

Het oriëntatievermogen van de reisduif

L. Claerebout, * L.A. Beernaert, A. Martel

Vakgroep Pathologie, Bacteriologie en Pluimveeziekten
Faculteit Diergeneeskunde, Ugent
Salisburylaan 133, B-9820 Merelbeke

* info@bijzonderehuisdieren.be

SAMENVATTING

Reisduiven beschikken over een goed ontwikkelde oriënteringszin waarbij ze gebruik maken van de stand van de zon, het aardmagnetisch veld en het aanleggen van navigatiekaarten. Tijdens de eerste levensweken leren duiven de stand van de zon correleren met een bepaald tijdstip van de dag. Tot wanneer het zonnecompass op punt is gesteld en wanneer de zon niet of te weinig schijnt, wordt het magnetisch veld als kompas gebruikt. Magnetische kristallen in de kop van de duif, cryptochromen in de retina en fotoreceptoren in het pineaal orgaan worden beschouwd als de magnetische sensoren. Verder is de duif in staat de omgeving op basis van variaties in de magnetische intensiteit, visuele herkenningspunten en geuren in kaartvorm op te slaan (= navigatiekaarten). Een duidelijke afbakening tussen deze 3 systemen is er niet. Ze worden afzonderlijk, in combinatie en ter ondersteuning van elkaar gebruikt.

INLEIDING

De hedendaagse reisduif is zoals vele diersoorten het resultaat van eeuwenlange selectie en domesticatie. De eerste gegevens over duiven dateren van duizenden jaren terug. De oerduif wordt rotsduif (*Columba livia*) genoemd omdat ze de rotsgebieden van Eurazië en Afrika bevolkte (Johnston, 1995). De jongen werden geboren en opgekweekt in nesten op de rotsen. Deze duiven moesten vaak ver landinwaarts vliegen op zoek naar voedsel voor de jongen. Daarbij moesten ze in staat zijn hun exacte locatie over die verre afstanden terug te vinden. De oorsprong van het eigenlijke oriëntatievermogen vindt bijgevolg waarschijnlijk hier zijn verklaring (Mehlhorn en Rehkämper, 2009).

De eerste vorm van domesticatie kwam tot stand toen jagers jonge duiven wisten te vangen en opkweekten in gevangenschap om in hun voedselnoden te voorzien. Later gingen duiven zich groeperen in de buurt van mensen om van hun afval of teelten (bijvoorbeeld graanteelt) te leven. Er ontstond een tamme soort die vooral bedoeld was voor consumptie (Johnston 1995).

Beetje bij beetje ontstond er interesse voor het unieke oriëntatievermogen van deze dieren. De oude Romeinen en Grieken zetten de duif in voor het versturen van berichten. Die rol als koerier werd verder uitgebouwd in de negentiende eeuw met de postduif (*Columba livia domestica*). Haar functie bestond erin belangrijke berichten te posten over landen heen (bijvoorbeeld beursberichten van Brussel naar London). In oorlogstijden werd de postduif vaak als koerier voor spionageberichten ingezet. Een goed uitgebouwd navigatiesysteem moest dus wel van toepassing zijn.

Van hieruit werd de stap naar de duivensport gezet. De duivenhouders die de als postduif gekweekte duiven duur konden verkopen, gingen met eigen wed-

vluchten aan de gang. Tot op vandaag blijft de duivensport populair en het oriëntatievermogen van onze gevleugelde vrienden blijft een boeiende zoektocht.

DE ZON ALS KOMPAS

Om zich ruimtelijk te oriënteren, wordt in de dierenwereld vaak gebruik gemaakt van één van de meest natuurlijke bronnen, de zon (Kramer, 1950). Ook bij duiven is dit mechanisme van groot belang.

Om het gebruik van de zon als kompas mogelijk te maken, moet rekening worden gehouden met het feit dat de stand van de zon aan de hemel verandert naarmate de dag vordert. Vaak wordt aangenomen dat de zonnestand ongeveer 15° per uur en gemiddeld 90° per 6 uur verandert. Echter, zo rechtlijnig is het allemaal niet. Net na zonsopgang en vóór zonsondergang verandert de hoogte van de zon vlug maar de stand van de zon verandert weinig. Rond het middaguur is dit tegenovergesteld: de hoogte van de zon wijkt weinig af terwijl de stand van de zon vlug verandert. De specifieke snelheid van deze beweging is uiteraard afhankelijk van de breedtegraad van de geografische streek en het seizoen (Wiltchko *et al.*, 2000). Door middel van een intern tijdsgevoel kunnen duiven een bepaalde zonnestand met een bepaald tijdstip van de dag linken en passen ze zich op deze manier aan (Budzynski *et al.*, 2000). Het opbouwen van dit intern tijdsgevoel vindt plaats bij het verlaten van het nest en bij de eerste vluchten (Keeton, 1971). De ontwikkeling van het zonnecompass gebeurt gemiddeld tijdens de derde levensmaand en is compleet op een leeftijd van 6 maanden (Wiltchko en Wiltchko 1980, 1990; Wiltchko *et al.*, 2000). Bij duiven gaat het, in tegenstelling tot bij bijvoorbeeld mieren en bijen, niet om een aangeboren eigenschap. Het moet aangeleerd worden. Mieren en bijen moeten reeds na enkele weken in staat zijn te foerageren en hebben dus vrij vlug nood aan richtingge-

vende systemen. Duiven hebben alternatieve wegen, zoals het magnetisme, om zich tijdens de eerste levensweken te oriënteren waardoor het zonnekompas geleidelijk kan worden opgebouwd (De Jong, 1982; Schmitt en Esch, 1993; Frier *et al.*, 1996).

HET AARDMAGNETISCH VELD ALS KOMPAS

Naast de zon baseren duiven zich ook op het magnetisch veld van de aarde. Er is een duidelijke correlatie tussen de graad van magnetische variabiliteit en hun oriëntatievermogen. Duiven die worden losgelaten ter hoogte van magnetische anomalieën zijn namelijk vaker gedesoriënteerd (Walcott, 1978; Wiltschko *et al.*, 2009). Kiepenhauer (1982, 1986) heeft bijvoorbeeld vastgesteld dat duiven die losgelaten werden in de Rijnvallei, een gebied waar een sterke anomalie heerst, totaal ontregeld waren in hun navigatievermogen. Controleduiven losgelaten buiten deze zone, vlogen daar-entegen goed georiënteerd huiswaarts.

Uit testen is gebleken dat het magnetisch kompas van belang is wanneer duiven geen gebruik kunnen maken van de zon. Het beïnvloeden van het magnetisch veld vernietigt immers het oriëntatievermogen op bewolkte dagen. Wanneer de zon schijnt, ondervinden zij hiervan geen hinder (Keeton, 1971, 1972; Walcott, 1977; Visalberghi en Alleva, 1979; Walcott *et al.*, 1988).

Tot nu toe geven studies geen sluitende theorie omtrent de sensorische mechanismen waarmee de duif in staat is het aardmagnetisch veld waar te nemen. Uit verschillende proeven is wel gebleken dat het magnetisch kompas bij vogels een inclinatiekompas is. Dit wil zeggen dat vogels gevoelig zijn voor de richting of axis van de veldlijnen maar niet voor de polarisatie. Een onderscheid tussen de magnetische zuid- en noordpool wordt bijgevolg niet gemaakt (Wiltschko en Wiltschko, 1996). Verder is vastgesteld dat duiven net als andere vogels zich uitstekend oriënteren in licht van het blauwgroene spectrum (golflengtes van 445 nm tot 565 nm). Daarentegen zijn ze actief doch gedesoriënteerd bij lichtstralen van het rode spectrum (golflengtes van ongeveer 630 nm). Naast de golflengte beïnvloedt ook de lichtintensiteit het oriëntatiegedrag. Bijgevolg wordt aangenomen dat dit vermogen lichtafhankelijk is (Wiltschko en Wiltschko, 2002).

De theorie die het best aansluit bij deze vastgestelde eigenschappen, is de vorming van radicalen door cryptochromen. Cryptochromen zijn fotopigmenten aanwezig in het cytosol van de ganglioncellen in de retina (Mouritsen *et al.*, 2004). Na lichtabsorptie worden ze geactiveerd en vormen ze radicalen. De hoeveelheid gevormde radicalen is afhankelijk van de richting van het magnetisch veld ten opzichte van de cryptochromen en verschaft bijgevolg informatie over de richting van de veldlijnen (Ritz *et al.*, 2000; Wiltschko en Wiltschko, 2002). Er wordt vermoed dat deze reacties de lichtgevoeligheid van verschillende gebieden in de retina beïnvloeden en bijgevolg vogels in staat stellen de veldlijnen visueel waar te nemen (Ritz *et al.*, 2000). Deze eigenschap wordt gelokaliseerd in

het rechteroog (Wiltschko en Wiltschko, 2006).

Reeds in 1979 vermoedden Walcott *et al.* dat magnetische kristallen in de kop van de duif een rol spelen in het waarnemen van het magnetisch veld. Histologisch onderzoek toonde inderdaad ijzerbevattende granulen in de Harderse klier, aan de basis van de bek en in de ethmoïd regio (= cellen die dicht bij het beenpuntje ventraal van de olfactorische zenuwen gelegen zijn). De granulen in kwestie bevatten magnetiet, een vorm van ijzeroxide (Fe_3O_4) waarbij de grootte en vorm afhangt van het magnetische moment (= maat voor de sterkte van het magnetisch dipoolveld) (Kirschvink en Gould, 1981; Hanzlik *et al.*, 2000). Eensgezindheid over hoe deze magnetietgebaseerde receptoren werken is er (nog) niet (Mehlhorn en Rehkämper, 2009). Uit de meest recente studies blijkt dat deze receptoren als superparamagnetische partikels in staat zouden zijn de intensiteit van het plaatselijk magnetisch veld waar te nemen (Hanzlik *et al.*, 2000; Davila *et al.*, 2005; Wiltschko en Wiltschko, 2006). Verder wordt deze receptor geassocieerd met de *nervus ophthalmicus*, de oogtak van de *nervus trigeminus* (Beason en Semm, 1996). In tegenstelling tot de cryptochromen is dit systeem lichtonafhankelijk en het verschaft de vogel informatie omtrent de plaatselijke magnetische intensiteit als onderdeel van de navigatiekaart (zie verder) (Semm en Beason, 1990; Wiltschko *et al.*, 2006; Stapput *et al.*, 2008; Wiltschko *et al.*, 2009). De magnetische intensiteit vertoont immers een gradiënt tussen de magnetische polen en de magnetische evenaar en duidt met andere woorden een 'magnetische breedtegraad' aan (Wiltschko *et al.*, 2006).

Verscheidene auteurs besluiten op basis van hun studies dat beide hypothesen onafhankelijk van elkaar functioneren. Cryptochromen verschaffen de duif immers informatie over de richting van de veldlijnen en staan in voor het inclinatiekompas, terwijl magnetiet kristallen de intensiteit van het plaatselijk magnetisch veld weergeven als onderdeel van de navigatiekaart. Duiven kunnen zich op deze manier op het magnetisch veld baseren om hun positie tegenover het thuisfront te bepalen en hun vliegrichting te kiezen (Wiltschko *et al.*, 2006; Wiltschko en Wiltschko, 2006; Mehlhorn en Rehkämper, 2009).

Verder zouden pineale fotoreceptoren in het pineaal orgaan (= epifyse of pijnappelklier) als receptoren van het magnetisch veld helpen bij het navigeren. Onderzoek hieromtrent is echter erg summier (Schneider *et al.*, 1994; Csernus, 2006; Mehlhorn en Rehkämper, 2009).

NAVIGATIEKAARTEN

Naast een richtinggevende factor of 'axis' wordt bij het navigeren de omgeving in kaart gebracht op basis van magnetische, geur- en visuele gradiënten. Dit noemt men een navigatiekaart. Een navigatiekaart stelt de duif in staat haar positie te bepalen tegenover het thuisfront en dit zowel op bekend als op onbekend terrein (Bingman *et al.*, 1990, Gagliardo *et al.*, 2009b). Verder maakt een navigatiekaart het de duif mogelijk

eerder gemaakte vliegfouten in haar route te corrigeren (Gagliardo *et al.*, 2009b). Algemeen wordt aangenomen dat op bekend terrein de navigatiekaart wordt opgebouwd uit visuele herkenningpunten, terwijl dit op onbekend terrein gebaseerd is op geuren (Gagliardo *et al.*, 2009b). De rol van magnetische gradiënten lijkt minder belangrijk te zijn (Gagliardo *et al.*, 2008; 2009a/c).

Wanneer duiven in een onbekend gebied worden gelost, nemen ze de lokale geuren en windrichting waar om hun positie tegenover het thuisfront te bepalen. Deze locatieafhankelijke geuren leren ze kennen op het hok en tijdens hun vrije vluchten. Ze leren ze ook associëren met bepaalde windrichtingen. Verschillende studies hebben inderdaad aangetoond dat navigatiekaarten die duiven gebruiken voor gebieden waar ze nog niet zijn geweest, gebaseerd zijn op deze geurgradiënt, waarbij het volledige reuksysteem operationeel dient te zijn (Ioalè *et al.*, 2000; Gagliardo *et al.*, 2005; Gagliardo *et al.*, 2006; Gagliardo *et al.*, 2007b; Gagliardo *et al.*, 2009a,c). Recent werd aangetoond dat in onbekende gebieden geuren zowel nodig zijn tijdens de ontwikkeling van een navigatiekaart als wanneer deze reeds op punt is gesteld (Gagliardo *et al.*, 2008; 2009c). Verder wordt deze hypothese ondersteunt door het feit dat de *bulbus olfactorius* (het geurcentrum van de hersenen) groter is bij reisduiven dan bij andere duivenrassen (Rehkämper *et al.*, 2008). Desondanks bestaat er discussie omtrent het precieze belang van geuren in het oriëntatiemechanisme. Bepaalde auteurs menen dat het belang van geuren afhankelijk is van de ervaring die duiven ermee hebben en bovendien variëren geuren van locatie tot locatie (Bingman *et al.*, 1990). Andere auteurs vinden de proeven die het belang van geuren illustreren dubieus. Ook de conclusies van proeven waarbij de reukzenuw (*nervus olfactorius*) wordt doorgesneden, worden in twijfel getrokken. Het reukorgaan wordt op deze manier wel volledig uitgeschakeld, maar aangezien deze zenuw heel dicht gelegen is bij de *nervus ophthalmicus* (die een rol speelt bij het waarnemen van het aardmagnetisch veld), is het mogelijk dat veranderingen in het oriëntatiegedrag niet kunnen worden toegeschreven aan een uitgeschakeld reukvermogen maar wel aan een verminderd waarnemen van het aardmagnetisch veld (Gould, 2009). Recente studies werpen zelfs een compleet ander licht op de rol van geuren in navigatiekaarten (Jorge *et al.*, 2009; 2010). De auteurs van deze studies lijken aan te tonen dat geuren helemaal geen bron van informatie zijn voor de navigatiekaart, maar dat ze eerder een onafhankelijk niet-reukgebonden kaartstelsel activeren. Geuren in het algemeen zouden volgens hun studies minder belangrijk zijn bij duiven met vliegervaring. Nieuwe studies om deze recente alternatieve hypothese te staven, zullen in de toekomst ongetwijfeld volgen.

Wanneer duiven gelost worden op bekend terrein, vliegen ze terug naar huis met behulp van visuele herkenningpunten zonder rekening te houden met een kompas. Dit wordt *pilotage* genoemd (Gagliardo *et al.*, 1999). Ze maken hierbij gebruik van de omgevings-

geometrie (= de vorm waarin de ruimte wordt verdeeld door bijvoorbeeld autostrades en treinroutes) en de landschapselementen (= bijvoorbeeld een bos, een meer, een kerk) die ze kennen (Lipp *et al.*, 2004; Vargas *et al.*, 2004; Gagliardo *et al.*, 2007a). Naarmate duiven meer ervaring krijgen, ontwikkelen ze een voorkeur voor een bepaalde route langs deze visuele herkenningpunten, die niet per se de kortste route hoeft te zijn (Biro *et al.*, 2004; Lipp *et al.*, 2004; Meade *et al.*, 2005).

O'Keefe en Nadel (1978) beschreven de navigatiekaart als een vorm van oppervlakkige cognitieve kennis. Een specifiek onderdeel van de hersenen, de hippocampale formatie (HF) speelt, net zoals de hippocampus bij zoogdieren, als onderdeel van het limbisch systeem een cruciale rol in de detaillering van de ruimtelijke organisatie van objecten en geografische structuren (Bingman *et al.*, 1989). Deze structuur is bij vogels gelokaliseerd in het dorsomediale prosencefalum (= voorhersenen). Zowel met betrekking tot de ontwikkeling, onderlinge samenhang, neurochemische en neurologische morfologie kan de aviaire HF vergeleken worden met de hippocampus bij zoogdieren, ook wel ammonshoornen genoemd (Casini *et al.*, 1997; Colombo en Broadbent, 2000).

Verschillende experimenten tonen aan dat de HF onontbeerlijk is bij de ontwikkeling van een (nieuwe) navigatiekaart die duiven in staat stelt te navigeren in onbekende gebieden. Eenmaal de kaart op punt is gesteld, hebben laesies aan de HF geen invloed (Bingman *et al.*, 1990; Bingman en Yates, 1992; Gagliardo *et al.*, 2004). Ook speelt de HF een rol bij het navigeren op bekend terrein, de *pilotage* (zie hoger). Proeven waarbij duiven met letsels aan de HF losgelaten werden op bekend terrein, toonden aan dat duiven niet meer in staat waren geometrische vormen te onderscheiden (Vargas *et al.*, 2004). Ze kunnen zich wel nog baseren op landschapselementen, maar enkel als geheugensteun voor het zonnekompas. Het is het zonnekompas dat ze naar huis begeleidt. Dit wordt *site specific compass orientation* genoemd (Luschi en Dall'Antonia, 1993; Gagliardo *et al.*, 1999).

Het belang van de HF in de ontwikkeling van navigatiekaarten lijkt afhankelijk te zijn van het type training die duiven gedurende de eerste zomer krijgen (volière versus vrije vluchten), en bijgevolg waarschijnlijk van het type navigatiekaart dat wordt aangemaakt (Ioalè *et al.*, 2000). Er wordt vermoed dat het type navigatiekaart anders is bij duiven in een volière dan bij duiven die de mogelijkheid hebben om vrije vluchten te maken. Duiven in een volière worden immers beperkt tot het opnemen van geuren die via windpassages de volière binnentreden en deze associëren ze met de verschillende windrichtingen. Die geurprofielen geven vermoedelijk een mozaïekpatroon van de omgeving weer (Wallraff, 1991; Ioalè *et al.*, 2000). Daarentegen kunnen duiven die tijdens hun eerste levensmaanden van tijd tot tijd losgelaten worden, actief de ruimtelijke distributie van geuren waarnemen. De geurprofielen die worden opgeslagen in de hersenen, nemen een gradiëntpatroon aan (Wallraff, 1989; Ioalè

et al., 2000). *Ioalè et al.* (2000) toonden aan dat duiven met letsels aan de HF niet in staat zijn een navigatiekaart aan te maken wanneer hun vliegruimte beperkt wordt tot een volièrre in tegenstelling tot wanneer ze actief de omgeving kunnen verkennen.

In tegenstelling tot de algemene aanvaarding van het gebruik van de zon en het aardmagnetisch veld als kompas, is het duidelijk dat over de signalen (magnetische intensiteit, geuren, visuele herkenningspunten), die een rol spelen bij het aanleggen van navigatiekaarten, nog veel twijfel heerst (Gould, 2009). De moeilijkheid bij het interpreteren van de studieresultaten is dat de duif afhankelijk van de situatie een ander signaal gebruikt voor haar navigatiekaart. Er is vooreerst een verschil wanneer men te maken heeft met een lossingplaats waarbij de duiven de omgeving al of (nog) niet kennen. Ervaren duiven laten zich bij experimentele proeven ook minder beïnvloeden en passen zich in nieuwe situaties gemakkelijker aan. Bijgevolg kan eenzelfde experiment andere resultaten geven afhankelijk van de vliegervaring van de duiven (Gould, 2009). Bovendien is de graad waarin duiven rekening houden met visuele herkenningspunten afhankelijk van het individu, de kenmerken van de lossingplaats en de kenmerken van de omgeving waarin een duif is opgegroeid. Verder is er een verschil tussen het oriëntatiemechanisme dat wordt gebruikt bij het kiezen van de initiële vliegrichting, tijdens de vlucht zelf en wanneer men uiteindelijk op bekend terrein rondom het hok komt (Mehlhorn en Rehkämper, 2009).

HET DUIVENSPEL

Welke weg duiven volgen en hoe snel ze vliegen om terug op hun hok te geraken zijn niet alleen afhankelijk van de mogelijke oriëntatiemechanismen, tal van factoren beïnvloeden hun oriëntatiegedrag. Hieronder worden er enkele besproken.

Het is duidelijk dat de ervaring van een duif een belangrijke rol speelt in de keuzes die ze maakt uit de mogelijke oriëntatiemechanismen. Tijdens de eerste vluchten moet ze de verschillende kenmerken van haar omgeving leren kennen. De kennis van de plaatselijke geuren, de omgevingsgeometrie en de landschapselementen is immers nodig voor het aanmaken van een navigatiekaart. In tweede instantie leert ze deze navigatiekaart gebruiken om sneller thuis te geraken. Bijgevolg zijn de vrije vluchten rondom het hok dan ook onontbeerlijk. Verder wordt er vastgesteld dat naast deze vrije vluchten ook oefenvluchten het kiezen van de initiële vliegrichting en de vliegprestaties verbeteren (Mehlhorn en Rehkämper, 2009; Dell'Araccia *et al.*, 2009). Het feit dat de afmeting van de HF afhangt van hoeveel vluchtervaring duiven opdoen, onderstreept dit belang. Onderzoekers stellen inderdaad vast dat hoe vaker duiven getraind worden, hoe groter de omvang van hun HF wordt (Sherry *et al.*, 1992; Cnotka *et al.*, 2008). Ook bij zoogdieren wordt dit opgemerkt. Zo heeft men aangetoond dat de hippocampus bij olifanten uitzonderlijk groot is in vergelijking

met andere zoogdieren. Het zijn dan ook meesters in het terugvinden van schuilplaatsen in hun habitat (Stephan *et al.*, 1991).

Het alleen of in groep vliegen kan de vliegroute van de duif en haar vliegsnelheid sterk beïnvloeden. Wanneer ze meerdere malen ergens alleen wordt gelost, ontwikkelt ze een voorkeur voor een bepaalde vliegroute. Als ze daarentegen met meerdere samen wordt gelost, kunnen de individuele vliegroutes met elkaar interfereren. Indien de routes niet veel verschillen, wordt een compromis gesloten. Indien het verschil te groot is, gaat elke duif haar eigen weg of neemt één van de duiven de leiding (Biro *et al.*, 2006). Dit gegeven zouden duivenmelkers kunnen gebruiken om hun vluchteresultaten te 'manipuleren'. In die zin kan het interessant zijn om als duivenmelker niet alleen de individuele prestaties van de dieren bij te houden maar ook de groepsprestaties. Misschien zijn er in hun hok duiven die samen beter presteren dan alleen of omgekeerd. Bepaalde duiven zijn misschien niet de beste individuele vliegers maar kunnen een belangrijke factor zijn bij het begeleiden van een andere duif.

Wanneer duiven ergens worden gelost, vliegen ze niet in één directe lijn vanuit de mand naar hun hok. Vooraleer ze hun vliegrichting huiswaarts kiezen, cirkelen ze gedurende een bepaalde tijd rond. Wanneer ze hun keuze hebben gemaakt, verhogen ze hun vliegsnelheid en verdwijnen op een bepaald moment uit het zicht. Waarom duiven eerst rondcirkelen boven de plaats waar ze worden gelost, is niet duidelijk. Het is mogelijk dat ze op die manier hun navigatiekaart updaten. In bekende gebieden hebben ze immers minder tijd nodig. Het zou ook om een sociaal gebeuren kunnen gaan waarbij duiven op zoek zijn naar soortgenoten om samen te vliegen. Ze vertrekken inderdaad sneller als ze in groep worden losgelaten (Schiffner en Wiltshko, 2009). Bij het lossen wordt vaak gezien dat de duif die als laatste de mand uitvliegt, het snelst uit het zicht verdwijnt. Dell'Araccia *et al.* (2009) toonden aan dat het wachten een positief effect heeft op de tijd dat een duif 'verliest' door het ter plaatse rondcirkelen en op de snelheid waarmee een duif naar huis vliegt. Dit positief effect zou niet alleen te maken hebben met een beter navigatievermogen maar ook met een sterkere motivatie om naar huis te vliegen (Dell'Araccia *et al.*, 2009). Verder stelden Biro *et al.* (2002) vast dat wanneer duiven in staat zijn de omgevende visuele herkenningspunten reeds waar te nemen vanuit de mand alvorens te worden gelost, ze sneller naar huis vliegen. Bepaalde beslissingen kunnen met andere woorden reeds op de grond worden gemaakt.

DE TOEKOMST

De besproken hypothesen omtrent het oriëntatietalent bij de reisduif zijn slechts gebaseerd op indirecte bewijzen. Deze komen voort uit experimenten waarbij het oriëntatievermogen van controleduiven vergeleken wordt met dat van duiven waarbij een bepaald oriëntatiemechanisme (bijvoorbeeld het reukorgaan) wordt uitgeschakeld. Afhankelijk van het belang van

dit uitgeschakeld mechanisme wordt er al dan niet een effect in het oriëntatievermogen waargenomen. Vroeger kon men zich hierbij enkel baseren op gegevens bij het lossen (het moment dat een duif uit het zicht is, de gekozen vliegrichting) en de aankomst op het hok (aantal duiven dat op het hok terugkwam). Het moment dat een duif bij het lossen uit het zicht is, varieert echter volgens de kleur van de duif, de vlieghoogte en ook de subjectiviteit van de onderzoeker. Meer nog, omwille van het feit dat de vliegroute een eerder zigzaggend patroon heeft, stemt de plaats waar een duif aan de hemel verdwijnt niet zomaar overeen met de gemiddelde vliegrichting. De komst van een draagbare GPS (micro-global positioning system) voor duiven heeft voor een grotere nauwkeurigheid bij deze experimenten gezorgd doordat volledige vliegtrajecten momenteel kunnen worden gevolgd (Schiffner en Wiltshko, 2009). Recent werd het ook mogelijk gemaakt EEG (elektro-encefalogram) signalen te evalueren in het licht van GPS-gegevens. Op deze manier kunnen veranderingen in deze EEG-signalen worden vastgesteld wanneer duiven bepaalde omgevingskenmerken passeren. Dergelijke studies zullen in de toekomst zeker bijdragen tot het verder ontrafelen van dit mysterie (Vyssotski *et al.*, 2009).

CONCLUSIE

De beste sportduiven zijn niet noodzakelijk de duiven met de meest ideale spiermassa, de beste conditie en de hoogste maximale vliegsnelheid. De beste sportduiven zijn die duiven die daarnaast een goed oriëntatievermogen bezitten. Een wedstrijdvlucht dient dan ook te worden gezien als een snelheid- en oriëntatieproef. Het oriëntatievermogen van de duif is een onderwerp dat vele duivenliefhebbers kluistert. Vooralsnog is er geen sluitend antwoord op de vraag hoe de dieren hun weg naar huis terugvinden. Algemeen kan worden gesteld dat duiven zich bij het vliegen op tal van eigenschappen van de omgeving en oriëntatiemechanismen kunnen baseren. Welke ze kiezen is afhankelijk van de kenmerken van de omgeving van hun hok, maar ook individuele voorkeuren spelen een rol. Deze zijn gebaseerd op hun eigen ervaringen en de kenmerken van de lossingsplaats (afstand tot het hok, weersomstandigheden, enz).

LITERATUUR

Beason R., Semm P. (1996). Does the avian ophthalmic nerve carry magnetic navigational information? *Journal of Experimental Biology* 199, 1241-1244.

Bingman V.P., Bagnoli P., Ioalé P., Casini G. (1989). Behavioral and anatomical studies of the avian hippocampus. *The Hippocampus: New Vistas*, vol. 52, 379-394.

Bingman V.P., Bagnoli P., Ioalé P., Casini G. (1990). The avian hippocampus: evidence for a role in the development of the homing pigeon navigational map. *Behavioral Neuroscience* 104, 906-911.

Bingman V.P., Yates G. (1992). Hippocampal lesions impair navigational learning in experienced homing pigeons. *Behavioral Neuroscience* 106, 229-232.

Biro D., Guilford T., Dell' Omo G., Lipp H.P. (2002). How the viewing of familiar landscapes prior to release allows pigeons to home faster: evidence from GPS tracking. *Journal of Experimental Biology* 205, 3833-3844.

Biro D., Meade J., Guilford T. (2004). Familiar route loyalty implies visual pilotage in the homing pigeon. In: *Proceedings of the National Academy of the United States of America* 101, 17440-17443.

Biro D., Sumpter D.J., Meade J., Guilford T. (2006). From compromise to leadership in pigeon homing. *Current Biology* 16, 2123-2128.

Budzynski C.A., Dyer F.C., Bingman V.P. (2000). Partial experience with the arc of the sun is sufficient for all-day sun compass orientation in homing pigeons, *Columba livia*. *Journal of Experimental Biology* 203, 2341-2348.

Casini G., Fontanesi G., Bingman V.P., Jones T.J., Gagliardo A., Ioalé P., Bagnoli P. (1997). The neuroethology of cognitive maps: contributions from research on the hippocampus and homing pigeon navigation. *Archives Italiennes de Biologie* 135, 73-92.

Cnotka J., Mohle M., Rehkemper G. (2008). Navigational experience affects hippocampus size in homing pigeons. *Brain, Behaviour and Evolution* 72, 233-238.

Colombo M., Broadbent N. (2000). Is the avian hippocampus a functional homologue of the mammalian hippocampus? *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 24, 465-484.

Csernus V.J. (2006). The avian pineal gland. *Chronobiology International* 23, 329-339.

Davila A.F., Winklhofer M., Shcherbakov V.P., Petersen N. (2005). Magnetic pulse affects a putative magnetoreceptor mechanism. *Biophysical Journal* 89, 56-63.

De Jong D. (1982). Orientation of comb building by honeybees. *Journal of Comparative Physiology* 147, 495-501.

Dell' Ariccia G., Constantini D., Dell' Omo G., Lipp H.P. (2009). Waiting time before release increases the motivation to home in homing pigeons (*Columba livia*). *Journal of Experimental Biology* 212, 3361-3364.

Frier H.J., Edwards E., Smith C., Neale S, Collet T.S. (1996). Magnetic compass cues and visual pattern learning in honeybees. *Journal of Experimental Biology* 199, 1353-1361.

Gagliardo A., Ioalé P., Bingman V.P. (1999). Homing in pigeons: the role of the hippocampal formation in the representation of landmarks used for navigation. *Journal of Neuroscience* 19, 311-315.

Gagliardo A., Ioalé P., Odetti F., Kahn M.C., Bingman V.P. (2004). Hippocampal lesions do not disrupt navigational map retention in homing pigeons under conditions when map acquisition is hippocampal dependent. *Behavioural Brain Research* 153, 35-42.

Gagliardo A., Vallortigara G., Nardi D., Bingman V.P. (2005). A lateralized avian hippocampus: preferential role of the left hippocampal formation in homing pigeon sun compass-based spatial learning. *European Journal of Neuroscience* 22, 2549-2559.

Gagliardo A., Ioalé P., Savini M., Wild M. (2006). Having the nerve to home: trigeminal magnetoreceptor versus olfactory mediation of homing in pigeons. *Journal of Experimental Biology* 209, 2888-2892.

Gagliardo A., Ioalé P., Savini M., Lipp H.P., Dell' Omo G. (2007a). Finding home: the final step of the pigeons' homing process studied with a GSP data logger. *Journal of Experimental Biology* 210, 1132-1138.

Gagliardo A., Pecchia T., Savini M., Odetti F., Ioalé P., Val-

- lortigara G. (2007b). Olfactory lateralization in homing pigeons: initial orientation of birds receiving a unilateral olfactory input. *European Journal of Neuroscience* 25, 1511-1516.
- Gagliardo A., Ialò P., Savini M., Wild M. (2008). Navigational abilities of homing pigeons deprived of olfactory or trigeminally mediated information when young. *Journal of Experimental Biology* 211, 2046-2051.
- Gagliardo A., Ialò P., Savini M., Wild M. (2009a). Olfactory navigation in homing pigeons: the last challenge. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1170, 434-437.
- Gagliardo A., Ialò P., Savini M., Dell'omo G., Bingman V.P. (2009b). Hippocampal-dependent familiar area maps supports corrective re-orientation following navigational error during pigeon homing: a GPS-tracking study. *European Journal of Neuroscience* 29, 2389-2400.
- Gagliardo A., Ialò P., Savini M., Wild M. (2009c). Navigational abilities of adult and experienced homing pigeons deprived of olfactory or trigeminally mediated magnetic information. *Journal of Experimental Biology* 212, 3119-3124.
- Gould J.L. (2009). Animal navigation: a wake-up call for homing. *Current Biology* 19, 338-339.
- Hanzlik M., Heunemann C., Holtkamp-Rötzler E., Winklhofer M., Petersen N., Fleissner G. (2000). Superparamagnetic magnetite in the upper beak tissue of homing pigeons. *Biometals* 13 (4), 325-331.
- Ialò P., Gagliardo A., Bingman V.P. (2000). Hippocampal participation in navigational map learning in young homing pigeons is dependent on training experience. *European Journal of Neuroscience* 12, 742-750.
- Johnston R.F., Janiga M. (1995). Feral pigeons. *New York: Oxford University Press*.
- Jorge P.E., Marques A.E., Philips J.B. (2009). Activational rather than navigational effects of odours on homing of young pigeons. *Current Biology* 19, 650-654.
- Jorge P.E., Marques A.E., Philips J.B. (2010). Activational effects of odours on avian navigation. In: *Proceedings, Biological Sciences/ The Royal Society* 277, 45-49.
- Keeton W.T. (1971). Magnets interfere with pigeon homing. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 68, 102-106.
- Keeton W.T. (1972). Effects of magnets on pigeon homing. In: S.R. Galler, K. Schmidt-Koenig, G.J. Jacobs and R.E. Belleville (eds.). *Animal Orientation and Navigation*, pp 579-593.
- Kiepenhauer J. (1982). The effect of magnetic anomalies on the homing behavior of pigeons: an attempt to analyze the possible factors involved. In: F. Papi and H.G. Wallraff (eds.). *Avian Navigation*. 120-128.
- Kiepenhauer J. (1986). A further analysis of the orientation behavior of pigeons released within magnetic anomalies. In: G. Maret, N. Broccara and J. Kiepenhauer (eds.). *Biophysical Effects of Steady Magnetic Fields*, 148-153.
- Kirschvink J.L., Gould J.L. (1981). Biogenic magnetite as a basis for magnetic field detection in animals. *Biosystems* 13, 181-201.
- Kramer G. (1950). Weitere Analyse der Faktoren, welche die Zugaktivität des gekäfigten Vogels orientieren. *Naturwissenschaften* 37, 377-378.
- Lipp H.P., Vyssotski A.L., Wolter D.P., Renaudineau S., Savini M., Tröster G., Dell'omo G. (2004). Pigeon homing along highways and exits. *Current Biology* 14, 1239-1249.
- Luschi P., Dall'Antonia P. (1993). Anosmic pigeons orient from familiar sites by relying on the map-and-compass mechanism. *Animal Behaviour* 46, 1195-1203.
- Meade J., Biro D., Guilford T. (2005). Homing pigeons develop local route stereotypy. In: *Proceedings, Biological Sciences* 272, 17-23.
- Mehlhorn J., Rehkämper G. (2009). Neurobiology of the homing pigeon. *Naturwissenschaften* 96, 1011-1025.
- Mouritsen H., Janssen-Bienhold U., Liedvogel M., Feenders G., Stalleicken J., Dirks P., Weller R. (2004). Cryptochromes and neuronal-activity markers colocalize in the retina of migratory birds during magnetic orientation. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 28, 14294-14299.
- O'Keefe J., Nadel L. (1978). The hippocampus as a cognitive map. *New York: Oxford University Press*.
- Rehkämper G., Frahm H.D., Cnotka J. (2008). Mosaic evolution and adaptive brain component alteration under domestication seen on the background of evolutionary theory. *Brain, Behavior and Evolution* 71, 115-126.
- Ritz T., Adem S., Schulten K. (2000). A model for photoreceptor-based magnetoreception in birds. *Biophysical Journal* 78, 707-718.
- Schiffner I., Wiltschko R. (2009). Point of decision: when do pigeons decide to head home? *Naturwissenschaften* 96, 251-258.
- Schmitt D.E., Esch H.E. (1993). Magnetic orientation of honeybees in the laboratory. *Naturwissenschaften* 80, 41-43.
- Schneider T., Thalau H.P., Semm P. (1994). Effects of light or different earth-strength magnetic fields on the nocturnal melatonin concentration in a migratory bird. *Neuroscience Letters* 168, 73-75.
- Semm P., Beason R.C. (1990). Sensory basis of bird orientation. *Experientia* 46, 372-378.
- Sherry D.F., Jacobs L.F., Gaulin S.J.C. (1992). Spatial memory and adaptive specialization of the hippocampus. *Trends in Neurosciences* 15, 298-303.
- Stapput K., Thalau P., Wiltschko R., Wiltschko W. (2008). Orientation in birds in total darkness. *Current Biology* 18, 602-606.
- Stephan H., Baron G., Frahm H.D. (1991). *Comparative Brain Research in Mammals*.
- Strasser R., Bingman V.P., Ialò P., Casini G., Bagnoli P. (1998). The homing pigeon hippocampus and the development of landmark navigation. *Developmental Psychobiology* 33, 305-315.
- Vargas J.P., Petruso E.J., Bingman V.P. (2004). Hippocampal formation is required for geometric navigation in pigeons. *European Journal of Neuroscience* 20, 1937-1944.
- Visalberghi E., Alleva E. (1979). Magnetic influences on pigeon homing. *The Biological Bulletin* 156, 246-256.
- Vyssotski A.L., Dell'omo G., Dell'Arriccia G., Abramchuk A.N., Serkov A.N., Latanov A.V., Loizzo A., Wolter D.P., Lipp H.P. (2009). EEG responses to visual landmarks in flying pigeons. *Current Biology* 19, 1159-1166.
- Walcott C. (1977). Magnetic fields and the orientation of homing pigeons under sun. *Journal of Experimental Biology* 70, 105-123.
- Walcott C. (1978). Anomalies in the earth's magnetic field increase the scatter of pigeon's vanishing bearings. In: K. Schmidt-Koenig, W.T. Keeton (eds.). *Animal Migration, Navigation and Homing*, pp 143-151.
- Walcott C., Gould J.L., Kirschvink J.L. (1979). Pigeons have magnets. *Science* 205, 1027-1029.
- Walcott C., Gould J.L., Ledman A.J. (1988). Homing of magnetized and demagnetized pigeons. *Journal of Experimental Biology* 134, 27-41.

- Wallraff H.G. (1989). Simulated navigation based on assumed gradients of atmospheric trace gases (models on pigeon homing, part 2). *Journal of Theoretical Biology* 138, 511-528.
- Wallraff H.G. (1991). Conceptual approaches to avian navigation systems. In: Berthold P. (ed.). *Orientation in Birds*. Birkhäuser, Basel, pp 128-165.
- Wiltschko R., Wiltschko W. (1980). The development of sun compass orientation in young homing pigeons. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 9, 135-141.
- Wiltschko R., Wiltschko W. (1990). Zur Entwicklung des Sonnenkompaß bei jungen Briefläuben. *Journal of Ornithology* 131, 1-20.
- Wiltschko R., Wiltschko W. (1996). Magnetic orientation in birds. *Journal of Experimental Biology* 199, 29-38.
- Wiltschko R., Walker M., Wiltschko W. (2000). Sun-compass orientation in homing pigeons: compensation for different rates of change in azimuth? *Journal of Experimental Biology* 203, 889-894.
- Wiltschko R., Wiltschko W. (2002). Magnetic compass orientation in birds and its physiological basis. *Naturwissenschaften* 89, 445-452.
- Wiltschko R., Wiltschko W. (2006). Magnetoreception. *Bioessays* 28, 157-168.
- Wiltschko W., Munro U., Ford H., Wiltschko R. (2006). Bird navigation: what type of information does the magnetite-based receptor provide? In: *Proceedings, Biological Sciences/ The Royal Society* 273, 2815-2820.
- Wiltschko R., Schiffner I., Wiltschko W. (2009). A strong magnetic anomaly affects pigeon navigation. *Journal of Experimental Biology* 212, 2983-2990.