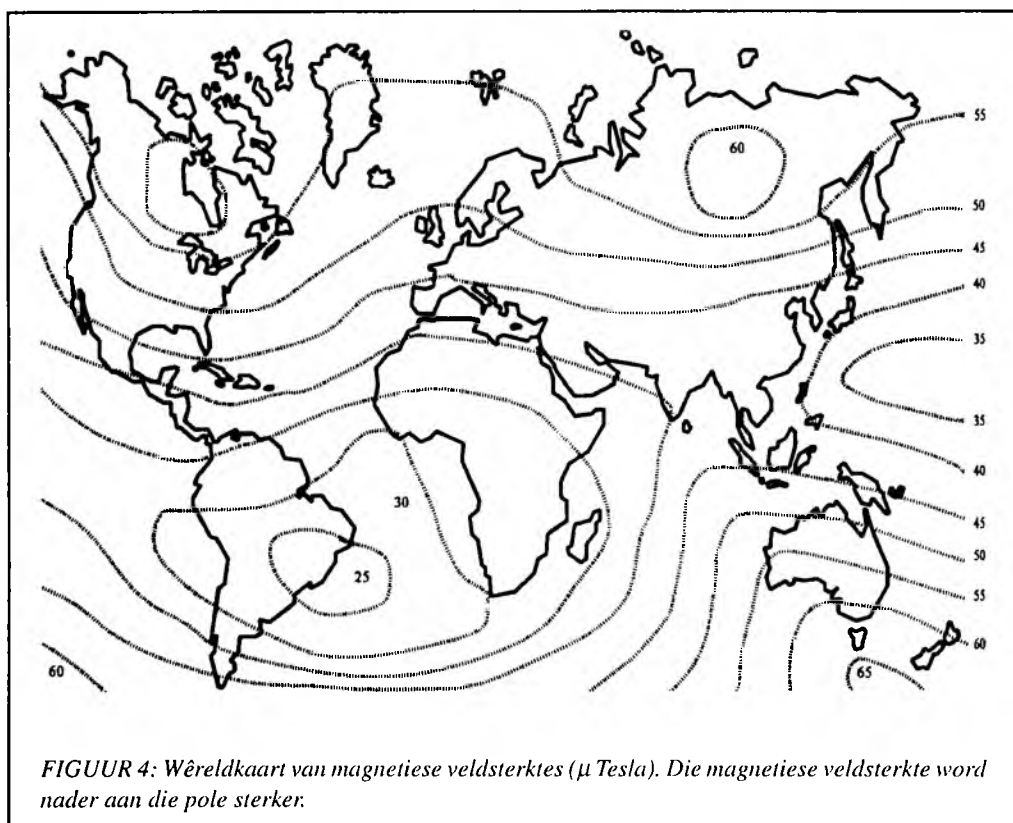
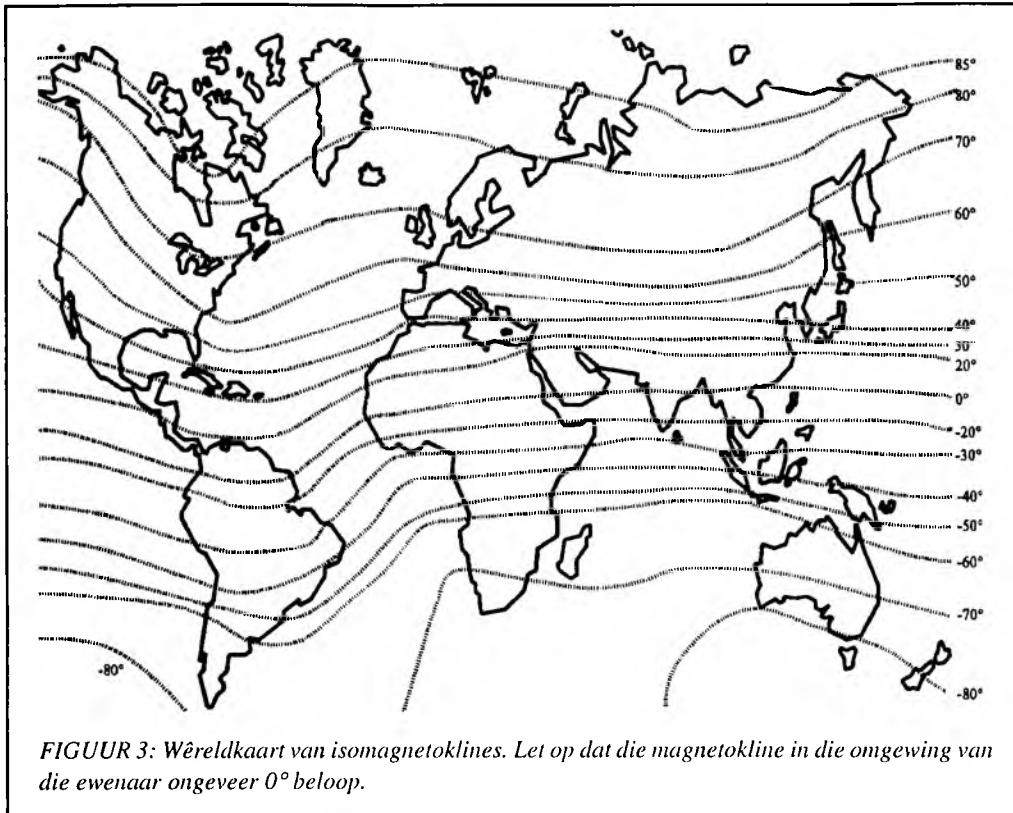


FIGUUR 2: Schematiese voorstelling van die magnetokline. Magnetiese veldlyne kom teen verskillende hoeke uit die aarde se oppervlakte. Hoe nader die veldlyne aan mekaar is, hoe sterker is die magnetiese veld.

afwykings as gevolg van geologiese formasies. (Laasgenoemde kan moontlik addisionele inligting aangaande posisie verskaf met 'n mosaiëkkaart - kyk 3.1.) Gedurende die evolusionêre ontplooiing van voëls oor die afgelope 150 miljoen jaar¹¹ het die Noord- en Suidpool ook verskeie maal van polariteit verwissel (m.a.w. noord met suid en omgekeerd), en dit mag weer gebeur.

Die geomagnetiese veld bevat drie meetbare dimensies wat potensieel bruikbaar is vir oriëntasie, naamlik: veldsterkte, polariteit en die magnetokline. Aangesien die drie dimensies

funksies van mekaar is, moet die onderlinge verband eers verduidelik word. Net soos die noord- en suidpole van magnete mekaar aantrek en gelyknamige pole mekaar afstoot, so verskil die eienskappe van die aarde se geomagnetiese pole. Hierdie polarisasie kan deur 'n klassieke magnetiese kompasnaald onderskei word deur parallel met die veldlyne te oriënteer (fig. 2). Magnetokline is die hoek of inklinasie tussen die magnetiese veldlyne en die aarde se oppervlak. Naby die ewenaar is die lyne horisontaal met die oppervlak van die aarde (0°), maar nader aan die pole word die magnetokline stelselmatig groter totdat



dit 90° by die Noordpool en -90° by die Suidpool behoort. Suid-Afrika se magnetokline is ongeveer -70° (fig. 3). Die veldsterkte, voorgestel deur die hoeveelheid lyne wat uit die aarde se oppervlak kom, neem nader aan die pole toe. Die geomagnetiese veldsterkte in die grootste gedeelte van Afrika is ongeveer $30 \mu\text{Tesla}$, terwyl dit in Skandinawië ongeveer $50 \mu\text{Tesla}$ behoort (fig. 4).^{2, 10, 12, 13}

2.1.1 Veldsterkte

Biologies is daar direkte en indirekte maniere om die sterkte van die geomagnetiese veld waar te neem. Net soos 'n bewegende spoel in 'n magnetiese veld 'n ooreenstemmende elektriese veld induiseer, so kan die beweging van seestrome in die aarde se magnetiese veld ook 'n elektriese veld tot gevolg hê.¹⁰ Dit is bekend dat diere wel die vermoë het om elektriese velde waar te neem. Die integument van veral akwatiese diere isoleer die interne organe van die eksterne omgewing en veroorsaak 'n elektriese veld om die diere in die vorm van 'n bilobiese dipool. Verskeie diere het elektriese sensors om prooi waar te neem deur middel van veranderings in hierdie elektriese veld. Die hoek waarmee die seestrome deur die geomagnetiese veld beweeg, bepaal die sterkte van die elektriese veld en hiervolgens kan diere dan teoreties indirek oriënteer. Oriëntering op hierdie manier word wel by rogge (*Chondrichthyes*) aangetref, maar by geen ander diere wat getoets is, insluitende voëls, kon definitief bewys word dat elektriese of geomagnetiese veldsterktes vir oriëntering of navigering gebruik word nie. Verandering in veldsterktes as gevolg van magnetiese sonstorms versteur wel die migrasiepatrone van voëls,¹⁰ maar heelwat navorsing sal nog gedoen moet word om die invloed van magnetiese veldsterktes te bepaal. Veldsterktes kom weer ter sprake wanneer kaarte bespreek word (sien afdeling 3).

2.1.2 Polariteit

Duiwe, waarvan die magnetiese veld rondom hul koppe deur middel van spoel verander is, raak op bewolkte dae gedisoriënteerd. Eksperimente het ook aangetoon dat beide dag- en nagmigrerende voëls wel geomagnetiese inligting gebruik. Dit is bepaal deur enkelvoëls in Emlen-tregters te plaas.³ Die voël in die tregter staan op 'n inkkussinkie (fig. 5A). Wanneer die voël teen die kant van die tregter spring om uit te kom, laat die ink onder sy pote merke op die wand van die tregter (fig. 5B). Wanneer die tyd aanbreek om te migreer (indien ons aanvaar dat dit 'n migrerende voël is), toon die voël 'n verandering in gedrag wat as migrasie-onrustigheid bestempel word, soos wat Naumann ook waargeneem het. Dit manifesteer as 'n neiging om meer in 'n bepaalde rigting te spring (as gevolg van opeenvolgende pogings om te ontsnap) as enige ander. Hierdie voorkeurigting kan maklik bepaal word deur die plek wat die meeste inkerke op het as 'n kompasrigting te meet. Verder kan die magnetiese veld om die tregter kunsmatig deur elektriese spoel verander word om 'n vals noord te skep en die verandering in fokus van migrasie-onrustigheid as 'n ooreenstemmende rigtingverandering te meet. Verandering in voorkeurigting kan dus bewerkstellig word deur die magnetiese noord te manipuleer. Ook kan die inklinasie na 90° verander word, sodat geen inligting oor rigting beskikbaar is nie. Die twee hoofbevindinge van hierdie

eksperimente was dat baie voëlspesies wel ten opsigte van die geomagnetiese veld kan oriënteer, maar dat polariteit as dimensie van die geomagnetiese veld nie 'n groot rol speel nie.^{3, 10, 12, 13, 14, 15}

Die onvermoë om die polariteit van die geomagnetiese veld te kan waarneem (of om daarop te reageer), het waarskynlik as gevolg van herhaalde polariteitswisselings gedurende die evolusionêre ontwikkeling van voëls ontstaan. Na elke wisseling was daar waarskynlik 'n natuurlike seleksieproses wat individue wat van polariteit gebruik gemaak het, geëlimineer het. Polariteitsverwisselings, wat baie vinnig kan plaasvind, veroorsaak egter nie 'n permanente verandering in die inklinasiedimensie van die geomagnetiese veld nie, en die individue wat hierdie dimensie gebruik, sal dus beter oorleef, en die gene oordra aan meer suksesvolle nakomelinge.

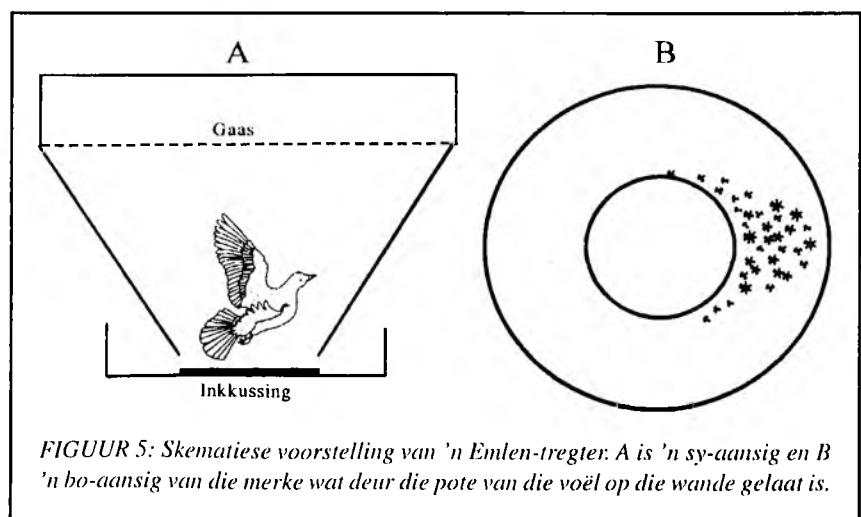
2.1.3 Magnetokline

Voëls oriënteer dus nie deur tussen noord en suid te onderskei nie, maar hoofsaaklik ten opsigte van die magnetokline. Oriëntering is dus ten opsigte van 'poolwaarts' en 'ekwaterwaarts'. Hoe nader aan die ewenaar beweeg word, hoe minder inligting is egter beskikbaar om die twee te onderskei, aangesien die inklinasie nader aan 0° neig, en min aanduiding van rigting op die manier beskikbaar is.^{2, 10, 12, 13, 14, 15} Om die magnetokline te kan bepaal, is 'n eksterne verwysingsraamwerk wel nodig en dit word waarskynlik deur die sigbare horison³ of swaartekrag verskaf.¹⁰ 'n Aanduiding van hierdie wisselwerking is die feit dat baie migrerende voëls tydens mis gedisoriënteerd raak.³

'n Magnetokliniese kompas bied ook 'n gedeeltelike teoretiese verklaring³ hoe voëls die "grootsirkelroete" kan volg.¹ Gedurige koersaanpassings kan vir 'n lang gedeelte van die roete veroorsaak dat die voël 'n amper konstante inklinasie ervaar. Dit is vergelykbaar met die uitklim van 'n bolvormige heuwel (die helling word al hoe kleiner nader aan die top), deur die helling waarteen geklim word, konstant te hou. Die roete na die kruin is dus krom, en nie reguit nie.

2.1.4 Waarneming van die magnetiese veld

Die volgende vraag wat ontstaan, is hoe die magnetiese veld waargeneem word. Om die magnetiese veld te kan waarneem, is magnetiesensitiewe materiaal nodig. Biologies gesproke is daar vier moontlikhede wat as kompas kan dien, naamlik magnetiet, fotoreseptore, melanien en biogeniese radikale.³ Die laaste twee is in hierdie stadium eerder hipoteties - oor die eerste twee is heelwat meer bekend.



FIGUUR 5: Skematiese voorstelling van 'n Emlen-tregter. A is 'n sy-aansig en B 'n bo-aansig van die merke wat deur die pote van die voël op die wand gelaat is.

Net soos klein magnete deur magnetiese pulse geroëntreer kan word, so kan die oriëntasie van die Rysvoël *Dolichonyx oryzivorus*¹² en 'n migrerende Glasogie (*Zosterops lateralis*)¹⁶ met ongeveer 90° verander deur magnetiese pulse aan die kop toe te dien. 'n Magnetiese reseptor in die brein word dus gepostuleer en, alhoewel magnetiet ('n magnetiese materiaal; Fe₃O₄) in voëls se koppe aangetref word, is die meganoreseptor nog nie gevind nie.¹² Hierdie materiaal kom op verskeie streke in die brein voor. Ongeveer 30% van die selle in die pineale streek van die duif se brein gee elektriese reaksies op veranderinge in die horisontale of vertikale komponente van die aarde se magnetiese veld. Ysterbevattende weefsel kom ook aan die basis van die snawel naby die reuksintuie voor, asook elders in die kop.¹² 'n Moontlike meganoreseptor wat sensitief genoeg behoort te wees, kan gevorm word deur 'n kombinasie van 'n biologies gevormde magnetietkristal en 'n haarsel, wat die wringkrag uitgeoefen deur die magnetiese veld kan waarneem. So 'n reseptor kan waarskynlik ook die hoek tussen die magnetokline en swaartekrag integreer.¹⁷

Die tweede moontlike manier van waarneming is deur middel van fotoreseptore in die retina.³ Die sensoriese selle van die retina bevat pigmentmolekules waarvan die elektrone, indien dit deur lig van die regte golflengte getref word, na 'n hoër energievlak beweeg. Hierdie molekules kan teoreties as klein magnete optrec en inligting via die optiese senuwee aan die brein verskaf. Die Australiese ekwivalent van ons Glasogie is 'n migrerende voëlsoort. Onder gekontroleerde toestande kan dié voël wel rigting bepaal in groen of blou lig, maar nie in rooi lig nie.¹⁸ 'n Kombinasie van 'n liggebaseerde en magnetietkompas in die kop van die voël kan teoreties nie alleen rigting nie (ligkompas), maar ook die posisie (magnetietkompas) bepaal deur variasie in veldsterkte te kan waarneem.¹²

Alhoewel die magnetokline dus 'n kontinue bron van inligting bied wat nie aan sirkadiëse of seisoenale verandering onderhewig is nie, kan dit nie orals, en ook nie in isolasie gebruik word nie. Ander verwysingsbronne is dus nodig om koers te kontroleer en te kalibreer. Een van hierdie bronne is die posisie van die hemelliggame. Die son, maan en sterre word gebruik, maar soos reeds uit die vorige bespreking afgelei kan word, is dit ook nie 'n eenvoudige saak nie. Die son, maan en sterre verskil van mekaar ten opsigte van velerlei eienskappe, en moet dus afsonderlik beskou word.

2.2 Die sonkompas

Die posisie van die son het vier dimensies, naamlik:

- 1) die hoogte bokant die horison;
- 2) die rigting of asimut van die son, wat die geografiese rigting van die loodlyn van die son met die horison verteenwoordig;
- 3) die kompasrigting waar die son opkom en ondergaan en
- 4) die gedifferensieerde polarisasie van die verskillende dele van die lug.

Vanuit die dier se konteks beweeg die son oor die hemelruim. Die bekendste voorbeeld van 'n dier wat die son vir navigasie en oriëntering benut, is die heuningby. Die hoek tussen die asimut en die voedselbron word in 'n dans aan ander bye oorgedra wat daarna dieselfde roete kan volg. Heelwat ander diere gebruik ook die son, maar dit blyk dat die hoogte van die son as sodanig nie deur diere gebruik word nie.^{3, 10, 12, 13}

Wedvlugduiwe en die Swartbekpylstormvoël *Puffinus puffinus* is voorbeelde van voëls wat langer neem om na die nes terug te keer tydens bewolkte weer as in sonnige toestande. Eksperimente met sirkelvormige hokke waarvan die rigting van die son deur middel van spieëls verander word, het ooreenstem-

mende verandering in migrasie-rusteloosheid by die Europese Spreeu tot gevolg. Die teenwoordigheid van 'n sonkompas is dus wel deeglik aangetoon, maar die gebruik van die son is nie 'n eenvoudige proses nie. Eerstens is die asimut van die son nie konstant nie, en tweedens verander die polarisasie van sonlig ook gedurende die dag.^{2, 3}

2.2.1 Asimut

In teenstelling met die hoofsaaklik statiese geomagnetiese veld is die son as bron van inligting vir oriëntering en navigering siklies en nie konstant nie, aangesien die asimut en hoogte kontinu, maar teen 'n nie-konstante koers verander. Die son beweeg teen 'n koers van 15° per uur,¹⁰ maar die verandering in asimut is nie konstant nie.² Soggens en saans is die koers van verandering stadiger, en vinniger in die middag. Hierdie daaglikse veranderinge is ook afhanklik van breedtegraad en seisoen. Dit beteken dat diere wat die son gebruik vir hierdie beweging moet kan kompenseer, en dit kan net gebeur indien tyd ook 'n rol speel. Sommige skoelappers kompenseer nie vir tyd nie, maar miere, bye, visse en voëls beskik wel oor 'n tydgekompenseerde sonkompas.^{2, 10} Hierdie wisselwerking tussen tyd en son word onder andere bestudeer deur die sirkadiëse ritmes (en dus ook tydsbewustheid of klok) van diere kunsmatig te verander en hierdie diere se oriëntasie ten opsigte van die son te voorspel, te meet en te vergelyk met dié van kontrolediere.^{2, 8, 10}

Op hierdie stadium weet ons van drie verskillende maniere hoe daar by die gebruik van 'n sonkompas vir tyd gekompenseer kan word. Sekere visse beskik oor een of ander inherente klok onafhanklik van die son.¹⁰ Voëls en insekte gebruik byvoorbeeld die asimut self as aanduiding van tyd, maar waarskynlik op twee verskillende maniere. Miere en bye interpoleer moontlik tussen verskeie opeenvolgende en gememoriseerde asimutposisies ten opsigte van fisiese kenmerke in die onmiddellike landskap,² en oriëntering word dus tot bekende gebiede beperk. Die eerste migrasietog (soos by voëls) kan dus nie hiervolgens gebeur nie. Voëls memoriseer waarskynlik opeenvolgende posisies van die asimut ten opsigte van 'n inherente klok^{10, 19} en kan dus tydens migrasie gedurig hiervoor kompenseer, aangesien die seisoen en breedtegraad waar die voël hom bevind die koers van verandering gedurende die dag beïnvloed.²⁰

Die vermoë om tyd, seisoen en breedtegraad met die asimut te kan integreer, word waarskynlik bepaal deur 'n inherente integreringsfunksie (efemerisfunksie) waarvan die mate van akkuraatheid tussen verskillende diergroepe verskil.² Bye is beter as miere, en voëls blyk ook oor 'n goeie efemerisfunksie te beskik, maar die stand van kennis oor hierdie aspek is nog gebrekkig.² Onder eksperimentele toestande is die akkuraatheid van die tydgekompenseerde sonkompas vir wedvlugduiwe in die orde van 3,4 - 5,1°.³ Alhoewel hierdie vermoë van voëls om ten opsigte van die son te oriënteer en te navigeer wel inherent is, moet dit egter aangeleer word.³

In die oog van die voël is daar 'n kamagtige struktuur wat as die *pecten oculi* bekend staan en waarvan die grootte en vorm grootliks tussen spesies kan verskil. Die struktuur is geleë op die blindevlek, en is gepigmenteerd.²⁰ Die waarskynlikste funksie van die *pecten oculi* is die voorsiening van voedingstowwe aan die binnekant van die oog self.^{8, 1} 'n Ander moontlike funksie is die waarneming van die asimut. Die vorm en voorkoms van die *pecten oculi* is sodanig dat dit teoreties 'n skerp omlynde skaduwee op die retina kan vorm in die omgewing van die beeld van die horison. Dit kan dus die bepaling van die asimut moontlik maak, maar hiervoor is daar nog geen bewyse nie.¹⁰

2.2.2 Polarisasie

Die son as sodanig is 'n direkte bron van lig, maar die gereflekteerde lig van die son word deur die mens net as blou lug gesien. Die mate van polarisasie van die blou lug is verskillend op verskillende afstande van die son. Diere, soos bye en miere, maak hiervan gebruik om, indien hulle in skaduwee beweeg, nog steeds te kan oriënteer deur na die polarisasie van sigbare gedeeltes van die blou lug te kyk. By voëls speel die oriëntasie van die gepolariseerde lig tydens sonsondergang waarskynlik 'n groot rol. Sommige spesies wat tydens die nag migreer, oriënteer die rigting van die komende nag se vlug ten opsigte van die ondergaande son.^{22, 23} Tydens sonsondergang is die rigting van polarisasie ongeveer noord-suid. Dit gebeur wanneer die son reg in die weste ondergaan - 'n toestand wat tydens migrasieperiodes heers. Dié vorm van polarisasie gee egter geen aanduiding van welke rigting noord of suid is nie, en 'n addisionele bron van verwysing is dus nodig om die regte rigting te kan bepaal. Die posisie van die ondergaande son is in dié geval dan die beste aanduiding van welke van die twee rigtings noord of suid is. Hierdie twee bronne van inligting word deur sekere voëls in kombinasie aangewend.^{2, 10}

2.3 Die maankompas

Heelwat minder oor voëls se gebruikmaking van die maan as oor die son is bekend. Die maan as verwysing vir oriëntering verskil in 'n paar opsigte van die son. Eerstens is die maan net sigbaar vir die helfte van die nag, tweedens is daar maandelikse siklusse in terme van rigtings van beweging (nie jaarliks soos met die son nie), en dertens is daar periodes van donkermaan wanneer die maan nie duidelik sigbaar is nie. Sekere voëls migreer net in die nagte wanneer die maan sigbaar is, maar dit mag moontlik met beter sigbaarheid eerder as met oriëntasie geassosieer wees. Ander voëls se migrasie word weer geïnhibeer deur sterk maanlig,¹⁰ aangesien die sterre dan minder sigbaar is.^{3, 8} Eende gebruik moontlik die maan net soos die son,³ maar wat die omvang of belang hiervan is, is nie duidelik nie.⁸

'n Verdere aspek is dat maanlig ook gepolariseer is en dat dit 'n moontlike addisionele bron van inligting vir voëls mag wees. Die rigting van polarisasie is noord-suid ($\pm 28^\circ$), en dit bly relatief konstant deur die nag sodat tydkompensasie nie nodig is nie. Daar is egter nog geen dier bekend wat definitief hierdie inligting gebruik nie. Die maankompas word waarskynlik deur meer diere benut as waarvan ons bewus is, en heelwat meer navorsing kan dus nog hieroor gedoen word.^{3, 10}

2.4 Die sterkompas

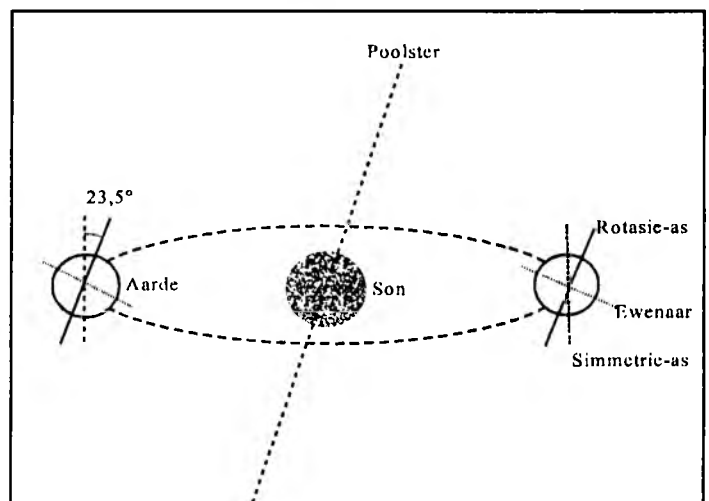
Soos reeds voorheen gestel,¹ is die nag 'n goeie tyd om te migreer. Een van die voordele is die beskikbaarheid van die sterre as verwysingsbron. Sterre verskil van die son en maan in dié opsig dat dit meer as net 'n enkele punt in die lug is. Die tweedimensionele aard van die sigbare sterreheemel, gekoppel aan die nievariërende onderlinge patroon van sterre, bied meer inligting as die eendimensionele aard van die son of maan. Noord kan maklik van suid onderskei word, en om breedtegraad te bepaal, is tyd nie 'n faktor soos met die son nie.¹⁰ Om die sterreheemel as kompas te kan verstaan, moet sekere aspekte hiervan eers verduidelik word.

Onafhanklik van sy eie rotasie, het 'n tol wat spin ook 'n sekondêre beweging indien dit nie reghoekig met die oppervlak spin nie. Hierdie sekondêre beweging kan as 'n stadige beweging van die rotasie-as van die bokant van die

tol gesien word, en is baie stadiger as die rotasie om die tol se eie as. Die rotasie-as verander dus gedurig. Aangesien die aarde se rotasie-as met $23,5^\circ$ van die as van simmetrie ten opsigte van die son (oftewel die as van die aarde se rotasie om die son) verskil (fig. 6), roteer die rigting van die rotasie-as van die aarde ten opsigte van die sterreheemel teen 'n koers van een omwenteling elke 25 800 jaar. Dit beteken dat die rigting van die aarde se rotasie-as, waarvan die noordelike deel op die oomblik na die huidige poolster wys, stadig maar seker verander met 'n maksimum uitwyking van 47° ($2 \times 23,5^\circ$) oor 'n siklus van 25 800 jaar. Hierdie siklus word die preessie genoem. Boonop is die $23,5^\circ$ afwyking van die rotasie-as met die simmetrie-as ook nie konstant nie, en ossilleer met $1,4^\circ$ na weerskante van die $23,5^\circ$ hoek oor 'n siklus van 41 000 jaar. Die rigting van die rotasie-as verander dus gedurig oor lang periodes.¹⁰

Gesien oor die 150 miljoen jaar van die evolusionêre ontwikkeling van voëls¹¹ is dit egter moontlik dat selfs hierdie periodes te kort is om die gedurige verwisseling van die poolster geneties vas te lê, deur elke keer op 'n ander spesifieke ster te fikseer as synde die "poolster".¹⁰ Gedurende die mens se onlangse geskiedenis was daar net een poolster, naamlik *alpha Ursae Minoris* of Polaris in die sterrebeeld die Klein Beer. Drie-duisend jaar gelede was dit *alpha Draconis* of Thuban in die Draak. In die jaar 10100 sal dit *alpha Cygni* of Deneb in die Swaan wees. Sou 'n spesifieke ster as 'poolster' geneties gefikseer word, sou die afwyking in rigting (tot 47° van die korrekte koers) van migrasie hierdie individue deur natuurlike seleksie geëlimineer het. Die suidelike hemelruim het egter geen duidelike sterre wat die huidige rotasie-as kenmerk nie. Spesifieke sterre en sterrebeelde kan dus nie as 'n goeie rigtingwyser dien nie.

Die een aspek wat wel konstant en betroubaar is, is die punt van rotasie van die sterre rondom die rotasie-as (soos gesien vanaf die aarde). Aangesien die posisie van die sterre ten opsigte van mekaar altyd konstant bly, is die posisie van die rotasie-as dié punt in die sterreheemel waarom al die ander sterre gedurende die nag roteer. In die hemelruim van die Noordelike Halfrond word dié punt gekenmerk deur Polaris in die sterrebeeld die Klein Beer, maar die Suidelike Halfrond toon net 'n donker kol. Die voordeel verbonde aan die gebruik van die sterpatroon (ekwivalent aan 'n voëlsterrebeeld) om die rotasie-as te bepaal,



FIGUUR 6: Skematiese voorstelling om die verhouding van die aarde se rotasie-as, simmetrie-as en ewenaar ten opsigte van die son en poolster te illustreer. Let op dat die skema nie volgens skaal is nie - die poolster is so ver van die aarde af dat die rotasie-as altyd na die poolster wys, ongeag van die wenteling van die aarde om die son.

is dat die effek van presessie nie 'n rol speel nie en dat geen tydkompensering nodig is nie. Die rotasie-as bly op 'n konstante posisie elke nag gedurende die hele leeftyd van enige organisme. Die verskuiwing van die rotasie-as as gevolg van presessie is te stadig om enigsins 'n organisme te beïnvloed.¹⁰

Alhoewel die belangrikheid van sterre reeds vroeër in oop hokke ondersoek is, het Sauer in 1957²⁴ en Emlen in 1967²⁵ voëls se oriëntering in planetariums ondersoek. In een van die klassieke eksperimente in die biologie het onvolwasse, nagmigrerende voëls onder natuurlike (werklike sterre), sowel as onder kunsmatig korrekte sterre (planetarium), na die magnetiese suide georiënteer. Toe die planetariumbeeld met 180° gedraai is, het die voëls egter magneties noord, in die rigting van die kunsmatige rotasie-as gevlieg. Onvolwassenes wat onder 'n statiese hemelruim groot geword het, het egter nie 'n sterkompas ontwikkel nie.^{2, 3, 8, 10, 21}

Emlen het nog verder gegaan en die rotasie-as vanaf Polaris na *alpha Orionis* of Betelguese in die sterrebeeld Orion kunsmatig verskuif. Onvolwasse Indigo Mossies *Passerina cyanea* wat onder die kunsmatige hemelruim grootgemaak is, het die rotasie-as vir oriëntering gekies. Selfs 'n totaal vreemde sterpatroon, bestaande uit net 16 sterre, bied genoeg inligting aan jong voëls om die rotasie-as te kan bepaal. Nadat die rotasie-as gememoriseer is, is rotasie self nie meer nodig nie en word die korrekte posisie van die rotasie-as ten opsigte van statiese, nieroterende sterre gekies. Nog verdere bewyse vir die gebruik van die sterpatroon om die rotasie-as te bepaal, het gekom deur sekere sterre uit die patroon te verwyder. Emlen het bewys dat verskillende individue van die Indigo Mossie verskillende sterpatrone (of voëlsterrebeelde) selekteer om die rotasie-as te kan bepaal.^{2, 3, 10, 13, 25}

Voëls wat oor die ewenaar migreer, sou egter nie voortdurend van die noordelike rotasie-as gebruik kan maak nie. Dit is moontlik dat 'n tydgekompenseerde sterkompas, gebaseer op voëlsterrebeelde naby die sterre-ewenaar, gebruik kan word, maar dan moet die verskillende seisoene ook in ag geneem word. Die posisie van die sterrebeelde verskil tussen lente wanneer die voëls hier arriveer en herfs wanneer hulle vertrek.¹⁰ Of die rotasie-as van die suidelike hemelruim, alhoewel minder duidelik gemerk deur helder sterre, wel gebruik word, kon nie uit die literatuur vasgestel word nie, maar die moontlikheid bestaan wel.

'n Heel ander manier om te bepaal hoe voëls die sterrehemel gebruik om te kan oriënteer, is deur Emlen en medewerkers in 1978 gedoen. Witkeelmosse *Zonotrichia albicollis* (nagmigrerders in Noord-Amerika) is vanuit ballonne op onderskeidelik betrokke en helder nagte gedurende die lente-migrasieseisoen vrygelaat en met radar gevolg ('n radarweerkaatsende materiaal is aan hulle vasgemaak). Die voëls wat op helder nagte vrygelaat is, het binne 'n minuut die regte rigting gekies en 'n konstante koers gehandhaaf. Die wat onder betrokke omstandighede vrygelaat is, het langer geneem om ongeveer in die regte rigting te vlieg. Heelwat het egter in sirkels gevlieg.^{2, 3, 4, 10}

Sterre speel dus 'n belangrike rol in die oriëntering van voëls wat in die nag migreer. Dit is egter ook duidelik dat hierdie aspek, net soos met die sonkompas, 'n mate van leer vereis. Veral jong voëls het 'n spesifieke periode van sensitiviteit waartydens die sterkompas ontwikkel word.⁸ Daar is al gesien dat kuikens van sterretjies en meue op hul nes in die nag na die hemel staar.²¹ Of dit spesifiek is om die rotasie-as waar te neem, is nie bekend nie. Dit is ook duidelik dat van die ander bronne ook 'n rol speel. Die ander hoofbron van inligting, naamlik kaarte, moet eers bespreek word voordat die integrasie van die verskillende bronne van inligting aandag kan geniet.

3. KAARTE

Een van die broeikolonies van die Swartbekpylstormvoël is 'n 100 ha-eiland naby Wallis waar 70 000 individue voorkom. Nadat die kuikens uitgebroei het, bereik hulle 'n gewig van 50% meer as dié van hul ouers. Die ouers verlaat dan die eiland en word tien dae later deur die onvolwassenes gevolg. Waar hulle heengaan, is nie bekend nie, maar een onvolwassene is 13 dae later en 9 600 km verder in Brazilië gevind (738 km per dag). Die migrasie na Suid-Amerika is dus inherent en nie aangeleer nie. Twee tot vier jaar later, wanneer die jong voëls geslagsrypheid bereik het, keer hulle na die eiland terug en land binne 50 m van waar hulle uitgebroei het. Dit is onwaarskynlik dat die geomagnetiese of sterkompas akkuraat genoeg is om dieselfde posisie so presies weer terug te vind.¹⁰ Heelwat ander voorbeelde van akkurate terugkeer van individue na die vorige seisoen se broeiplekke is bekend. Grootstreepswaels *Hirundo cucullata* keer gereeld na hul neste in Suid-Afrika terug nadat die niebroeigebiede in sentraal Afrika besoek is (eie waarnemings).

Akkurate navigering (in teenstelling met oriëntering) benodig 'n kaartgevoel waarbinne geheuekaarte saam met die dier se eie ervaring ontwikkel. 'n Geheuekaart (net soos enige ander kaart) is 'n meganisme om inligting aangaande die ruimtelike verhouding (afstand en rigting, nie net rigting soos met kompas nie) tussen bestemming en wegwysers te kan stoor en oproep. Van alle aspekte van migrering en navigering by voëls en ander diere is die kaartgevoel die een wat die minste verstaan word.¹⁰ Twee moontlike kaarttipes kan bestaan, maar dit moet uitgewys word dat dit nie bekend is hoe die inligting gestoor of onttrek word nie.

3.1 Mosaiekkkaart

Die mosaiekkkaart is 'n weergawe van die ruimtelike verhouding van individuele landtekens soos berge, bome en riviere op enige skaal van toepassing vir die organisme. Hierdie landtekens en afstande tussen landtekens moet deur elke organisme deur eksploratiewe togte geleer word. Indien die organisme buite die kaartgebied beland, sal die mosaiekkkaart onbruikbaar wees. Vir voëls mag die mosaiekkkaart groter in omvang wees as bloot die plekke wat reeds besoek is. Dit is omdat groot landtekens soos berge, kuste en bome buite die spesifieke ervaringsgebied nog steeds sigbaar is, sonder dat dit fisies besoek is. Daar is dus 'n vermindering in die mate van herkenning van landtekens hoe verder die organisme van sy blyplek (nes of slaapplek) af beweeg. Die ervaring met duiwe en ander diere toon dat sulke mosaiekkkaarte (in welke vorm ookal), wel bestaan.^{2, 3, 10, 13} Geen aanduiding van 'n inherent aangebore mosaiekkkaart, of enige ander kaart, bestaan nie.²¹ Onderliggend aan die vorming van 'n mosaiekkkaart, asook heelwat ander aspekte van migrering, is dat voëls ook visueel moet kan waarneem.

3.1.1 Visie

Direkte visuele waarneming van landtekens en wegwysers is vir baie voëls van groot belang, nie net vir navigering en oriëntering nie, maar ook vir voedselvergaring, predatorontwyking en gedrag. Die sigskerpte (die vermoë om twee of meer visuele stimuli wat ruimtelik van mekaar geskei is, te kan onderskei) van voëls is nie so goed soos voorheen vermoed is nie. Roofvoëls se sigskerpte is in die algemeen beter as dié van die mens, maar die sigskerpte van passeriene voëls en die wedvlugduif is swakker as dié van die mens.⁸

Sigskerpte is veral ter sprake wanneer hoofsaaklik dag-

aktiewe voëls nagmigreerders is. Hulle sigskerpte is goed genoeg om tydens die nag op groot hoogtes te kan vlieg sonder om teen ander migrerende voëls en berge vas te vlieg en om wegwysers soos kuslyne en riviere te kan waarneem, maar is nie goed genoeg om tussen takke en ander obstruksies te kan vlieg nie. Om sulke ongelukke te voorkom, begin en eindig baie hul nagtelike vlugte vanaf boomtoppe of ander hoë punte vanwaar hul ook ander aspekte soos die asimut en polarisasie kan waarneem. Of daar enig akkommodering vir nagvisie plaasvind, soos by die mens, is nog nie bekend nie.³

3.2 Gradiëntkaart

'n Gradiëntkaart is gebaseer op die gradiënte van ten minste twee fisiese veranderlikes wat sistematies oor groot afstande verander,³ maar nie noodwendig in dieselfde rigting nie. Een manier om dit te visualiseer, is die verskillende hoeke waarmee konsentriese sirkels of ovale vanaf twee verskillende oorsprongpunte mekaar kruis. Dit is dan teoreties moontlik om enige posisie te kan bepaal deur net na die hoeke van kruising te kyk.² Een van die moontlike fisiese veranderinge is die magnetiese veldsterkte en inklinasie, gekoppel met magnetiese pole, of swaartekrag.¹⁷ Alhoewel geen bewyse vir hierdie of enige ander kombinasie gevind kon word nie, word dit ook nie uitgesluit nie.³

Ander moontlike bronne is die asimut, windrigting, topografie en die patroon van golwe in oseane. Sekere ander bronne, soos reuke en geluide kan ook moontlik aangewend word (4.2 en 4.3). Die bruikbaarheid van hierdie bronne is natuurlik gekoppel aan die omvang van die bron, die koers van verandering van die gradiënte en sensoriese sensitiwiteit om die gradiënt te kan waarneem. Oor groot afstande sal die verandering in geomagnetiese veldsterkte en inklinasie van waarde kan wees, terwyl die rigting van golwe en topografiese gradiënte op kleiner skaal van nut kan wees.²

3.3 Vektornavigering

Aangesien vektornavigering onderlinge ruimtelike verhoudings behels, word dit in hierdie afdeling oor kaarte bespreek. Die inligting wat deur die dans van 'n by oorgedra word, naamlik rigting en afstand, staan as 'n vektor bekend. 'n Dier kan, nadat 'n kronkelweg gevolg is om voedsel te soek deur middel van 'n vektor, direk na die aanvangspunt terugkeer. Die omgekeerde van hierdie vektor is die afstand en rigting vanaf die aanvangspunt na die nuutgevonde voedselbron. Hierdie dier het dus net nodig om een vektor te kan stoor; dit is die eenvoudigste vorm van vektornavigering.

Diere besit ook moontlik die vermoë om meer as een vektor te kan benut om tussen meer as twee punte te kan beweeg. Dit kan óf deur vektorsomming óf deur vektorverskil bereik word. Gestel die dier beweeg vanaf die nes (punt A) na punt B en vandaar na punt C (fig. 7.1). Om van C na A te beweeg, word die vektor van B na die nes (AB), en die vektor vanaf B na die volgende punt (BC), gesommeer om vektor CA te kry.¹⁰ Gestel egter die dier moet nadat hy punt B bereik het, 'n nuwe vektor vanaf B na punt C bepaal (die posisie waarvan reeds aan die dier bekend is), kan die vektor BC verkry word deur AC van AB af te trek (fig. 7.2).

Sekere mierspesies maak waarskynlik van vektorsomming gebruik. Dit is nog nie duidelik of die tweede meganisme, naamlik vektorverskil wel gebruik word nie. Daar behoort geen groot verskil tussen die twee meganismes in terme van kompleksiteit te wees nie. Die bestudering hiervan is nie maklik nie (trouens, nie veel is nog hieromtrent gedoen nie¹⁰), want

ander meganismes van oriëntering of navigering (soos gepolariseerde lig) kan ook 'n rol speel.^{2,3,10} (Idiotetiese navigering is 'n verwante konsep wat interne sintuie betrek, en word in 4.1 bespreek.)

Vektornavigering kan dus moontlik 'n rol by wedvlugduiwe speel (alhoewel 'n magnetiese kompas, sonkompas en ander oriënteringsbronne ook 'n rol speel), asook met die voorbeeld wat aan die begin van die artikel genoem is oor die verplaaide Europese Spreeus se terugkeer na hul oorspronklike broei-gebiede (fig. 1).⁶

4. ANDER BRONNE VAN INLIGTING

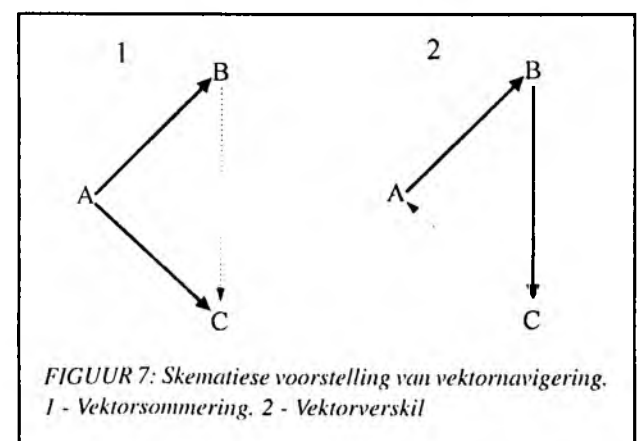
4.1 Idiotetiese inligting (gisbestek)

Dit is teoreties moontlik om elke beweging van 'n dier, insluitend positiewe en negatiewe versnelling gedurende beweging, te kan integreer om sodoende die dier se posisie ten opsigte van sy aanvangspunt te kan bepaal. In die skeepvaart word dit gisbestek genoem. Darwin was die eerste bioloog wat hierna verwys het.^{2,3} Die kinetiese inligting word versamel deur interne sensore soos spiersensore, kutikulêre spanningsensore (artropode) en die binne-oor (meeste gewerweldes). Kortafstandnavigering volgens hierdie idiotetiese meganismes word wel by diere soos insekte en soogdiere aangetref (by lg. is dit die binne-oor wat versnelling waarneem), maar of dit wel 'n rol by navigering by voëls speel, is nog nie bewys nie.³ Waar dit wel tydens migrasie 'n rol kan speel, is deur die dier in staat te stel om 'n volgehoute vaste rigting te volg deur gedurig te kompenseer vir enige laterale bewegings wat deur die binne-oor waargeneem kan word.

4.2 Ouditiewe inligting

Geluide is moontlike bronne van inligting wat vir oriëntering en navigering gebruik kan word. Verskillende habitatstipes toon tipiese geluidspektra wat veroorsaak word deur beweging van lug (wind), water (bv. golwe en kabbelings) en organismes. Die beweging van wind deur berge, reënwoude en grasvelde veroorsaak aërodinamiese turbulensie wat gekenmerk word deur karakteristieke spektra van frekwensies as gevolg van hierdie turbulensie. Die spektra (Hz) en intensiteit van frekwensies (dB) varieer ook met die tyd van die dag (a.g.v. geluidsaktiwiteit van diere) en wind. Die geluid van grasvlaktes en berge word normaalweg gedomineer deur wind, terwyl reënwoude gekenmerk word deur dieregeluide en die geritsel van blare.¹⁰ Hierdie kenmerkende patrone kan dus dien as akoestiese kenmerke en wegwysers.

Om hierdie geluide as inligting vir oriëntering en navigering te kan benut, moet dit natuurlik waargeneem kan word. Die mens se frekwensie-omvang van waarneming strek van 20 Hz tot 12



kHz (18 kHz in jong kinders, 90 kHz in knaagdiers en 120 kHz in vlermuise).^{3,8,10} Geluide met 'n frekwensie van minder as 20 Hz word infrasonies genoem, en die bokant 12 kHz is ultrasonies. Dit is veral die infrasoniese geluide, veroorsaak deur turbulensie van wind deur berge, wat as gevolg van die lang golflengtes van hierdie geluide, ook ver kan trek en stadiger verswak as geluide met korter golflengtes. Die frekwensie-omvang wat voëls kan waarneem is in die algemeen kleiner as die van die mens en strek vanaf 600 Hz tot 11 kHz.^{8,10} Infrasoniese geluide kan egter wel 50 dB laer as die mens waargeneem word, met frekwensies so laag as 0,04 Hz. Daar is ook voldoende aanduidings dat die wedvlugduif wel infrasoniese geluide kan waarneem,^{3,8,10} maar of dit via die oor gehoor word³ en of dit deur tassensore (moontlik in die pote van die duif) gevoel word,⁸ is nie duidelik nie. 'n Ander moontlikheid om infrasoniese geluide waar te neem en rigting te bepaal, is die gebruik van die Dopplereffek.⁸ Deur net van fase- en intensiteitsverskille gebruik te maak, sou die ore van 'n organisme ongeveer een kilometer uitmekaar moes gewees het. Deur vinnig genoeg in 'n sirkel te vlieg, gegewe dat die voël goed in toonhoogte kan onderskei, kan die rigting van die bron van infrasoniese geluide bepaal word. Ook moet die voël tussen bruikbare en niebruikbare infrasoniese geluide kan onderskei. Menslike aktiwiteite, weerfronte en onweer, asook die beweging van lug oor die voël se eie vlerke, moet gefiltreer kan word.

Hierdie infrasoniese klanke, indien veroorsaak deur die aërodinamiese turbulensie van wind deur bergreekse, oseane, reënwoede of ander bronne, kan dus as akoestiese wegwysers vir oriëntering en navigering dien aangesien dit baie ver kan trek. Geen definitiewe bewyse dat voëls dit wel benut, is egter beskikbaar nie. Heelwat meer navorsing sal nog gedoen moet word voordat navigering en oriëntering by voëls op grond van auditiewe inligting bevestig of ontken kan word.

Verwant aan auditiewe waarneming is die waarneming van verandering in barometriese druk. Wedvlugduiwe kan 'n verskil in barometriese druk van so min as 10 m in hoogte waarneem.¹⁰ Hierdie vermoë speel waarskynlik 'n groot rol in die migrasiegedrag van voëls, veral vir die bepaling van die aanvang van migrasie.

4.3 Olfaktoriese inligting

Olfaktoriese inligting word deur verskeie diergroepe, soos insekte, visse en soogdiere vir verskillende doeleindes gebruik. Die bronne van die geurmolekules kan feromone en omgewingsgeure insluit. Voëlsoorte soos die kiwi's, heuningwysers en sekere kraaië maak van olfaktoriese inligting gebruik om voedsel te vind. Die Swartpootmalmok *Diomedea nigripes* kan voedsel oor 30 km opspoor.⁸ Die weinige studies wat op die reukvermoë van voëls gedoen is, dui in die algemeen aan dat die olfaktoriese vermoë nie baie goed ontwikkel is nie.³ Papi beweer egter dat wedvlugduiwe deur middel van reuk kan oriënteer en navigeer.² Anosmiese duiwe (waarvan die reuksenuwee afgesny is) se navigering en oriëntering word wel geëffekteer en is nie so akkuraat soos voorheen nie. Ander eksperimente toon weersprekende resultate, veral wanneer die resultate van verskillende eksperimentele protokolle wat dieselfde aspekte ondersoek, vergelyk word. 'n Moontlike verklaring vir hierdie digotomie is dat die geomagnetiese sensor, wat moontlik met die reuksintuie geassosieer is (2.4.1), geëffekteer word deur die reuksenuwee af te sny.

Die groot atmosferiese vermenging en verdunning van reukmolekules wat gedurig plaasvind, is 'n verdere rede waarom dit onwaarskynlik sal wees dat olfaksie gebruik kan word as inligting bykomend tot 'n mosaïek- of gradiëntkaart. Die

verdunnings effek benodig 'n baie sensitiewe reuksintuig. Alhoewel daar dus heelwat vrae omtrent olfaktoriese navigering bestaan, en heelwat outeurs verskillende sieninge hieromtrent handhaaf,^{2,3,4,8} kan dit moontlik eerder 'n rol speel op korter afstande soos met die vind van 'n paarmaat, nesmaat, bloedverwant of nesherkenning.

4.4 Wind

Op baie plekke in die wêreld is windrigtings sodanig konstant dat dit vir navigering gebruik kan word. Wind en die eienskappe daarvan (spoed, rigting, turbulensie, temperatuur en vertikale beweging a.g.v. warm stygende lugkolomme), het 'n groot rol in die ontwikkeling van migrasie en migrasieroetes gespeel en doen dit nog steeds. Windrigting kan tydens aanvang en gedurende vlug waargeneem word sodat die vlugrigting bepaal en gekorrigeer kan word, selfs sonder visuele verwysingsbronne. Idiotetiese inligting (4.1) kom natuurlik ook ter sprake, maar daar is verskeie ander aanduidings dat voëls wind wel as inligtingsbron gebruik:³

- 1) Voëls kompenseer gedeeltelik vir laterale windrigtings, selfs in wolke gedurende die nag.
- 2) Voëls selekteer vir spesifieke hoogtes vir gunstige windrigtings.
- 3) Voëls, waarvan die visie beperk is deur semideurlatende oogdoppe op te sit, het in die turbulensie wat deur die vlug van ander voëls veroorsaak is, gevlieg.
- 4) Grondspoed is baie keer stadiger as die volgwindkomponent, selfs wanneer voëls oor die see vlieg.
- 5) Positiewe anemotakse by voëls is ook al waargeneem.

Dit is nie bekend hoe voëls windrigting en -spoed tydens vlug kan waarneem nie, en ook nie hoe verspreid hierdie vermoë by voëls is nie. Twee moontlike meganismes is aan die hand gedoen om hierdie vermoë te verklaar:³

- 1) Auditiewe inligting (bv. golwe wat breek of subsoniese geluide van wind deur berge) kan as akoestiese wegwysers benut word. Aansluitend hierby is die addisionele inligting wat verkry kan word deur die geluide wat gemaak word deur ander migreerders in vlug.
- 2) Anisotropiese patrone van turbulensie, veroorsaak deur die hoek waarteen die voël deur die wind vlieg, kan moontlik waargeneem word. Dit is nie bekend hoe hierdie turbulensie waargeneem en die inligting verwerk word nie.³

5. INTEGRERING VAN INLIGTING

In afdelings 2, 3 en 4 van hierdie oorsig is die verskillende bronne van inligting wat werklik of potensieel deur voëls gebruik kan word, bespreek. Dit het egter reeds duidelik geblyk dat migrerende voëls meer as een bron moet en kan benut. Hoe hierdie inligting gebruik word, en welke hiervan die belangrikste is, is die onderwerp van hierdie afdeling.

Die gebruik van verskillende bronne van inligting kan gedurende die leeftyd van 'n voël verander. Verskillende spesies gebruik verskillende inligtingsbronne in 'n verskeidenheid van kombinasies. Sommige lê meer klem op magnetiese inligting, ander meer op 'n sterkompas of maak gebruik van kombinasies om die verskillende bronne van inligting met mekaar te kalibreer. Aangesien hierdie strategieë nog net by 'n paar voëlspesies ondersoek is, is die uiteensetting hieronder eerder sinteties en beperk deur ons huidige kennis. Dit mag wees dat ander faktore

en kombinasies, soos geluid en reuk, by sekere spesies 'n groter rol speel as wat tans vermoed word.

Jong voëls leer die beweging van die son (insluitende die patroon van polarisasie) en sterre deur daarna te kyk en integreer dit met magnetiese inligting. Eksperimente het aanvanklik aangetoon dat visuele inligting (insluitende sterre, gepolariseerde lig, asimut en kaartinligting) vir voëls van groter belang is as magnetiese inligting. Eksperimente gedoen op die Savannemossie *Passerculus sandwichensis* het die volgende getoon: Wanneer vier groepe jong Savannemossies elkeen blootgestel word aan kunsmatige naghemels waarvan ware noord volgens sterre (rotasie-as) na onderskeidelik magnetiese noord, suid, oos of wes wys, het die mossies daarna, sonder verdere sterinligting, na die onderskeie rigtings gevlieg. Die mossies het dus hul magnetiese kompas gekalibreer met die "ware noord" in die sterre.¹²

Weindler het egter aangetoon dat jong Tuinsangers *Sylvia borin*, wat onder korrekte magnetiese en sterinligting grootgemaak is, in die regte rigting, nl. suid-wes, vlieg.²⁶ Dit stem ooreen met die aanvanklike rigting wat die Tuinsangers in Duitsland moet vlieg om om die Alpe na Spanje, en vandaar na Afrika, te vlieg. Die wat egter net met korrekte sterinligting grootgemaak is (die magnetiese veld om die hokke is met spoeleneutraliseer), het, nadat die magnetiese veld weer herstel is, reguit suid gevlieg en sou oor die Alpe en Sahara moes migreer. Hierdie Tuinsangers het dus magnetiese in plaas van visuele inligting verkies.²⁶ Die vrylewende Tuinsangers wat verder oos in Europa voorkom, toon die omgekeerde, en vlieg suid-wes om Afrika via Libanon te bereik. Dit is egter waarskynlik dat hierdie voëls, gegewe genoeg tyd met korrekte ster- en magnetiese inligting, weer die regte rigting sal kies deur te herkalibreer. Dit is dan ook bewys dat selfs volwasse Savannemossies 90°-veranderinge in magnetiese veld kan akkommodeer.¹²

Daar is nog 'n probleem wat migrerende voëls moet oorkom - hoe verder suid (of noord) 'n voël vlieg, hoe minder bekend word die sterrehemel, terwyl die inklinasiehoek van die magnetiese veld verander. Die son se posisie verander ook. Weereens gebruik die voëls die vermoë om te herkalibreer (ten minste die weinige wat reeds bestudeer is).¹² Veral die eerste migrasietog is lank - tussen drie en vyf maande.³ Die daaglikse of nagtelike migrasievlugte is meestal kort, en die verandering in magnetiese, son- en sterinligting is stadig. Genoeg tyd is dus beskikbaar om te kan herkalibreer. Dat 'n interne klok (ritmisiteit) 'n rol speel, is ook duidelik. Dit is onder andere aangetoon deur Tuinsangers lank genoeg onder magnetiese kondisies soortgelyk aan die trope in Emlen-tregters aan te hou. Na 'n ruk begin die voëls, wat aanvanklik suid gemigreer het, weer noord vlieg. Hierdie heroriëntasie kompenseer vir die omgekeerde verandering in inklinasie wat die voëls moet ervaar op hul vlug suid - 'n heroriëntasie van nagenoeg 180°.¹²

Gedurende die eerste vlug van 'n migrerende voël kan kaarte (van welke aard ookal) ook gevorm word. Hierdie kaarte is egter beperk tot ervaring en kan vergelyk word met beperkte-inligting-roetekaarte wat in sommige padatlasse gegee word, wat net die tersaaklike roetes, wegwysers en afstande gee.

6. GENETIESE ASPEKTE

Al bogenoemde aspekte het een onderliggende en fundamentele uitgangspunt, naamlik dat die voëls van die staanspoor af "weet" wanneer en in welke rigting om te vlieg, sonder dat daar (op enkele uitsonderings na) inligting tussen generasies uitgeruil word. Uitsonderings is byvoorbeeld swane en kraanvoëls wat in familiegroepe migreer, en waarvan die roetes moontlik van geslag tot geslag oorgedra word. Selfs in ander gevalle kan

generasie-oordrag van inligting nie uitgesluit word nie - baie voëls migreer in groepe of los swerms. By wedvlugduiwe sal die individu met meer kennis van die omgewing die voortou neem en voor vlieg, gevolg deur die ander. Hoe die duiwe weet wie meer weet, is nog onbekend.²⁷ Aan die ander kant van die spektrum is die parasitiese voëls (veral kookoekes soos die Pietmy-Vrou *Cuculus solitarius*) wat ook migreer, maar sonder enige inligting of hulp van spesiegenote. Die jong voëls het nooit hul ouers gesien nie, maar "weet" wel waarheen om te vlieg. Hoe voëls die regte rigting kan bepaal, is die onderwerp van hierdie afdeling.

Daar is al by meer as 20 spesies migreerders waargeneem dat die jong voëls spontane migrasie-onrustigheid in rigting en tyd ooreenstemmend met die aanvangsrigtings en -tye van vrylewende voëls toon. Nie net is dit waargeneem vir migreerders nie, ook fakultatiewe migreerders (spesies soos die Grootmees *Parus major*, Gryskoppie *Fringilla coelebs* en die Swartlyster *Turdus merula*) wat net onder sekere omstandighede migreer, kies die regte rigting.³

Dit wil dus voorkom of daar 'n inherente (instinktiewe) geprogrammeerde doelrigting(s) in die voëls aanwesig is.²⁸ Daar is heelwat aanduidings dat dit geneties is. Die beste bewys vir genetiese bepaling van migrasierigtings kom van Berthold, Helbig en die Wiltshko's. Eerstens het hulle Swartkroonsangers *Sylvia atricapilla* van Suid-Duitsland (migreerders) met individue van dieselfde spesie, maar van die Kaap Verdiese Eilande (niemigreerders) gekruis. Die F₁-generasie het hul migrasie-onrustigheid georiënteer na die korrekte rigtings vir beide die heen- en terugmigrasie. In 'n opvolgekperiment is individue van Suid-Duitsland (aanvangsrigting was aanvanklik suidwes) gekruis met individue van die ander kant van die migrasieskeiding (Oostenryk) waarvan die aanvangsrigting suidoos was. Die aanvangsrigting van die hibriede in die Emlen-tregters was suid, met ander woorde tussen die twee aanvanklike rigtings van hul onderskeie ouers. Dit dui daarop dat migrasierigtings (vir ten minste die Swartkroonsanger) additief is en waarskynlik poligeneties beheer word.^{3, 29, 30, 31, 32, 33} Berthold en medewerkers²⁹ het ook aangetoon dat die neiging om te migreer deur kruisteling vanaf 'n migrerende bevolking van Swartkroonsangers na 'n niemigrerende bevolking (in die Kaap Verdiese Eilande) oorgedra kan word.

Nie net is die aanvangsrigtings geneties geprogrammeer nie, maar die geleidelike koersaanpassings gedurende migrasie is waarskynlik ook geneties vasgelê. Tuinsangers en Swartkroonsangers (met 'n natuurlike suidwes-aanvangsrigting) wat gedurende die migrasieperiode in Emlen-tregters aangehou is, verander die voorkeurigting vanaf suidwes na suid. Dit is in ooreenstemming met die koersaanpassing van die vrylewende voëls op die stadium wat hulle Noord-Afrika bereik het. Hierdie waarneming versterk dan ook die aanname van 'n inherente klok^{3, 13, 19} sodat die voëls op die regte tyd gereed is om te vertrek, tydige koersaanpassings maak en op die regte tyd stop.

Vir sommige voëls soos die Hofsanger *Phylloscopus trochilus* is dit teoreties nie meer nodig om so ver suid na Afrika te migreer nie. Die laaste ystydperk was 10 000 jaar gelede verby en gunstige toestande is tans in Asië aanwesig. Geen variasie of mutasie het dus intussen ontstaan om die rigting te verander nie.³

Aan die ander kant het daar waarskynlik vinnige genetiese veranderinge in migrasierigting by die Swartkroonsanger ontstaan. Normaalweg migreer Wes-Europese voëls suidwes na hul niebroeiegebiede in Noord-Afrika. Die Oos-Europese voëls migreer suidoos na Oos-Afrika. Onlangs het egter meer en meer Oos-Europese Swartkroonsangers in die VK begin oorwinter. Hierdie verskynsel is waarskynlik toe te skryf aan enkele

dwaalgaste (genetiese variasies) wat begin voordeel trek het uit die Engelse voëlliefhebbers se gewoonte om veral in die winter voëls te voer. Hierdie onnatuurlike voedselbron gee tans aanleiding dat meer voëls wat in plaas van suidoos migreer, nou wes oor 'n korter afstand migreer. Hierdie voëls word deur die voedselbron en korter migrasie-afstand bevoordeel. 'n Beter oorlewing van hierdie individue van die Oos-Europese bevolking neig dus om deur natuurlike seleksie meer suksesvolle individue te produseer, en die getalle van wes-migreerders neem toe.^{30,34}

Hierdie genetiese aspekte is ook van belang indien daar gekyk word na die bedreigings waaraan migreerders onderworpe is. Bevolkings wat groot genoeg is (en dus uit 'n groter genetiese variasie kan voordeel trek) om by bedreigings soos klimaatsveranderinge of habitatsvernietiging te kan aanpas, sal deur verandering in migrasiepatrone kan oorleef. Ander sal egter nie kan aanpas nie en uitsterf. Dit kan veral die lot wees van kleiner bevolkings (soos die Blouswael *Hirundo atrocaerulea*¹) of bevolkings met lang generasietye soos kraanvoëls en ooievaars. Net 'n volgehoue navorsings- en moniteringspoging deur beide professionele en amateurornitoloë sal sulke veranderinge tydig kan waarneem om suksesvolle bewaringsmaatreëls te kan instel.

7. SAMEVATTING

Deur die eeue heen het die mens telkens te staan gekom voor die raaisel en bewondering wat die migrasie van veral voëls teweeg bring. Met die tyd is meer en meer van hierdie onbekende verskynsels opgelos of beter gedefinieer. Hoe meer egter te wete gekom is, hoe meer nuwe vrae is gestel. In hierdie vrae waarvan die antwoorde ons ontgaan, en selfs nuwe vrae wat ons nog nie van weet nie, lê ongetwyfeld oplossings vir die mens se huidige van toekomstige probleme, moontlik selfs die ontsluiting van onbekende of ongebruikte sensoriese persepsies in die mens.

Die mens is op baie terreine in wisselwerking met voëls. Dit sluit in wetenskap, ekonomie, sport, religie, kultuur en transport, maar die een faktor wat alle mense saambind, is sy estetiese verbintenis met voëls. Van alle organismes is voëls een van die bekendste en mins gevaarlike diere vir die mens. Behalwe soogdiere is voëls die enigste ander klas organisme wat endotermies is. Soos honde en katte word voëls as troeteldiere in huise aangehou. In die VSA word meer as \$900 000 000 jaarliks aan voëlkyk bestee. Min ander organismes (behalwe voedselplante) het so 'n noue verbintenis met die mens. Dat 11% van die voëlspesies tans globaal met uitsterwing bedreig word, is 'n koue herinnering aan die stand van die planeet wat ons met hulle deel.

SUMMARY

Birds are able to use different mechanisms to navigate and orientate during migration. Navigation is the sequential location of intermediate fixed points that lead towards a goal. Orientation is the ability to maintain direction using mainly external stimuli such as the geo-magnetic field or stars. A number of different ways are available to implement this information. Stimuli can be used as compasses, maps, and in combination with internal programmes.

The main sources of information regarding biological compasses are the geomagnetic field, stars, the sun and the moon. Of these, the most important seem to be the geomagnetic field and stars, but a significant role is also played by the sun. The angle of inclination of the geomagnetic field, the rotation axis of the earth and the azimuth of the sun are dimensions appar-

ently mostly used by birds. These dimensions seem to be the most stable of the available dimensions from each information source, enabling birds to migrate even during severe disruption, e.g. a change in polarity of the magnetic field of the earth. These sources have different properties needing different ways of perception and integration, and birds are able to use them. However, the methods of sensory perception, or the mechanisms that integrate the information, is not well understood.

A map sense also seems to play a significant role, but even less is known about this ability. Two possible types of map sense could be used. A mosaic map is a mental storage of the relative spatial relations of individual sites or landmarks. A gradient map is based on the attenuation of at least two independent physical changes that alter systematically over large distances. This could include aspects such as the azimuth, the geomagnetic field or wave patterns on oceans. The angle of intercepts between these gradients also changes systematically, offering a theoretical way of determining position.

Other sources of information include idiothetic (internal), auditory and olfactory information, as well as aspects of wind and social interaction.

Many migratory birds are able to integrate information from various sources, and seem to calibrate the one against the other. Some birds, for instance, use the rotation axis to determine general direction which is then modified by information gained from the geomagnetic field. Young birds seem to have an inherent tendency to assimilate aspects such as the stars in the night sky and inclination angles and are even able to modify their migratory behaviour later in life when challenged by artificial changes in these components. There is also a genetic involvement programming the birds to follow specific departure directions, cued on external sources such as the geomagnetic field, at determined times based on internal physiological clocks and external changes in weather.

It is, however, abundantly clear that much remains unknown about the abilities of birds and other animals to find their way over long distances. It will take much more research to eventually be able to present a coherent view of how birds are able to orientate and navigate.

Bedanking

Ek bedank Beatrix Bouwman en Pieter Theron graag vir verbeterings aan die artikel.

LITERATUURVERWYSINGS

1. Bouwman, H., Evans, S.W. (1997) Die migrasie en bewaring van voëls in 'n Suider-Afrikaanse konteks. *S. Afr. Tydskr. Natuurwet. en Tegnol.*, 16,4, 150-159.
2. Papi, F. (1992). *Animal homing* (Chapman & Hall, London).
3. Berthold, P. (1993). *Bird migration: A general survey* (Oxford University Press, Oxford).
4. Maclean, G.L. (1990). *Ornithology for Africa* (University of Natal Press, Pietermaritzburg).
5. Delin, H., Svenson, L. (1990). *Photographic guide to the birds of Britain and Europe* (Hamlyn, London).
6. Perdeck, A.C. (1958). Two types of orientation in migrating starlings, *Sturnus vulgaris* L., and chaffinches, *Fringilla coelebs* L., as revealed by displacement experiments, *Ardea*, 46, 1-37.
7. Dawkins, R. (1986). *The blind watchmaker* (Penguin Books, London).
8. Brooke, M., Birkhead, T. (1991). *The Cambridge Encyclopedia of Ornithology* (Cambridge University Press, Cambridge).
9. Goodall, J. (1990). *Through a window* (Weidenfeld and Nicolson, London).
10. Dusenbery, D.B. (1992). *Sensory Ecology* (W.H. Freeman and Com-

- pany, New York).
11. Benton, M.J. (1990). *Vertebrate paleontology* (Harper Collins Academic, London).
 12. Pool, R. (1996) Is it a plane? Is it a bird? *New Scientist*, 2055, 29-32.
 13. Elphick, J. (1995). *Collins atlas of bird migration* (Harper Collins, United Kingdom).
 14. Munro, U., Wiltschko, W. (1993). Magnetic compass orientation in the yellow-faced honeyeater, *Lichenostomus chrysops*, a day migrating bird from Australia, *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 32, 141-145.
 15. Wiltschko, W., Munro, U., Ford, H., Wiltschko, R. (1993). Magnetic inclination compass: A basis for the migratory orientation of birds in the northern and southern hemisphere, *Experientia*, 49, 167-170.
 16. Wiltschko, W., Munro, U., Beason, R.C., Ford, H., Wiltschko, R. (1994). A magnetic pulse leads to a temporary deflection in the orientation of migratory birds, *Experientia*, 50, 697-700.
 17. Edmonds, D.T. (1992). A magnetite null detector as the migrating bird's compass, *Proc. R. Soc. Lond., Series B. Biol. Sci.*, 249, 27-31.
 18. Wiltschko, W., Munro, U., Ford, H., Wiltschko, R. (1993). Red light disrupts magnetic orientation of migratory birds, *Nature*, 364, 525-527.
 19. Munro, U., Wiltschko, R. (1993). Clock-shift experiments with migratory yellow-faced honeyeaters, *Lichenostomus chrysops* (Meliphagidae), an Australian day-migrating bird, *J. Exp. Biol.*, 181, 233-244.
 20. Alerstam, T., Pettersson, S.G. (1991). Orientation along great circles by migrating birds using a sun compass, *J. Theor. Biol.*, 152, 191-202.
 21. Bright, M. (1993). *The private life of birds* (Bantam Press, London).
 22. Able, K.P., Able, M.A. (1993). Daytime calibration of magnetic orientation in a migratory bird requires a view of skylight polarization, *Nature*, 364, 523-525.
 23. Phillips, J.B., Moore, F.R. (1992). Calibration of the sun compass by sunset polarized light patterns in a migratory bird, *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 31, 189-193.
 24. Sauer, E.G. (1957). Die Sternorientierung n chtlich ziehender Grasm cken (*Sylvia atricapilla*, *borin* und *curraca*), *Z. Tierpsychol.*, 14, 29-70.
 25. Emlen, S.T. (1967). Migratory orientation in the Indigo Bunting, *Passerina cyanea*, *Auk*, 84, 309-342.
 26. Weindler, P., Wiltschko, R., Wiltschko, W. (1996). Magnetic information affects the stellar orientation of young bird migrants, *Nature*, 383, 158-160.
 27. Barnett, A. (1997). Pigeons follow my leader, *New Scientist*, 2080, 18.
 28. Helbig, A.J. (1992). Ontogenetic stability of inherited migratory directions in a nocturnal bird migrant: Comparison between the first and second year of life, *Ethol. Ecol. Evol.*, 4, 375-388.
 29. Berthold, P., Wiltschko, W., Miltenberger, H., Querner, U. (1990). Genetic transmission of migratory behavior into a nonmigratory bird population, *Experientia*, 46, 107-108.
 30. Helbig, A.J. (1991). SE- and SW-migrating blackcap (*Sylvia atricapilla*) populations in Central Europe: Orientation of birds in the contact zone, *J. Evol. Biol.*, 4, 567-670.
 31. Helbig, A.J. (1991). Inheritance of migratory direction in a bird species: A cross-breeding experiment with southeast-migrating and southwest-migrating blackcaps (*Sylvia atricapilla*), *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 28, 9-12.
 32. Helbig, A.J. (1992). Population differentiation of migratory directions in birds: Comparison between ringing results and orientation behaviour of hand-raised migrants, *Oecologia*, 90, 483-488.
 33. Berthold, P., Pulido, F. (1994). Heritability of migratory activity in a natural bird population, *R. Soc. Lond., Series B. Biol. Sci.*, 257, 311-315.
 34. Berthold, P., Helbig, A.J., Mohr, G., Querner, U. (1992). Rapid microevolution of migratory behaviour in a wild bird species, *Nature*, 360, 668-670.