

De computer meet echter alle vlekjes in beeld, dus enige menselijke begeleiding blijft noodzakelijk. Een juiste scherpte en voldoende contrast versnellen de metingen aanzienlijk. Het beeld wordt omgezet in een aantal pixels met verschillende grijswaarden. De computer meet het aantal pixels met een grijswaarde kleiner dan een vooraf bepaalde waarde. Het contrast en de scherpte van het beeld kunnen eventueel vóór elke meting verbeterd worden, maar dit kan ten koste gaan van de meetnauwkeurigheid. Door de optimale uitlichting is het contrast van de scherp afgebeelde druppels voldoende. De bewegingsonscherpte is dankzij de korte belichtingstijd

van de nanolite nihil. Enige bewegingsonscherpte is voor het bepalen van de diameter niet erg bezwaarlijk. De computer kan namelijk diverse parameters meten, te weten de kleinste diameter, grootste diameter, vormfactor, oppervlakte en aantal. Bij een beweging in één richting, wordt de andere richting dus wel scherp afgebeeld. Er kan in dit geval worden volstaan met het meten van de kleinste diameter. Aan de hand van de meetresultaten zijn de spuitmonden uitgezocht, die voldoen aan de importeisen van Australië. Dankzij de highspeedfotografie is het afzetgebied voor dit bedrijf enorm vergroot.

Snelle fotografie bij onderzoek naar zwem- en vliegprestaties

J.J. Videler

Vakgroep Mariene Biologie, Rijksuniversiteit Groningen

Uitgangspunten en doelstelling

Darwin's evolutietheorie leert ons dat het voortbestaan van diersoorten afhangt van de prestaties van individuen. Elk dier dient zich zo te gedragen dat de kans om in leven te blijven en de kans op vruchtbare nakomelingen zo groot mogelijk zijn. Hoe groot die kansen zijn is direct afhankelijk van de dagelijkse energiehuishouding van een dier. Per dag moet er per saldo meer energie worden opgenomen, dan er wordt uitgegeven. Dit dagelijkse overschot dient genoeg te zijn om op wat langere termijn kosten van groei, rui, migratie en voortplanting te dekken. Ecologisch geïnteres-

seerde biologen zijn er op uit om preciese gegevens over energiebudgetten van dieren onder natuurlijke omstandigheden te krijgen. De aandacht gaat daarbij natuurlijk vooral uit naar de grote posten op de balans van inkomsten en uitgaven. Bij zwemmende en vliegende dieren vormen de kosten voor locomotie de hoogste posten aan de uitgavenkant, vooral als het gaat om hogere snelheden. Zwemmen en vliegen wijken in dit opzicht sterk af van lopen. Globaal gesproken gebruikt een dier dat twee maal zo hard loopt twee maal zo veel energie, maar een vis die zijn snelheid wil verdubbelen moet ongeveer acht maal zo-

veel energie leveren. Vliegkosten zijn nog ingewikkelder gekoppeld aan de snelheid. Elke vogel heeft twee optimum snelheden, één waarbij de arbeid die hij per tijdseenheid moet leveren zo klein mogelijk is en één iets hogere snelheid waarbij de arbeid per afgelegde afstand zo klein mogelijk is. Langzamer vliegen dan een van beide snelheden is erg duur en ook hogere snelheden kosten onevenredig veel energie. Voor het invullen van een getal op de energiebalans van een dier is het nodig om de relatie tussen kosten en snelheid te kennen en om te weten welke snelheden het dier kiest en hoeveel tijd het per dag voortbewegend doorbrengt. Antwoord op de laatste vraag kan alleen maar gevonden worden door het dier in zijn natuurlijke omgeving continu te volgen en de tijdsbesteding van minuut tot minuut te noteren. De eerste twee vragen zijn in het veld veel moeilijker te beantwoorden en eisen een meer experimentele aanpak. Snelheden en versnellingen die het proefdier onder zo natuurlijk mogelijke omstandigheden zelf kiest, kunnen met behulp van een snelle filmcamera worden vastgelegd en gemeten. Tredmolens zoals stromingskanalen of windtunnels, waarin dieren worden gedwongen met een bepaalde snelheid voort te bewegen, worden hierbij niet gebruikt omdat ze geen inzicht geven in het natuurlijke gedrag van het dier. Voorbeelden van behaalde resultaten bij vissen, dolfijnen en torenvalken worden besproken. Alvorens in te gaan op specifieke problemen die zich bij elk van deze proefdieren voordeden, zullen enkele algemene principes van de gebruikte techniek nader worden toege-licht

Camera, opstelling, belichting en film-analyse

Wij gebruiken voor dit onderzoek een Locan (Red Lake) camera met intermitterend filmtransport, die tot 500 beelden per seconde op 16 mm film kan vastleggen. De film wordt tijdens de opname voor elk beeld gestopt en voor de lens gefixeerd. Een ver-

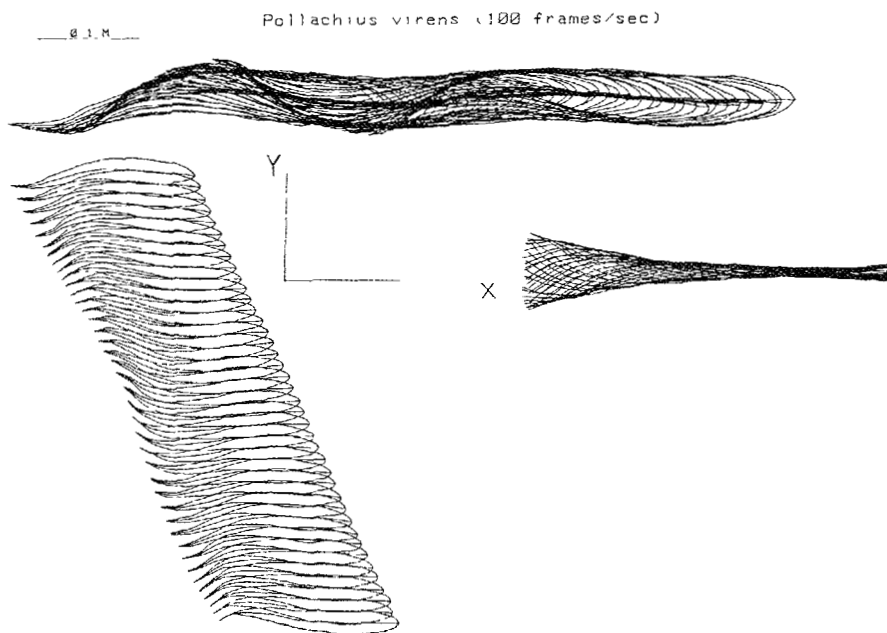
stelbare vlinder maakt extra korte belichtingstijden mogelijk. De firma Weinberger (Zürich) leverde de camera met een voedings- en bedieningsunit en een spiegelreflex zoekersysteem. Tijdens de opnamen kunnen met behulp van twee ingebouwde LED's streepjes op de filmrand worden gezet. Een daarvan wordt gebruikt voor een tijdsignaal naar keuze elke 1, 0.2 of 0.01 s. Daarmee is het mogelijk achteraf het preciese tijdsverloop tussen de beelden vast te stellen. Dat is belangrijk omdat het er om gaat verplaatsing als functie van de tijd te meten. Daarom ook is het absoluut noodzakelijk dat de camera vast staat opgesteld. Het filmkader of een in het filmvlak ingebouwd raster, vormt een vast coördinatenstelsel ten opzichte waarvan de beweging zich afspeelt in een vlak dat wordt begrensd door het scherpte-dieptebereik van de camera.

Korte belichtingstijden vragen veel licht en dat bleek vooral voor de vissen een groot probleem. Met 400 ASA films, soms een of twee stoppen opgewaardeerd, en een speciale belichtingstechniek voor de vissen werden belichtingsproblemen opgelost. De eerste stap bij de analyse is de projectie van elk beeld op een Vanguard Motion Analyser die een beeld zonder vertekening op een matglas projecteert. Het vaste referentiekader en een aantal goed gedefinieerde punten op de afbeelding van het proefdier (bij vissen en dolfijnen de hele omtrek) werden van elk beeld op een transparant overgetekend. Deze gegevens werden vervolgens gedigitaliseerd met een HP 9874A digitizer en opgeslagen in een HP 9835A computer. Figuur 1 laat zien hoe de opgeslagen gegevens kunnen worden weergegeven. Het bovenste plaatje toont de omtrekken van een zwemmende koolvis met daarin berekende middellijnen in een X-Y assenstelsel. Links dezelfde beelden op halve grootte en iets zijdelings verschoven. Rechts zijn de middellijnen over elkaar heen getekend waarbij de X-coördinaten van de neuspunt gelijk gemaakt zijn. De richting waarin en de afstand waarover elk gedigitaliseerd punt zich verplaatst

kunnen nu uit het bestand worden opgevraagd. Het tijdsverloop tussen opeenvolgende beelden is ook precies bekend. De verplaatsing wordt nu gedifferentieerd (b.v. met een 5-punts Lagrange vergelijking) naar de tijd, zodat een grafiek van de snelheid als functie van de tijd wordt verkregen. Differentiatie van deze snelheidswaarden naar de tijd laat vervolgens zien welke versnellingen er optreden. De gevonden waarden worden gebruikt in computermodellen die gebaseerd zijn op hydrodynamische en/of aerodynamische theorieën en ontworpen om weerstanden, stuwkracht en energieverbruik te kunnen schatten.

Zwemprestaties van vissen

Opnametechniek: In een 14 m lang aquarium van het Marine Laboratory te Aberdeen werden o.a. kabeljauwen, koolvissen, harders, makrelen en zalmen getraind om op commando heen en weer te zwemmen tussen twee voerplaatsen. Deze bevonden zich aan de uiteinden van het aquarium dicht bij een onder water geplaatst flikkerlicht dat vlak voor het voeren werd aangezet. De vissen associeerden het lichtsignaal al gauw met voer en zwommen er ook als er niet gevoerd werd op af. De snelheid waarmee ze heen en weer zwommen hing samen met hun trek in voedsel. De camera hing in het midden boven het aquarium en keek recht naar beneden (de zwembewe-



Figuur 1

Gedigitaliseerde beelden van het bovenaanzicht van een zwemmende koolvis (**Pollachius virens**). Boven, omtrekken over elkaar getekend met daarin berekende middellijnen. Links dezelfde beelden op halve grootte, iets dwarsuit verplaatst. Rechts alleen de middellijnen, de X-waarden van alle neusposities zijn aan elkaar gelijk gemaakt om de amplitudeverdeling duidelijk zichtbaar te maken.

ging van vissen speelt zich af in het horizontale vlak). Een perspex vlot op het water recht onder de camera voorkwam dat rimpelingen het beeld verstoorden. De gewenste filmsnelheid was 200 beelden/s. Pogingen om hiervoor de vissen met halogeenspots voldoende te belichten liepen op niets uit. Het water werd warm en de vissen weigerden door het hel verlichte stuk van het aquarium te zwemmen. Er moest een andere belichtingstechniek worden bedacht. Op de bodem onder de camera werd een stuk wit verkeersbordenreflectiemateriaal gelegd. Dit heeft de eigenschap om licht terug te kaatsen in de richting waarin het wordt beschenen. Er is vrijwel geen verlies door strooilicht. Twee lichtgeleiders van glasvezel (van een zogenaamde koudlichtbron) werden naast de lens gemonteerd zodat de optische as van de lens samenviel met de richting waarin het verkeersbordenmateriaal werd beschenen. Deze twee puntvormige lichtbronnen bleken voldoende om bij 200 beelden/s het filmbeeld helder geel te maken. Passerende vissen zijn te zien als scherpe zwarte silhouetten, zonder enige vertekening. De totale hoeveelheid licht in het aquarium was zo gering dat de vissen er in het geheel niet op reageerden.

Resultaten Vissen zwemmen met een horizontale golvende beweging van hun lichaam. Die golf loopt van kop naar staart. Vlak achter de kop is de amplitude het kleinst en bij de staartpunt het grootst. De snelheid waarmee de golf over het lichaam naar achter loopt is groter dan de voorwaartse snelheid van de vis. Bij goede zwemmers als de makreel en de koolvis is het verschil tussen die snelheden klein, de zwemsnelheid is daarbij ongeveer 0,8 tot 0,9 keer de golfsnelheid. Bij vissen zoals de paling en kabeljauw, die minder in het snelle zwemmen zijn gespecialiseerd, ligt dit getal in de buurt van de 0,6. Deze getallen geven een indicatie van de efficiëntie waarmee de zwembeweging wordt uitgevoerd. Zwemprestaties van vissen kunnen ook op andere manieren vergeleken wor-

den. Maximum snelheden worden, om de vergelijking zinvol te maken, uitgedrukt in lichaamslengten per seconde (L/s). Makrelen en kleine tonijnen halen wel 15 L/s, palingen komen niet verder dan 2 L/s. Een tonijn van 3 meter lengte kan maximaal 7-8 L/s = 75-85 km/uur halen. (De zwaardvis als snelste zwemmer haalt waarschijnlijk snelheden boven de 100 km/uur) Op het land hangt de snelheid van een loper af van de paslengte en de pasfrequentie. In het water wordt de paslengte gedefinieerd als de afgelegde afstand (in lichaamslengtes) per zwemslag (L/T). Mensen die met zwemvliezen aan onder water zwemmen halen evenals de paling 0,55 L/T, een makreel meer dan 1 L/T.

Vissen zwemmen zelden met eenparige snelheid. Bij lage maar ook bij zeer hoge gemiddelde snelheden maken ze vaak een aantal slagen en drijven dan korte tijd uit. De weerstand van een vis is tijdens actief zwemmen ongeveer drie maal zo groot als tijdens uitdrijven met gestrekt lichaam. Dit maakt het in principe mogelijk energie te sparen door niet continu te zwemmen maar actief zwemmen af te wisselen met drijven. De vis versnelt dan tot een hoge snelheid en vertraagt vervolgens uitdrijvend. Zo kan een gemiddelde zwemsnelheid worden bereikt met een energieverbruik dat lager is dan wanneer er continu met die snelheid gezwommen zou worden. Voorwaarden zijn dat het cyclisch versnellen en vertragen rond de gemiddelde snelheid zo gebeurt dat het dier begint te versnellen als het is uitgedreven tot een snelheid die ongeveer 20% beneden de gemiddelde snelheid ligt en versnelt tot 30% daar boven. De energiewinst kan het grootst zijn wanneer de gemiddelde snelheid niet veel hoger ligt dan de helft van de absolute maximum snelheid die de vis met niet onderbroken zwemmen kan bereiken. Kabeljauwen en koolvissen blijken precies aan die voorwaarden voldoen en besparen zo naar schatting 60% van de energie die nodig zou zijn om continu zwemmend dezelfde gemiddelde snelheden te halen.

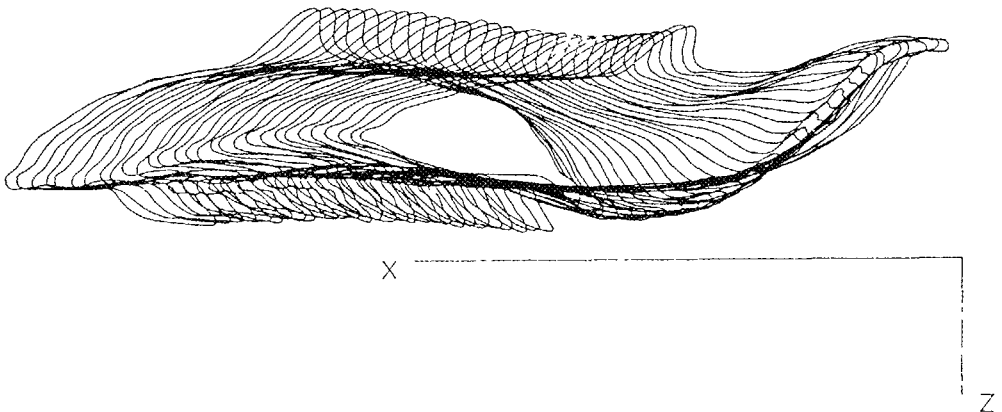
De op- en neerslag van dolfijnen

Opnametechniek: Het dolfinarium van de dierentuin in Antwerpen beschikt over een rechthoekig bassin (27 m lang) waarin tumelaars (2,5 lang) en sotalia dolfijnen (1,9 m) hun show opvoeren. Aan een lange zijde geven ramen zicht op wat er onder water gebeurt. Zwemmende walvisachtigen bewegen hun staart op en neer, dus anders dan bij de vissen moesten de beelden hier via de ramen van opzij worden gemaakt. Met kunstlicht kon hier niet worden gewerkt en ook de verkeersborden methode was door de grote afmetingen van de dieren en hun zwembad niet goed bruikbaar. Enkele luiken in het dak van het aquariumgebouw konden worden verwijderd. De zon schijnt daar in april tot ongeveer 11 uur recht naar binnen en geeft dan net voldoende licht voor opnamen tot 50 beelden/s. De dolfijnen trekken heel rustig baantjes wanneer ze niet worden gevoerd of moeten optreden. Gelijkmatig verloopende snelle zwembewegingen waren veel minder gemakkelijk te filmen. Sterk versnellende dieren bij aanzetten tot sprongen en tal van andere capriolen konden zonder moeite worden vastgelegd, maar le-

verden problemen op bij de analyse en de interpretatie. De resultaten gelden dan ook slechts voor langzaam zwemmende dolfijnen.

Resultaten: Het onderzoek aan het zwemmen van dolfijnen werd aangepakt uit onvrede met bestaande ideeën over de functie van opslag en neerslag tijdens het zwemmen. In de literatuur stond vermeld dat alle stuwkracht tijdens de opslag zou worden geleverd en dat de neerslag uitsluitend zou dienen om de staartvin weer in de goede uitgangspositie te brengen voor de volgende opslag. Een deugdelijke bewijsvoering voor deze hypothese was niet te vinden en toch werd het idee algemeen aanvaard.

De gedigitaliseerde filmbeelden (zie Fig. 2) werden gebruikt om de voorwaartse snelheid van de dieren te berekenen. De snelheid bleek bij alle metingen aan beide soorten toe te nemen tijdens de neerslag en af te nemen gedurende de opslag. Dit resultaat is precies tegengesteld aan de heersende opvattingen maar het is niet zo dat nu de neerslag als stuwslag en de opslag als herstelslag moet worden gezien.



Figuur 2

Gedigitaliseerde omtrekken van het zijaanzicht van een zwemmende tumelaar (*Tursiops truncatus*) tijdens de neerslag. De lichaamslengte is 2,5 m, de zwemsnelheid 2,63 m/s en de tijd tussen de beelden 0,02 s.

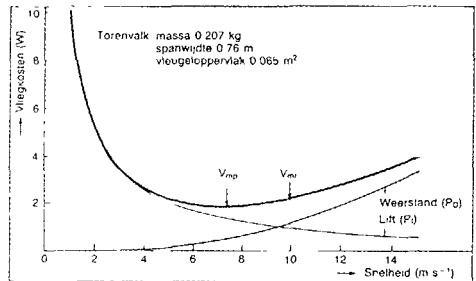
Preciese analyses van de bewegingen van de staart maakten het mogelijk om op basis van een eenvoudig hydrodynamisch model, een schatting te maken van stuwkracht die de staart leverde. Hiermee kon worden aangetoond dat tijdens de opslag en neerslag evenveel stuwkracht werd gegenereerd. De vertraging van het dier bij de neerslag lijkt het gevolg van een hogere weerstand van het lichaam tijdens de neerwaartse kromming. De amplitude van de staartslag bij snel zwemmende dolfijnen is veel geringer dan bij langzaam zwemmende. De dieren zullen dan weinig last hebben van hogere weerstand tijdens de neerslag, waardoor het verschil tussen op- en neerslag verdwenen zal zijn.

Vliegstrategieën van torenvalken

Opnametechniek: Om aan de uitgangsvoorwaarden te kunnen voldoen werden twee wilde torenvalken (een mannetje 'Jowie' en een vrouwtje 'Kes') als valkeniersvogels getraind. Ze werden gevoerd in de 140 m lange verbindingsgang tussen de vleugels van het Biologisch Centrum te Haren. Daar vlogen ze heen en weer tussen twee valkeniers waar ze na bijna elke landing kleine stukjes gemalen muis kregen. De dieren werden elke dag voor en na het vliegen nauwkeurig gewogen. De vliegafstand tussen de valkeniershandschoenen bedroeg 125 m en de gang was windstil. De valkeniershandschoenen waren voorzien van elektronische contacten die het moment van starten en landen in het geheugen van een computer registreerden. Onderweg werd de passeertijd van de vogel om de 25 m gemeten met infrarood gevoelige cellen die op de vloer onder een infrarode lichtbron waren aangebracht. Ook met die informatie werd de computer gevoerd. Halverwege de vliegafstand stond een spiegel van 2,35 m bij 1,5 m onder een hoek van 45° opgesteld zodanig dat de Locam camera op een paar meter afstand in een zijgang de voorbijvliegende vogel tegelijkertijd van opzij en van onder in beeld had. Kamerplanten zorgden ervoor dat de

vogels niet te laag over de spiegel vlogen. De camera werd automatisch gestart door een signaal van de infrarood gevoelige cellen op de vloer. Voor de belichting werden 4 filmzonden (elk 850 W) gebruikt die het mogelijk maakten te filmen met 200 beelden/s. Bewegingen van de bek, de staartpunt en de vleugeltoppen werden in drie dimensies geanalyseerd. Al deze punten maakten in elk van de drie projectievlakken harmonische bewegingen die met Fourier functies konden worden beschreven. Ook de veranderingen van het oppervlak van de vogel en van de staart in onderaanzicht werden zo geanalyseerd. Bij de proeven moesten de vogels zonder en met loden gewichten aan hun poten vliegen. Er werden gewichten van 30 en 60 g gebruikt. 60 g komt overeen met het gewicht van de zwaarste prooidieren die torenvalken in het wild vangen.

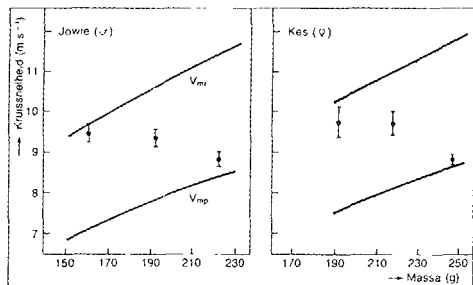
Resultaten: De hoeveelheid energie die vogels moeten leveren om te kunnen vliegen is opgebouwd uit twee delen. Er is energie nodig om de zwaartekracht op te heffen en



Figuur 3

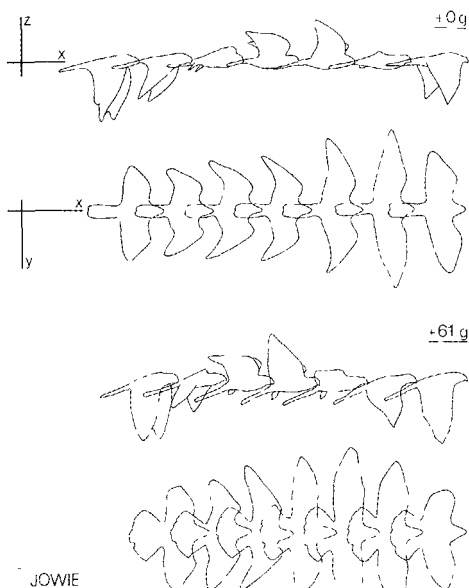
De vliegkosten van een torenvalk (*Falco tinnunculus*) als functie van de vliegsnelheid. Naarmate die hoger is, is meer energie nodig voor voortstuwing en minder voor lift. Uit de curve die ontstaat als de lijnen P_D en P_L bij elkaar worden opgeteld zijn twee optimale vliegsnelheden af te lezen: de V_{mp} , waarbij de energiekosten per tijdseenheid het laagst zijn en de V_{mr} , waarbij de hoeveelheid energie per afgelegde afstand zo laag mogelijk is.

om de luchtweerstand te overwinnen. De hoeveelheid lift-energie die de vogel moet genereren om de zwaartekracht op te heffen is zeer groot bij lage snelheden en neemt omgekeerd evenredig met de vliegsnelheid af. De luchtweerstand neemt toe met ongeveer het kwadraat van de snelheid en de energie die geleverd moet worden om die kracht op te heffen is evenredig met de snelheid tot de derde macht. Op deze theoretische benadering zijn een aantal rekenmodellen gebaseerd. In Fig. 3 worden volgens een ervan de vliegsnelheden voor een torenvalk van 207 g voorspeld. De som van de grafieken voor weerstand en lift is een U-vormige curve die laat zien dat de vogel twee optimale vliegsnelheden kent, de snelheid waarbij het energieverbruik per tijdseenheid zo laag mogelijk is (V_{mp}) en de snelheid (V_{mr}) waarbij de geïnvesteerde arbeid per afgelegde afstand zo laag mogelijk is. De tweede snelheid kan worden gevonden door vanuit de oorsprong de raaklijn langs de grafiek te trekken. De vliegsnelheden bij deze snelheden liggen in de buurt van de 2 W. Ons vertrouwen in de uitkomsten van dit model zouden erg worden vergroot indien zou blijken dat torenvalken met snelheid V_{mr} vliegen. Fig. 4 toont de resultaten van de vliegproeven in de gang. De punten zijn de gemiddelde snelheden (met standaardafwijkingen) die



Figuur 4

Vliegsnelheden van torenvalken met en zonder extra gewicht (punten met standaardafwijking). De lijnen geven de waarden van V_{mr} en V_{mp} bij de corresponderende massa's



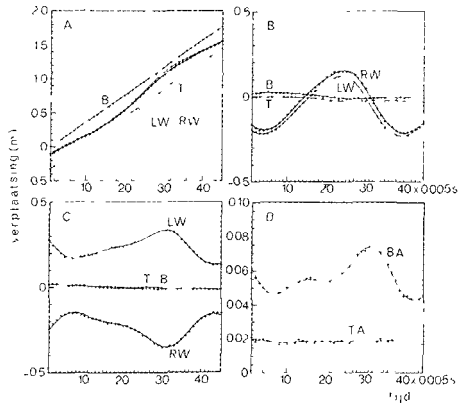
Figuur 5

De omtrekken van het zij- en onderaanzicht van een mannelijke torenvalk vliegend op kruissnelheid zonder en met 61 g extra gewicht

de dieren vlogen zonder en met 30 en 60 g gewicht aan de poten. De getrokken lijnen zijn V_{mr} en V_{mp} , uitgezet als functie van het gewicht. Tijdens het vliegen zonder extra gewicht blijken de vogels hun kruissnelheid heel dicht in de buurt van V_{mr} te kiezen. Beladen met 60 g heeft V_{mp} de absolute voorkeur en met 30 g vliegen ze met een snelheid daar tussen in. Het gedrag van de vogels geeft aan dat ons vertrouwen in dit aspect van het model gerechtvaardigd is.

Afbeelding 5 is gemaakt met behulp van de filmbeelden van een onbeladen en een beladen torenvalk van opzij en van onderen. De omtrekken van de vogel zijn telkens getekend in een X-Z en een X-Y coördinatensysteem. Het beladen beest vliegt langzamer en de hoek van de staart ten opzichte van de X-as is groter. De figuren 6 a, b en c laten de bewegingen zien van de bek, de

staartpunt en van de beide vleugelpunten in de X-, Y- en Z-richting. Figuur 6 d toont het oppervlak van de vogel en van de staart in onderaanzicht tegen de tijd. De getrokken lijnen zijn de Fourier benadering van de harmonische functies die door de meetpunten zijn berekend. Met deze analysemethode kon worden aangetoond dat de vogels hun staartoppervlak en in iets mindere mate ook het vleugeloppervlak vergroten bij een verhoogd vlieggewicht. De vorm van de vleugelslag verandert niet, maar de slagfrequentie wordt verhoogd terwijl we al zagen dat de vliegsnelheid afneemt. De verhoogde slagfrequentie wordt vooral veroorzaakt door een verkorte opslag zodat het relatieve belang van de neerslag toeneemt.

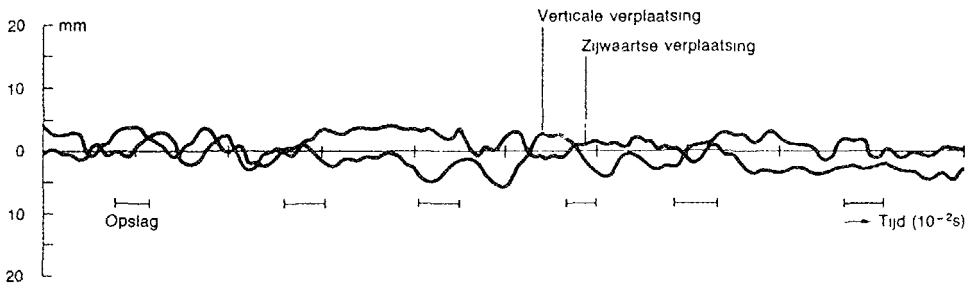


Figuur 6

Gedigitaliseerde posities van de bek (B), de punt van de staart (T) en de vleugelpunten (LW, RW) van een mannelijke torenvalk die op kruissnelheid over een spiegel vliegt. De getrokken lijnen zijn Fourier functies. Punten met hun functies in de vliegrichting (A), in verticale richting (B) en in horizontale richting loodrecht op de vliegrichting (C). De projecties in het horizontale vlak van het oppervlak van het onderaanzicht van de hele vogel (BA) en van de staart (TA) staan in (D).

Biddende vogels

Opnametechniek: Het is doorgaans niet goed mogelijk om vliegende vogels in het veld met een stilstaande camera te filmen, en als het al zou lukken blijft een berekening van bijvoorbeeld de vliegsnelheid dubieus omdat de windsnelheid en de windrichting ten opzichte van de vliegrichting niet bekend zijn. Biddende vogels vliegen tegen de wind in met de snelheid van de wind, zodat de positie ten opzichte van de

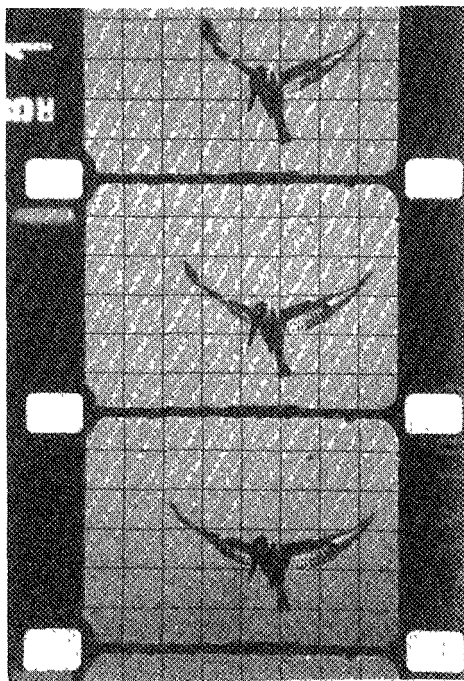


Figuur 7

Registraties van de kopbewegingen van een biddende torenvalk tijdens een aantal vleugelslagcycli. Aangegeven zijn de bewegingen in verticale en zijwaartse richting.

grond gelijk blijft. Dit gedrag, dat door een aantal stootvogels zoals de torenvalk, de grijze wouw en de ruigpootbuizerd maar ook b v door de bonte ijsvogel wordt vertoond, maakt filmopnamen met stilstaande camera in het veld wel mogelijk. Die films leveren pas bruikbare gegevens op als er aan nog een aantal voorwaarden is voldaan. De windsnelheid dicht bij de plaats waar de vogel bidt dient tijdens de opnamen te worden gemeten en het gewicht van de vogel moet bekend zijn. De onderzoeksprocedure gaat hierbij als volgt. Enkele exemplaren van de biddende soort worden dagenlang gevolgd en van minuut tot minuut wordt hun tijdsbesteding genoteerd. Vogels blijken een heel vast dagelijks activiteitspatroon te hebben. Er zijn vaste tijden waarop ze biddend jagen en ook de plaats waar ze dat doen ligt meestal vast. Om een individu goed te kunnen volgen wordt het gevangen en gemerkt met de kleurstof alcyaan blauw. Voor de vogel de vrijheid herkrijgt wordt hij gewogen en gemeten. De pogingen om films van het bidden te maken kunnen dan beginnen. De windsnelheid wordt gemeten met een cupanemometer op een lange paal op de bidplek, de windsnelheid wordt door de LED in de camera op de filmrand geschreven, bij elke omwenteling van de molen wordt er een streepje op de filmrand gezet. Wanneer de vogel binnen bereik van de telelens (Nikon, 600 mm, F4) komt wordt de camera gefixeerd met het dier midden in beeld, focussen en starten moeten dan snel gebeuren want het bidden duurt doorgaans niet langer dan enkele seconden per keer. De camerasnelheid is 200 beelden/s.

Resultaten: Er zijn op deze manier geslaagde opnamen gemaakt van de torenvalk in het Lauwersmeer en van bonte ijsvogels, grijze wouwen, zwaluwstaartwouwen en witogige torenvalken in Kenia. Biddende vogels blijken in staat te zijn hun kop heel precies op een plaats in de lucht te fixeren. Hoe precies laten de metingen aan de snavelpuntpositie van de torenvalk



Figuur 8
Filmbeelden van de bonte ijsvogel **Ceryle rudis**.
De tijdsafstand tussen de beelden is 0,005 s.
Het raster is ingebouwd in de camera.

zien in Figuur 7. De bewegingen in verticale en zijwaartse richting zijn nooit groter dan 6 mm vanaf de gemiddelde positie. De slagbeweging heeft geen invloed op de koppositie. De bonte ijsvogel (Fig 8) weet zijn kop nog beter op een plaats te houden, ook wanneer wind-richting en -snelheid grillig zijn. De torenvalk gebruikt zijn soepele nek om bewegingen van het lichaam op te vangen en energie te sparen. Op de filmbeelden is te zien dat het dier zijn vleugels tijdens het bidden af en toe stil houdt. De windsnelheid is ongeveer 7 m/s. Zodra de vleugelslagen stoppen moet de valk dalen of achter uit geblazen worden. Toch is op de film te zien dat de kop onverminderd exact op zijn plaats blijft. Tijdens zo'n zweefmoment wordt het lichaam ten op-

zichte van de kop naar achteren geblazen. De valk steekt als het ware zijn nek uit, en kan dat doen over een afstand van 4 cm. Dan is de nek maximaal gestrekt en moet hij weer vliegen met een snelheid hoger dan die van de wind om zo het lichaam weer bij de kop te brengen. Een aerodynamische theorie, gebaseerd op deze gedachten, voorspelt de duur van de zweefmomenten die met deze nekstrektechniek kan worden bereikt bij de heersende windsnelheid. De theorie voorspelde 0,3 s en op de film duurde het zweven gemiddeld 0,31 s. Een direct bewijs dat deze energiesparende truc zo werkt is daarmee niet geleverd maar de overeenkomst tussen theorie en werkelijkheid is wel frappant. Torenavalken kunnen tot meer dan 20% van de totale bidtijd zwevend doorbrengen, hetgeen een aanzienlijke besparing oplevert.

Literatuur

Vissen:

Hess, F. & J.J. Videler, 1984. Fast continuous swimming of Saithe (**Pollachius virens**): A dynamic analysis of bending moments and muscle power. *J. Exp. Biol.* **109**: 229-251

Videler, J.J. & F. Hess, 1984. Fast continuous swimming of two pelagic predators, Saithe (**Pollachius virens**) and mackerel (**Scomber scombrus**): A kinematic analysis. *J. Exp. Biol.* **109**: 209-228.

Videler, J.J. 1981. Swimming movements, body structure and propulsion in Cod (**Gadus morhua**). In 'Vertebrate Locomotion', ed. M.H. Day. *Symp. Zool. Soc. London*, **48**: 1-27

Videler, J.J. & C.S. Wardle, 1978. New kinematic data from high speed cine film recordings of swimming Cod (**Gadus morhua**). *Neth. J. Zool.* **28**: 465-484.

Videler, J.J., 1985. Fish swimming movements: A study of one element of behaviour. *Neth. J. Zool.* **35**(1,2): 170-185.

Wardle, C.S. & J.J. Videler, 1980. How do fish break the speed limit? *Nature* **5755**: 445-447.

Wardle C.S. J.J. Videler, T. Arimoto, J.M. Franco & Pingguo He, 1989. The muscle twitch and maximum swimming speed of giant bluefin tuna, **Thunnus thynnus** L.. *J. Fish Biol.* **34**. In press.

Videler, J.J. & D. Weihs, 1982. Energetic advantages of burst and coast swimming of fish at high speed *J. Exp. Biol.* **97**: 169-178.

Dolfijnen.

Videler, J.J. & P. Kamermans, 1985. Differences between upstroke and downstroke in swimming dolphins. *J. Exp. Biol.* **119**: 265-274.

Vogels:

Masman, D., S. Daan & J.J. Videler, 1986. Tijd en energiebesteding in de jaarlijkse cyclus van de torenvalk. *Vakbl. v. Biol.* **66**(19): 395-400.

Videler, J.J. 1988. Aerodynamica in vogelvlucht. *Natuur en Techniek* **56**(8), 626-637.

Videler, J.J., G. Vossebelt, M. Gnodde & A. Groenewegen, 1988. Indoor flight experiments with trained kestrels: I. Flight strategies in still air with and without added weight. *J. Exp. Biol.* **134**, 173-183.

Videler, J.J., A. Groenewegen, M. Gnodde & G. Vossebelt, 1988. Indoor flight experiments with trained kestrels: II. The effect of added weight on flapping flight kinematics. *J. Exp. Biol.* **134**, 185-199.

Videler, J.J., D. Weihs & S. Daan, 1983. Intermittent gliding in the hunting flight of the kestrel, **Falco tinnunculus**. *J. Exp. Biol.* **102**: 1-12.