

Columba Loquens - patroonherkenning,
navigatierobuustheid en de grenzen van
verklaring bij aviaire intelligentie
(versie 2.0).



R.A.A.F Corvinus

1 augustus 2026

Abstract

Trefwoorden: postduiven; homing-gedrag; classificatie; navigatiecues; verklaringspluraliteit; onderbepaaldheid; robuustheid; systeemdruk; multisensorische integratie; modelbeoordeelbaarheid.

In dit proefschrift wordt onderzocht in hoeverre postduiven consistente en betrouwbare gedragsmatige beslissingen kunnen nemen onder structurele onzekerheid, en welke aannames over interne verwerking noodzakelijk blijken om deze prestaties te begrijpen. Centraal staat de vraag of robuust prestatiebehoud leidt tot verklaringsreductie, dan wel of meerdere verklaringsmodellen empirisch compatibel blijven met dezelfde gedragsdata. Het onderzoek combineert gecontroleerde experimenten naar patroonherkenning en classificatie met veldmatige homing-studies onder systematische variatie van navigatiecues. In het classificatiedomein wordt gedrag onderzocht onder variatie van stimulus-exemplaren, inclusief degradatie en conflicterende informatie. De resultaten tonen proportionele prestatieverschuivingen zonder abrupte instorting van responsstructuren. De gegevens begrenzen strikt exemplarische binding, maar dwingen geen reductie tot één noodzakelijk representatiekader af.

Bij het homing-vraagstuk wordt eerst de bijdrage van afzonderlijke navigatiecues onderzocht. Manipulatie van magnetische, olfactorische, zonne- en visuele informatiebronnen leidt tot meetbare, maar graduele verschuivingen in terugkeerpercentage en terugkeertijd. Geen enkele cue blijkt binnen het onderzochte bereik strikt noodzakelijk of exclusief bepalend. Vervolgens wordt cumulatieve variatie van meerdere cues toegepast. Hoewel prestatiedegradatie optreedt, wordt geen alles-of-niets-overgang of systeemcollaps waargenomen binnen de gehanteerde parameterbandbreedtes. Op basis van deze empirische bevindingen wordt de beoordeelbaarheid van verklaringsmodellen geanalyseerd. Explicitering van aannames over noodzakelijkheid, dominantie en hiërarchische ordening maakt zichtbaar dat sterke exclusiviteitsclaims descriptief niet onontkoombaar zijn. Tegelijkertijd leidt systematische variatie niet tot eliminatie van alternatieve verklaringskaders. Verklaringspluraliteit blijkt daarmee geen louter tijdelijk gevolg van databeperking, maar een persistent kenmerk binnen het onderzochte bereik.

De centrale conclusie luidt dat robuust gedragsmatig prestatiebehoud niet samenvalt met verklaringsreductie. Postduiven vertonen consistente besluitvorming onder gecontroleerde onzekerheid, terwijl meerdere aannamestructuren empirisch compatibel blijven met dezelfde gedragsuitkomsten. Stabiliteit en onderbepaaldheid blijken in dit domein gelijktijdig optredende eigenschappen van hetzelfde gedragsmatige systeem. De bevindingen zijn strikt begrensd tot het gehanteerde experimentele ontwerp en variatiebereik, maar dragen bij aan een preciezere afbakening van de relatie tussen functioneren en verklaren in natuurwetenschappelijk onderzoek naar complex gedrag.

Management Summary proefschrift ‘Columba Loquens - patroonherkenning, navigatierobuustheid en de grenzen van verklaring bij aviaire intelligentie’.

Hoofdstuk 1 (Introductie - Betrouwbare prestaties, ontoereikende verklaringen en de noodzaak van herpositionering)

Hoofdstuk 1 positioneert het centrale probleem van dit proefschrift: het spanningsveld tussen betrouwbare gedragsmatige prestaties en ontoereikende verklaringen daarvan. Binnen de natuurwetenschappen komt het voor dat systemen consistent functioneren terwijl de onderliggende verklaringen slechts gedeeltelijk bevredigend zijn gearticuleerd. In dit proefschrift wordt “verklaring” niet opgevat als een volledige mechanistische reconstructie, maar als een samenhangend geheel van aannames dat gedrag plausibel en reproduceerbaar maakt. Het specifieke onderzoeksdomein betreft postduiven (*Columba livia*) als biologisch model. Deze organismen vertonen stabiele prestaties op het gebied van patroonherkenning en homing, ook onder variabele of onvolledige informatiecondities. Deze robuustheid maakt het domein epistemologisch relevant: prestaties blijven consistent terwijl meerdere verklaringsmodellen gelijktijdig compatibel zijn met de waargenomen uitkomsten. Verklaringspluraliteit wordt daarmee niet behandeld als een tijdelijke lacune, maar als een mogelijk structureel kenmerk van complexe gedragsdomeinen.

Het hoofdstuk introduceert vier samenhangende deelvragen die gezamenlijk de analytische route van het proefschrift bepalen: (1) classificatie en patroonherkenning onder variatie; (2) besluitvorming onder onzekerheid, (3) homing als veldmatige stresstest voor verklaringsmodellen en (4) identificatie van minimale verklaringsaannames. Deze vraagstructuur maakt duidelijk dat het doel niet is één dominante theorie te verdedigen, maar te onderzoeken welke aannames noodzakelijk blijken om stabiele prestaties te begrijpen. Hoofdstuk 1 vervult daarmee een strikt positionerende functie. Het bevat geen literatuursynthese en geen methodologische uitwerking, maar formuleert het probleem zodanig dat verdere empirische en methodologische stappen worden gerechtvaardigd. Het vertrekpunt is helder: niet de afwezigheid van data vormt het kernprobleem, maar de beoordeelbaarheid van verklaringen wanneer meerdere modellen hetzelfde gedrag kunnen accommoderen.

Hoofdstuk 2 – Literatuuronderzoek

In hoofdstuk 2 wordt de bestaande literatuur over classificatiegedrag en homing-navigatie bij postduiven geïnventariseerd met als doel de stand van kennis te preciseren en de empirische ruimte van het onderzoek af te bakenen. Het hoofdstuk ontwikkelt geen nieuwe theorie, maar reconstrueert voorlopige antwoorden uit het veld en lokaliseert waar onderbepaaldheid optreedt.

De literatuur over classificatie toont dat duiven stabiele prestaties kunnen behouden onder systematische variatie van stimulusmateriaal. Generalisatie naar nieuwe of gewijzigde exemplaren is empirisch goed gedocumenteerd. Tegelijkertijd dwingen deze prestaties niet tot één noodzakelijk intern verklaringskader. Meerdere beschrijvingen van structurele gevoeligheid voor stimulusregelmaticheden blijven compatibel met dezelfde gedragsdata. Prestatiebehoud begrenst

aannames, maar elimineert ze niet. Onderzoek naar besluitvorming onder onzekerheid laat doorgaans graduele prestatieverschuivingen zien bij variatie van informatiekwaliteit. Alles-of-niets-overgangen zijn zeldzaam binnen ecologisch plausibele bandbreedtes. Dit wijst op gelijktijdige bijdrage van meerdere informatiebronnen, zonder empirische afdwinging van exclusieve dominantie. Ook hier blijft modelselectie beperkt zolang gedrag functioneel stabiel blijft. In de homing-literatuur zijn magnetische, olfactorische, zonne-gebaseerde en visuele verklaringslijnen ontwikkeld, elk ondersteund door specifieke manipulatieparadigma's. Overzichtsstudies tonen echter dat vergelijkbare gedragssuitkomsten vaak met meerdere modellen verenigbaar blijven. Manipulaties maken gevoeligheid zichtbaar, maar leiden zelden tot reductie tot één noodzakelijk mechanisme.

Gezamenlijk laat de literatuur een consistent patroon zien: robuust prestatiebehoud onder variatie, gecombineerd met blijvende verklaringspluraliteit. Dit definieert de experimentele speelruimte van het proefschrift. Hoofdstuk 2 wordt dit onderzoek gepositioneerd door te expliciteren wat bekend is, waar onderbepaaldheid optreedt en welke vormen van systematische variatie geschikt zijn om aannames onder druk te zetten zonder vooraf modelreductie te veronderstellen.

Hoofdstuk 3 – Methodologie

Hoofdstuk 3 articuleert het methodologische kader waarbinnen de in Hoofdstuk 2 geïdentificeerde experimenteerterruimte daadwerkelijk wordt geëxploiteerd. Waar Hoofdstuk 2 liet zien dat meerdere verklaringssystemen voor classificatie- en homing-gedrag gelijktijdig empirisch compatibel kunnen blijven met stabiele gedragssuitkomsten, wordt in hoofdstuk 3 geoperationaliseerd hoe deze compatibiliteit systematisch en gecontroleerd kan worden aangesproken. De methodologie is daarmee geen neutrale uitvoeringsparagraaf, maar een expliciete vertaling van een epistemologisch probleem naar een empirisch ontwerp. Centraal staat een aanname-gedreven, empirisch-comparatieve strategie. In plaats van één verklaringssysteem hypothese-toetsend te confronteren met alternatieven, worden de kernaannames die in gangbare modellen besloten liggen — zoals noodzakelijkheid van specifieke informatiebronnen, dominantie van bepaalde cues of hiërarchische ordening van mechanismen — expliciet gemaakt en onder gecontroleerde variatie geplaatst. De inzet is niet om een “winnend” model te identificeren, maar om te onderzoeken onder welke omstandigheden prestatiebehoud intact blijft en welke aannames descriptief noodzakelijk blijken om dat prestatiebehoud te karakteriseren.

De methodologische opzet is gestructureerd rond vier deelvragen met onderscheiden statussen. Deelvragen 1 tot en met 3 hebben een empirisch karakter en genereren de gegevens waarop het proefschrift rust: classificatiegedrag onder systematische stimulusvariatie (DV1), homing-gedrag onder afzonderlijke variatie van navigatiecues (DV2), en homing onder gecombineerde variatie van meerdere informatiebronnen (DV3). Deelvraag 4 heeft een analytisch-theoretische functie en ordent de empirische bevindingen op het niveau van aannamestructuren. Deze differentiatie waarborgt dat empirische patroonbeschrijving en modelbeoordeling niet prematuur met elkaar worden vermengd.

De datacollectie is zodanig ingericht dat gedragssuitkomsten onder reproduceerbare, gecontroleerde condities worden vastgelegd. Voor classificatiestudies worden herhaalde metingen uitgevoerd met systematisch gevarieerde stimulussets, voor homing-onderzoek worden veldexperimenten uitgevoerd met gecontroleerde variatie van omgevingsinformatie. Kenmerkend voor het ontwerp is de keuze voor graduele, proportionele variatie. Het onderzoek beoogt aannames onder druk te zetten zonder het systeem onmiddellijk te destabiliseren. Variatie fungeert daarmee als analytisch instrument, niet als loutere verstoring. De data-analyse is primair descriptief en comparatief van aard. Gegevens worden samengevat in proporties, gemiddelden en spreidingsmaten, en statistische technieken worden

ingezet ter ondersteuning van patroonvergelijking. Cruciaal is dat statistische uitkomsten niet worden gebruikt als beslissend criterium voor modelselectie. De analytische stap bij Deelvraag 4 richt zich op de verhouding tussen empirische patronen en de aannames die verklaringsmodellen veronderstellen: welke aannames blijken niet noodzakelijk, welke blijven compatibel, en welke worden binnen het onderzochte bereik daadwerkelijk aangesproken?

Validiteit en betrouwbaarheid worden procedureel geborgd. Interne validiteit wordt versterkt door consistente meetprocedures en expliciete referentiecondities; betrouwbaarheid berust op herhaalde metingen en transparante registratieprotocollen. Daarnaast krijgt interpretatieve validiteit bijzondere aandacht: empirische bevindingen en theoretische evaluatie worden strikt gescheiden, zodat conclusies proportioneel blijven ten opzichte van het ontwerp. Ook is de methodologie expliciet ingebed in ethische randvoorwaarden. Variaties worden stapsgewijs en binnen ecologisch plausibele grenzen toegepast; extreme of irreversibele manipulaties worden uitgesloten. Ethiek functioneert daarbij niet als externe toets achteraf, maar als constitutieve randvoorwaarde van het ontwerp zelf.

Hoofdstuk 3 vormt aldus de methodologische schakel tussen de literatuurinventarisatie van Hoofdstuk 2 en de empirische uitwerking in Hoofdstukken 4 tot en met 6. Het geeft aan dat onderbepaaldheid niet wordt omzeild, maar systematisch onderzocht moet worden.

Hoofdstuk 4 – Classificatie onder gecontroleerde stimulusvariatie

Hoofdstuk 4 vormt de eerste empirische uitwerking van het in Hoofdstuk 3 beschreven methodologische kader. Waar Hoofdstuk 2 de experimenteerruimte rond classificatievermogen inventariseerde en Hoofdstuk 3 uiteenzette hoe aannames expliciet aanspreekbaar kunnen worden gemaakt, onderzoekt dit hoofdstuk concreet hoe classificatiegedrag van postduiven zich gedraagt onder systematische variatie van stimulus-exemplaren. Centraal staat de vraag of stabiele classificatieprestaties afhankelijk zijn van exacte herhaling van eerder aangeboden stimuli, dan wel of zij behouden blijven wanneer stimulusconfiguraties veranderen. Het experimentele ontwerp introduceert daarom variatie in vorm, structuur en context van visuele stimuli binnen vooraf gedefinieerde taakformats. Naast trainingsstimuli worden nieuwe, niet-identieke exemplaren geïntroduceerd om te onderzoeken in hoeverre responsverdelingen generaliseren.

De resultaten tonen dat classificatieprestaties onder deze variaties niet abrupt instorten. Introductie van nieuwe exemplaren leidt tot meetbare verschuivingen in responsfrequenties, maar niet tot volledige desorganisatie van gedrag. Prestatiebehoud blijkt daarmee niet gebonden aan exacte stimulusidentiteit. Tegelijkertijd dwingen de gegevens geen specifieke interpretatie van het onderliggende verwerkingsmechanisme af. De empirische patronen zijn verenigbaar met verschillende beschrijvingen van gevoeligheid voor structurele regelmatigheden, zonder dat één representatievorm als strikt noodzakelijk kan worden aangewezen. Belangrijk is dat het hoofdstuk niet pretendeert het bestaan van classificatievermogen aan te tonen — dat staat in de literatuur reeds buiten kijf — maar onderzoekt welke aannames noodzakelijk zijn om prestatiebehoud te beschrijven. De uitkomsten beperken sterke claims over exclusieve afhankelijkheid van specifieke stimulus-aanbiedingen, maar reduceren de verklaringsruimte niet tot één dwingend kader. Onderbepaaldheid blijkt ook hier een empirisch aantoonbaar verschijnsel binnen het onderzochte bereik.

In hoofdstuk 4 wordt aldus aangetoond dat stabiele gedragresultaten onder variatie kunnen optreden zonder dat de onderliggende aannames eenduidig worden vastgelegd

Hoofdstuk 5 – Homing onder variatie van afzonderlijke navigatiecues

Hoofdstuk 5 vormt de tweede empirische pijler van het proefschrift en adresseert Deelvraag 2: hoe verandert homing-gedrag wanneer afzonderlijke navigatiebronnen systematisch worden gevarieerd? Waar Hoofdstuk 4 zich richtte op classificatie onder stimulusvariatie, verschuift hier de focus naar veldmatig navigatiegedrag onder gecontroleerde manipulatie van sensorische informatie. Het uitgangspunt is dat bestaande verklaringsmodellen vaak impliciet aannemen dat specifieke informatiebronnen — magnetisch, olfactorisch, visueel of zonne-gerelateerd — noodzakelijk of dominant zijn voor succesvolle terugkeer. Het onderzoeksontwerp operationaliseert deze aannames niet door één mechanisme te isoleren, maar door afzonderlijke cues stapsgewijs te reduceren of te modificeren binnen ecologisch plausibele bandbreedtes. Homing-prestaties worden daarbij gemeten via terugkeerpercentage, initiële oriëntatie-afwijking en terugkeertijd.

De resultaten tonen een consistent patroon van graduele gevoeligheid. Reductie of manipulatie van een afzonderlijke cue leidt tot meetbare verschuivingen in prestatie-indicatoren, maar niet tot systematische instorting van doelgericht terugkeer-gedrag. Binnen het onderzochte bereik blijkt geen enkele cue strikt noodzakelijk in exclusieve zin. Tegelijkertijd is geen enkele cue zonder invloed: veranderingen in beschikbaarheid corresponderen met proportionele verschuivingen in oriëntatie en vluchtduur. De bevindingen impliceren dat aannames over strikte noodzakelijkheid of hiërarchische dominantie binnen dit variatiebereik descriptief niet onontbeerlijk zijn. Homing-gedrag blijft verenigbaar met meerdere configuraties van informatiegebruik. Daarmee wordt verklaringpluraliteit niet opgeheven, maar begrensd: sterke exclusiviteitsclaims verliezen urgentie zonder dat alternatieve mechanismen worden geëlimineerd.

Aldus wordt empirisch bewijs geleverd voor het idee dat doelgericht navigatiegedrag onder partiële onzekerheid robuust kan blijven, terwijl de onderliggende aannamestructuur niet tot één enkel mechanisme wordt gereduceerd

Hoofdstuk 6 – Prestatiebehoud onder gecombineerde variatie

In hoofdstuk 6 wordt de analyse van homing-gedrag verdiept door de stap te zetten van afzonderlijke cue-manipulatie naar cumulatieve variatie. Waar in Hoofdstuk 5 de gevoeligheid voor individuele informatiebronnen wordt onderzocht, richt dit hoofdstuk zich op Deelvraag 3: hoe gedraagt het navigatiesysteem zich wanneer meerdere navigatiecues gelijktijdig worden beperkt?. Het centrale analytische onderscheid is dat tussen elementanalyse en systeemgedrag onder systeemdruk. In plaats van één cue te isoleren, worden meerdere variatiedimensies gecombineerd volgens vooraf gespecificeerde configuraties. Daarmee wordt niet primair getest welk mechanisme werkzaam is, maar of prestatie onder cumulatieve onzekerheid proportioneel blijft verschuiven dan wel een niet-lineaire overgang vertoont.

De empirische bevindingen laten zien dat gecombineerde reductie leidt tot verdere prestatiedegradatie: oriëntatieverspreiding neemt toe en terugkeertijden verlengen zich. Cruciaal is echter dat binnen de onderzochte parameterbandbreedtes geen abrupte collaps van homing-gedrag optreedt. Ook onder verhoogde systeemdruk blijft terugkeer boven toevalsniveau en herkenbaar doelgericht. Deze uitkomst heeft twee implicaties. Ten eerste ondersteunt zij het beeld van robuustheid: het navigatiesysteem vertoont veerkracht onder cumulatieve onzekerheid. Ten tweede blijft verklaringpluraliteit intact. Ook onder gecombineerde belasting kan niet één verklaringsmodel exclusief worden afgedwongen. Aannames over drempelgedrag of noodzakelijke systeeminstorting

vinden binnen dit ontwerp geen empirische bevestiging, maar worden evenmin principieel uitgesloten buiten het onderzochte bereik.

In dit hoofdstuk wordt daarmee aangetoond dat prestatiebehoud en verklaringspluraliteit niet alleen bij geïsoleerde variatie samen voorkomen, maar ook onder cumulatieve druk. Het systeem degradeert proportioneel, zonder dat reductie tot één mechanisme wordt afgedwongen.

Hoofdstuk 7 – Beantwoording van deelvraag 4

In dit hoofdstuk wordt geschakeld van van empirische manipulatie naar analytische evaluatie. Waar Hoofdstukken 4 tot en met 6 gedragssuitkomsten onder gecontroleerde variatie documenteerden, richt dit hoofdstuk zich op Deelvraag 4: welke aannames over interne verwerking blijken noodzakelijk om de waargenomen prestaties te begrijpen, en welke kunnen worden losgelaten zonder verlies van verklarende samenhang? De analyse vertrekt vanuit de gezamenlijke empirische patronen. Zowel bij classificatie (deelvraag 1) als bij homing onder afzonderlijke en gecombineerde variatie (deelvragen 2 en 3) blijven prestaties proportioneel verschuiven zonder abrupte discontinuïteit binnen het onderzochte bereik. Geen enkele afzonderlijke informatiebron blijkt strikt noodzakelijk; cumulatieve reductie leidt niet tot systeeminstorting.

Deze bevindingen zetten sterke aannames onder druk. Aannames over exclusieve noodzakelijkheid of hiërarchische dominantie verliezen descriptieve urgentie wanneer gedrag behouden blijft ondanks reductie van afzonderlijke of meerdere cues. Tegelijkertijd worden betrokken modellen niet geëlimineerd. De data sluiten specifieke mechanismen niet uit, maar maken ze ook niet onontkoombaar. De kernuitkomst van dit hoofdstuk is daarom een differentiatie van aannamestatus. Sommige aannames blijken niet noodzakelijk binnen het gekozen ontwerp; andere blijven compatibel maar niet exclusief bevestigd; weer andere blijven empirisch onbeslisbaar. Verklaringspluraliteit wordt daarmee niet gereduceerd, maar expliciet geordend.

Er wordt geconcludeerd dat modelbeoordeling in dit domein verschuift van prestatievergelijking naar aannamenanalyse. Beoordeelbaarheid vereist explicitering van veronderstellingen en toetsing van hun descriptieve noodzaak. Binnen de onderzochte variatiebandbreedtes blijft pluraliteit bestaan, niet als theoretische zwakte, maar als empirisch begrensde constatering.

Hoofdstuk 8 – Conclusie, discussie en vervolgonderzoek

In hoofdstuk 8 is er vooral sprake van synthese en reflectie. De vier deelvragen worden afzonderlijk beantwoord en vervolgens bijeen gebracht bij de beantwoording van de centrale onderzoeksvraag. Voor classificatiegedrag (deelvraag 1) blijkt dat prestaties stabiel blijven onder systematische variatie van stimulus-exemplaren. Generalisatie treedt op zonder dat de data reductie tot één noodzakelijk representatiekader afdwingen. Voor homing onder afzonderlijke variatie (deelvraag 2) verschuiven terugkeerpercentage en terugkeertijd gradueel, zonder dat één cue als strikt noodzakelijk of exclusief dominant kan worden aangewezen. Voor cumulatieve variatie (deelvraag 3) wordt prestatiedegradatie zichtbaar, maar geen abrupte collaps binnen de onderzochte parameterbandbreedtes. Robuustheid blijkt begrensd, maar persistent. Op basis hiervan wordt deelvraag 4 beantwoord: verklaringmodellen blijven onderling moeilijk elimineerbaar zolang zij compatibel zijn met waargenomen prestatiebehoud. De explicitering van aannames verkleint de ruimte voor sterke exclusiviteitsclaims, maar leidt niet tot

reductie tot één dominant model. Verklaringspluraliteit verschijnt daarmee als een empirisch begrensd kenmerk van de relatie tussen gedragsstabiliteit en verklaringsstructuur.

De discussie nuanceert deze uitkomst. Onderbepaaldheid wordt niet als triviale eigenschap van complexe systemen gepresenteerd, maar als een bevinding binnen specifieke variatiebandbreedtes en gedragsmaten. Interne validiteit is sterk binnen het gekozen ontwerp, maar de reikwijdte wordt begrensd door ethische proportionaliteit, meetresolutie en populatievariatie. In het proefschrift wordt geconcludeerd dat betrouwbare gedragsmatige prestaties mogelijk zijn zonder afdwingbare verklaringsreductie. Stabiliteit en onderbepaaldheid blijken geen tegenpolen, maar gelijktijdig optredende kenmerken van hetzelfde systeem. De epistemologische implicatie is proportioneel geformuleerd: binnen dit domein en onder deze condities valt prestatiebehoud niet samen met verklaringsreductie.

Inhoudsopgave

Abstract	3
Management Summary proefschrift ‘Columba Loquens - patroonherkenning, navigatierobuustheid en de grenzen van verklaring bij aviaire intelligentie’	5
Hoofdstuk 1- Introductie: Betrouwbare prestaties, ontoereikende verklaringen en de noodzaak van herpositionering	15
1.1 Betrouwbare prestaties en ontoereikende verklaringen.....	15
1.2 Besluitvorming onder structurele onzekerheid	16
1.3 Postduiven als biologisch model en epistemisch referentiepunt	16
1.4 De ‘arctische nacht’ als geconstrueerde grenssituatie	17
1.5 Homing: definitie en functie in dit onderzoek.....	18
1.6 Onderzoeksvragen en opzet proefschrift.....	18
Hoofdstuk 2 – Literatuuronderzoek.....	21
2.1 Patroonherkenning en classificatie bij duiven.	21
2.2 Besluitvorming en cue-integratie onder onzekerheid	22
2.3 Navigatie en homing: klassieke verklaringsmodellen.....	23
2.4 Beoordeelbaarheid van prestatiebehoud.....	24
2.5 Veldstudies naar homing pigeons: empirische handelingsruimte	26
2.6 Synthese: prestatiebehoud, verklaringspluraliteit en empirische speelruimte.....	27
Hoofdstuk 3 -Methodologie	29
3.1 Onderzoekopzet en dataverzameling	29
3.2 Deelvragen en onderzoeksbenadering.....	30
3.2.1. Deelvraag 1: Patroonherkenning en classificatie.....	30
3.2.2 Deelvraag 2: Homing onder variatie van afzonderlijke navigatiecues	31
3.2.3 Deelvraag 3: Prestatiebehoud onder gecombineerde variatie	31
3.2.4. Deelvraag 4: Beoordeelbaarheid van verklaringsmodellen	31
3.3 Datacollectie	32
3.4 Data-analyse	33
3.5 Validiteit en betrouwbaarheid.....	33
3.6 Ethiek	34
Hoofdstuk 4 - Beantwoording Deelvraag 1 (classificatie).	37
4.0 Inleiding: theoretische verdieping en positionering.....	37
4.1 Afbakening van Deelvraag 1.	39
4.2 Centrale aannames	40
4.3 Ontwerp van het empirisch onderzoek DV1.	41

4.4 Stimulusmateriaal en variatiedimensies	42
4.5 Procedure en uitvoering.....	43
4.6 Resultaten: stabiliteit onder variatie en modelrelevante contrasten.....	45
4.6.1 Observatie-eenheden en ontwerpstructuur	45
4.6.2 Bekende versus nieuwe stimulus-exemplaren	45
4.6.3 Stabiliteit over opeenvolgende sessies.....	46
4.6.4 Eerste versus latere aanbidding van nieuwe exemplaren	49
4.6.5 Degradatie- en conflictcondities.....	50
4.6.6 Samenvattend patroon	51
4.7 Afbakening en overgang	52
Hoofdstuk 5 - Beantwoording Deelvraag 2 (homing onder variatie van navigatie-cues)	53
5.0 Inleiding: theoretische verdieping en positionering.....	53
5.1 Probleemafbakening en aansluiting bij Deelvraag 2	54
5.2 Conceptuele verduidelijking van homing-gedrag.....	55
5.3 Aannamestructuur en minimale verklaringsclaims	56
5.4 Navigatiecontext en variatiedimensies.....	56
5.5 Experimentele opzet, uitvoeringsprotocol en beoordelingskader	58
5.5.1 Experimenteel ontwerp.....	58
5.5.2 Uitvoeringsprotocol.....	58
5.5.3 Beoordelingsprotocol en operationalisering van uitkomstmaten	59
5.5.4 Configuratiematrix van de uitgevoerde condities	60
5.5.5 Onderzoekspopulatie en experimenteel volume	60
5.6 Resultaten.....	61
5.6.1 Ruwe gegevens per terugkeer-episode	61
5.6.2 Geaggregeerde prestaties per conditie	61
5.6.3 Verschillen ten opzichte van de controleconditie.....	62
5.6.4 Stabiliteits- en robuustheidscriteria	63
5.6.5 Logische koppeling aan Deelvraag 2.....	63
5.6.6 Samenhang tussen initiële afwijking en terugkeertijd	64
5.6.7 Controleanalyse: rol van vrijlatingsafstand	64
5.6.8 Contextuele variabiliteit en omgevingscondities	65
5.7 Afbakening en overgang	66
Hoofdstuk 6 – Beantwoording Deelvraag 3 (Prestatiebehoud onder gecombineerde variatie)	67
6.0 Inleiding: theoretische verdieping en positionering.....	67
6.1 Centrale aannames.....	68
6.2 Conceptuele operationalisering van gecombineerde variatie.....	69

6.3 Aannamestructuur & ontwerp	69
6.4 Uitvoeringsprotocol.....	70
6.5 Beoordelingsprotocol en dataverwerking.....	72
6.6 Resultaten.....	73
6.6.1 Ruwe gegevens per terugkeer-episode	73
6.6.3 Vergelijking met de controleconditie	74
6.6.4 Verschillen en spreiding.....	74
6.6.5 Logische koppeling aan Deelvraag 3.....	75
6.7 Afbakening en overgang	75
Hoofdstuk 7 – Beantwoording Deelvraag 4 (minimale verklaringsaannames).....	77
7.0 Inleiding: positionering van Deelvraag 4	77
7.1 Empirische inzichten Deelvragen 1–3.....	77
7.2 Druk op aannames van noodzakelijkheid en dominantie	77
7.3 Systematische ordening van aannamestructuren	78
7.4 Verklaringpluraliteit binnen het onderzochte bereik (gereduceerd).....	79
7.5 Methodologische implicaties voor beoordeelbaarheid	79
7.6 Afbakening en overgang	80
Hoofdstuk 8 – Conclusie, discussie, vervolgonderzoek.....	81
8.1 Beantwoording van de deelvragen en synthese.....	81
8.1.1 Deelvraag 1 – Patroonherkenning en classificatie	81
8.1.2 Deelvraag 2 – Besluitvorming onder variatie van afzonderlijke navigatiecues	81
8.1.3 Deelvraag 3 – Prestatiebehoud onder gecombineerde variatie.....	82
8.1.4 Deelvraag 4 – Beoordeelbaarheid van verklaringsmodellen.....	82
8.1.5 Synthese – Beantwoording van de centrale onderzoeksvraag.....	82
8.2 Discussie	82
8.2.1 Onderbepaaldheid als empirische uitkomst: triviaal of begrensd?.....	82
8.2.2 Interne validiteit: waar schuurt het ontwerp?	83
8.2.3 Betrouwbaarheid: stabiliteit versus homogeniteit.....	83
8.2.4 Interpretatieve drukpunten	83
8.2.5 Synthese van de discussie	84
8.3 Aanbevelingen voor vervolgonderzoek	84
8.4 Slotbeschouwing	85
Epiloog – Over prestatie, verklaring en systeemarchitectuur	87
Literatuurlijst	91
Bijlage A: Ruwe data hoofdstuk 5.....	95
Bijlage B: Ruwe data hoofdstuk 6.	101

Hoofdstuk 1- Introductie: Betrouwbare prestaties, ontoereikende verklaringen en de noodzaak van herpositionering

1.1 Betrouwbare prestaties en ontoereikende verklaringen

Binnen de natuurwetenschappen komt het regelmatig voor dat systemen consistent en reproduceerbaar functioneren, terwijl de verklaringen van dat functioneren onvolledig of ontoereikend blijven. Met verklaring wordt in dit proefschrift niet een volledige mechanistische reconstructie bedoeld, maar een samenhangend geheel van aannames dat waargenomen gedrag plausibel, repliceerbaar en epistemologisch begrensd maakt. Verklaringen kunnen in die zin gradueel adequaat zijn: zij kunnen veel verklaren zonder alles te verklaren. Juist bij gedrag ontstaat een spanning tussen wat betrouwbaar kan worden waargenomen en wat afdoende kan worden verklaard. Complex gedrag kan voortkomen uit meerdere causale paden, contextafhankelijke processen en redundante informatiebronnen. In dergelijke gevallen blijft het verklaringsniveau vaak achter bij het prestatieniveau: we kunnen nauwkeurig beschrijven dat een systeem presteert, terwijl we slechts gedeeltelijk begrijpen hoe die prestatie tot stand komt. Het bestaan van deze spanning impliceert niet dat prestaties toevallig zijn, maar dat bestaande verklaringskaders mogelijk te smal, te specifiek of te optimistisch zijn geformuleerd (Tinbergen, 1963; Mayr, 1982).

In het onderzoek naar navigatie bij postduiven is deze spanning tussen betrouwbare prestatie en verklarende eenduidigheid expliciet zichtbaar. Recente overzichtsstudies tonen aan dat homing-gedrag tot stand komt via een combinatie van olfactorische informatie, zonne-oriëntatie, magnetische gevoeligheid en visuele landmarks, waarbij de relatieve bijdrage van afzonderlijke cues afhankelijk is van context en ervaring (Mouritsen, 2018; Hough, 2022). Geen van deze informatiebronnen kan binnen het gangbare experimentele bereik als exclusief of universeel noodzakelijk worden aangemerkt; reductie of manipulatie van één cue leidt veelal tot graduele prestatieverschuiving in plaats van tot volledige desorganisatie van gedrag. Daarmee ontstaat een empirisch veld waarin meerdere verklaringskaders gelijktijdig plausibel blijven. Een vergelijkbare situatie doet zich voor in onderzoek naar visuele categorisatie bij duiven. Duiven vertonen robuuste classificatieprestaties onder uiteenlopende stimulusvariaties, terwijl discussie blijft bestaan over de aard van de onderliggende representaties en besluitprocessen (Wasserman, 2024; Pusch et al., 2022). De prestaties zijn reproduceerbaar en kwantificeerbaar, maar de theoretische duiding varieert tussen exemplarische, prototypische en integratieve benaderingen. Ook hier geldt dat prestatiebehoud niet automatisch leidt tot model-eliminatie. Deze literatuur maakt duidelijk dat het spanningsveld tussen betrouwbare gedragssuitkomst en meervoudige verklaringsmogelijkheden geen abstract filosofisch probleem is, maar een concreet kenmerk van hedendaags onderzoek naar aviaire navigatie en cognitie.

Dit onderzoek vertrekt vanuit de aanname dat deze spanning geen anomalie is, maar een structureel kenmerk van onderzoek naar complex gedrag. De centrale vraag is daarom niet of verklaringen mogelijk zijn, maar welke aannames noodzakelijk zijn om betrouwbare prestaties te begrijpen, en welke aannames kunnen worden losgelaten zonder het verklarend vermogen te verliezen. Binnen het onderzoek naar duivennavigatie bestaan meerdere verklaringslijnen die niet louter complementair zijn,

maar historisch ook concurrerende pretenties hebben gehad. Zo hebben olfactorische kaart-hypothesen, magnetische kaart-modellen en landmark-gebaseerde routebenaderingen elk perioden gekend waarin zij als primair of doorslaggevend werden gepositioneerd. Integratieve modellen trachten deze spanningen te overbruggen door meerdere informatiebronnen in één kader onder te brengen, maar ook deze benaderingen verschillen in de mate waarin zij noodzakelijkheid, dominantie of hiërarchische ordening veronderstellen. De aanwezigheid van meerdere empirisch ondersteunde maar theoretisch niet volledig samenvallende modellen maakt duidelijk dat het spanningsveld tussen betrouwbare prestatie en verklarende eenduidigheid geen retorische constructie is, maar een reële structuur van het onderzoeksdomein. In dit proefschrift geldt een verklaringskader als problematisch wanneer het aannames vereist die binnen het onderzochte experimentele bereik niet empirisch worden afgedwongen, en als voorlopig adequaat wanneer het met minder sterke aannames hetzelfde prestatieniveau kan beschrijven.

1.2 Besluitvorming onder structurele onzekerheid

Gedrag vindt plaats in omgevingen waarin informatie zelden volledig of eenduidig beschikbaar is. In dit proefschrift wordt onder *onzekerheid* verstaan: omstandigheden waarin relevante informatie principieel onvolledig, ruisgevoelig of onderling conflicterend is. Onzekerheid is hier geen tijdelijke verstoring, maar een structureel gegeven van natuurlijke omgevingen.

Besluitvorming verwijst in deze context naar het tot stand komen van gedragskeuzes op basis van beschikbare informatie, zonder dat daarbij optimaliteit wordt verondersteld. In tegenstelling tot modellen die uitgaan van maximale nauwkeurigheid of volledige informatieverwerking, hanteert dit onderzoek een functionele benadering: gedrag wordt als succesvol beschouwd wanneer het voldoende adequaat is om consistente prestaties te leveren. Variatie en fouttolerantie worden daarbij niet opgevat als falen, maar als mogelijke voorwaarden voor robuust functioneren (Simon, 1956; Gigerenzer et al., 1999).

Deze benadering sluit aan bij onderzoekstradities waarin natuurlijke besluitvorming wordt begrepen als het resultaat van heuristische processen en redundante cue-integratie. Zij stelt dat verklaringsmodellen die optimaliteit centraal stellen het risico lopen om structurele onzekerheid te onderschatten en gedrag te reduceren tot idealiserende schema's die buiten natuurlijke contexten weinig verklaringskracht bezitten (Gigerenzer & Selten, 2001).

1.3 Postduiven als biologisch model en epistemisch referentiepunt

Als studieobject kiest dit onderzoek voor postduiven ('homing pigeons'), geselecteerde variëteiten van de rotsduif (*Columba livia domestica*), die door langdurige kunstmatige selectie zijn geoptimaliseerd voor consistente terugkeer naar een vaste thuishaven na gecontroleerde verplaatsing. Met *postduiven* worden in dit proefschrift uitdrukkelijk geen algemene stadsduiven bedoeld, maar dieren die deel uitmaken van een goed gedocumenteerde onderzoekstraditie waarin prestaties systematisch, reproduceerbaar en veldmatig zijn vastgesteld.

Binnen de hedendaagse literatuur wordt de postduif bovendien niet uitsluitend behandeld als traditioneel navigatiemodel, maar als systeem waarin meerdere informatiebronnen in wisselende contexten worden geïntegreerd. Recente overzichtsstudies benadrukken dat homing-prestaties tot stand komen via een samenspel van olfactorische signalen, zonne-oriëntatie, magnetische gevoeligheid

en visuele landmark-informatie, waarbij de relatieve bijdrage van deze bronnen afhankelijk is van ervaring, geografische bekendheid en omgevingscondities (Mouritsen, 2018; Hough, 2022). Deze contextgevoelige integratie maakt het model bijzonder geschikt voor onderzoek naar gedragsstabiliteit onder variatie, omdat geen enkele afzonderlijke cue binnen het gangbare experimentele bereik als exclusief verklarend kan worden aangemerkt.

Daarnaast heeft onderzoek naar visuele cognitie bij duiven de afgelopen jaren bevestigd dat hun classificatieprestaties niet beperkt blijven tot eenvoudige stimulusdiscriminatie, maar betrekking hebben op complexe categorisatieproblemen onder variërende stimulusconfiguraties (Wasserman, 2024; Pusch et al., 2022). Duiven blijken in staat om consistente beslissingen te nemen bij veranderende exemplaren en partiële informatie, zonder dat hiervoor expliciete aannames over taalachtige representaties of semantisch begrip noodzakelijk zijn. Hierdoor ontstaat een combinatie van veldmatige navigatierobuustheid en experimenteel aantoonbare classificatiecapaciteit die het model epistemisch bijzonder geschikt maakt voor analyse van betrouwbare prestaties onder condities van onzekerheid.

De wetenschappelijke waarde van postduiven als modelorganisme ligt niet uitsluitend in hun homing-vermogen, maar in een breder gedragsmatig profiel. Naast veldmatige navigatieprestaties is in experimentele context aangetoond dat duiven beschikken over een robuust vermogen tot patroonherkenning en classificatie. Zij kunnen complexe visuele en ruimtelijke stimulusconfiguraties onderscheiden, generaliseren naar nieuwe gevallen en consistent reageren onder variatie en ruis, zonder dat aannames over semantisch begrip, expliciete conceptvorming of interne symbolische representaties noodzakelijk zijn (Herrnstein et al., 1976; Cook, 2001).

In dit proefschrift wordt *patroonherkenning* daarom opgevat als een gedragsmatig vermogen: het consistente onderscheiden en benutten van regelmatigheden in de omgeving, afleesbaar uit observeerbare prestaties. Deze definitie vermijdt zowel antropomorfisme als speculatie over interne mentale toestanden en sluit aan bij een functionele benadering van gedrag. Juist in deze combinatie van veldmatige betrouwbaarheid en experimenteel aantoonbare classificatievaardigheden fungeert de postduif als een natuurwetenschappelijk referentiepunt voor bredere vragen over betrouwbare prestaties zonder volledige verklarende transparantie. Zonder technologische claims te doen, maakt dit biologisch model het mogelijk om te reflecteren op een probleem dat ook in andere wetenschappelijke en maatschappelijke domeinen speelt: hoe omgaan met systemen die aantoonbaar functioneren, terwijl hun interne werking slechts gedeeltelijk toegankelijk is. Deze analogie dient hier niet als overdracht van biologische inzichten naar technologie, maar als kennisinhoudelijke spiegel die zichtbaar maakt dat functioneren zonder begrip geen uitzonderlijk, maar een structureel verschijnsel is.

1.4 De ‘arctische nacht’ als geconstrueerde grenssituatie

Om impliciete aannames in verklaringsmodellen expliciet te maken, introduceert dit proefschrift de formulering ‘*postduiven in de arctische nacht*’ als geconstrueerde grenssituatie. Met een *grenssituatie* wordt hier een analytisch hulpmiddel bedoeld dat geen ecologisch realistisch scenario beschrijft, maar dient om verklaringen te testen onder extreme, vereenvoudigde voorwaarden. De allegorische werking van deze denkfiguur ligt in het gelijktijdig problematiseren van meerdere veronderstelde informatiebronnen. Door een situatie te denken waarin daglicht ontbreekt en bepaalde oriëntatiesignalen onbetrouwbaar zijn, wordt zichtbaar welke aannames verklaringsmodellen stilzwijgend maken over noodzakelijke cues. De waarde van deze benadering ligt

niet in empirische plausibiliteit, maar in conceptuele scherpstelling: zij dwingt tot explicitering van wat verklaringen werkelijk vereisen.

In het onderzoek naar dierlijke navigatie worden vergelijkbare limietbenaderingen gehanteerd wanneer specifieke informatiebronnen experimenteel worden gereduceerd of gemanipuleerd. Studies naar magnetische verstoring, olfactorische deprivatie of visuele afscherming tonen aan dat gedragsverandering vaak proportioneel verloopt en afhankelijk is van de beschikbaarheid van alternatieve informatiebronnen (Mouritsen, 2018; Hough, 2022). Het expliciet denken in termen van grenssituaties sluit aan bij deze experimentele praktijk: door meerdere cues tegelijk problematisch te maken, wordt zichtbaar welke aannames over noodzakelijkheid en dominantie werkelijk dragend zijn. De 'arctische nacht' fungeert daarmee niet als ecologische voorspelling, maar als analytisch middel om te onderzoeken hoe gedrag zich gedraagt wanneer redundantie onder druk komt te staan. In systemen waarin meerdere sensorische bijdragen samen een stabiele uitkomst genereren, kan reductie van één of meerdere componenten leiden tot graduele degradatie in plaats van tot abrupte instorting. Deze vorm van robuustheid door meervoudige integratie is in de perceptieliteratuur beschreven als een kenmerk van systemen die informatiebronnen combineren tot een functioneel stabiele output (Ernst & Bühlhoff, 2004). De grenssituatie maakt het mogelijk om dergelijke robuustheid niet als vanzelfsprekend te veronderstellen, maar als toetsbare aanname te behandelen.

Het gebruik van idealisaties en limietgevallen is een bekend instrument in de natuurwetenschappen om modellen te disciplineren en aannames te testen (Hempel, 1965; Weisberg, 2007).

1.5 Homing: definitie en functie in dit onderzoek

Homing verwijst in dit proefschrift naar de prestatie waarbij een postduif, na verplaatsing over een onbekend traject, zelfstandig terugkeert naar een vaste thuishaven. Deze definitie is prestatiegericht en zegt op zichzelf niets over het onderliggende mechanisme. Homing wordt hier niet opgevat als synoniem voor navigatie, maar als een uitkomst die verschillende processen kan integreren. In de opzet van dit onderzoek fungeert homing als een latere stresstest voor verklaringsmodellen. Omdat homing maximale eisen stelt aan consistentie en robuustheid, kan het worden gebruikt om te toetsen welke verklaringsaannames standhouden wanneer de omstandigheden veeleisend zijn. Door homing niet als vertrekpunt te nemen, maar als toets, wordt voorkomen dat het onderzoek wordt gereduceerd tot een enkel mechanistisch probleem.

1.6 Onderzoeksvragen en opzet proefschrift

Tegen de achtergrond van de in dit hoofdstuk geschetste problematiek richt het proefschrift zich op de volgende centrale onderzoeksvraag: *"In hoeverre kunnen postduiven consistente en betrouwbare gedragsmatige beslissingen nemen onder structurele onzekerheid, zonder expliciet semantisch begrip of transparante interne representaties?"* Deze centrale vraag wordt uitgewerkt in de volgende deelvragen, die gezamenlijk de analytische route van het onderzoek bepalen:

Deelvraag 1 (Patroonherkenning en classificatie): *"Welke vormen van patroonherkenning en classificatie vertonen postduiven bij variabele en ruisvolle stimuli, en in hoeverre blijven deze prestaties stabiel wanneer informatie onvolledig of conflicterend is?"*

Deelvraag 2 (Besluitvorming onder onzekerheid): “Hoe integreren postduiven fragmentarische en deels conflicterende informatie tot gedragsbeslissingen die functioneel betrouwbaar blijven, zonder optimaliteit of volledige informatieverwerking te veronderstellen?”

Deelvraag 3 (Homing als uiterste veldtoets): “In hoeverre fungeert veldmatig homing-gedrag van postduiven als een stresstest voor verklaringsmodellen die uitgaan van expliciete interne representaties, wanneer dominante informatiebronnen beperkt of onbetrouwbaar zijn?”

Deelvraag 4 (Minimale verklaringsaannames): “Welke aannames over interne verwerking blijken noodzakelijk om de waargenomen prestaties te begrijpen, en welke aannames kunnen worden losgelaten zonder dat de verklarende samenhang verloren gaat?”

De opzet van het proefschrift volgt deze vraagstructuur. Hoofdstuk 2 bespreekt de bestaande literatuur en formuleert voorlopige antwoorden op deze deelvragen voor zover de huidige stand van onderzoek dat toelaat, waarbij expliciet wordt gemaakt waar verklaringen onvolledig of ontoereikend blijven. Hoofdstuk 3 verantwoordt vervolgens de methodologische keuzes van dit onderzoek en beschrijft hoe deze lacunes systematisch worden benaderd via analyse van bestaand empirisch materiaal en reductieve verklaringsstrategieën.

Hoofdstuk 2 – Literatuuronderzoek.

2.1 Patroonherkenning en classificatie bij duiven.

Deze paragraaf geeft een voorlopig antwoord op Deelvraag 1: *“welke vormen van patroonherkenning en classificatie vertonen duiven, en in hoeverre blijven deze prestaties stabiel onder variatie en ruis?”*. In dit proefschrift wordt patroonherkenning strikt gedragsmatig opgevat: het reproduceerbaar differentiëren en groeperen van stimulusconfiguraties op basis van waarneembare regelmatigheden, afleesbaar uit keuze- of responsuitkomsten. Deze definitie veronderstelt geen taal, geen semantisch begrip en geen expliciete “concepten” in menselijke zin; zij is compatibel met functionele verklaringen die prestaties koppelen aan stimulusgevoeligheid en leerhistorie.

De empirische basis voor dergelijke vermogens bij duiven is langdurig onderzocht. Een vaak aangehaald vertrekpunt is het werk van Herrnstein en collega’s, waarin duiven foto’s uit natuurlijke klassen (bijv. bomen, water, personen) leerden onderscheiden en nieuwe, niet-getrainde beelden vrijwel even goed classificeerden als trainingsbeelden (Herrnstein et al., 1976). Dit type resultaat laat zien dat prestatie niet gereduceerd kan worden tot het memoriseren van een kleine set stimuli: er is generalisatie over variatie binnen een klasse.

Vervolgend onderzoek heeft de reikwijdte van duivencategorisatie verbreed. Zo is in latere fotografie-paradigma’s aangetoond dat duiven meerdere categorieën parallel kunnen leren en dat zij ook bij nieuwe exemplaren binnen bekende categorieën blijven generaliseren (Wasserman et al., 2014). Daarnaast is in werk rond object-beeld-equivalentie onderzocht in welke mate duiven “hetzelfde” object herkennen wanneer de representatie wisselt (reëel object versus afbeelding), waarmee classificatie minder afhankelijk wordt van één specifieke stimulusvorm (Watanabe, 1993). Verder laat onderzoek met kunstmatige, multidimensionale stimuli zien dat categorisatie bij duiven niet beperkt is tot ecologisch “natuurlijke” afbeeldingen, maar ook optreedt wanneer de taak structurele integratie van meerdere stimulusdimensies vereist (Berg et al., 2011).

Belangrijk voor dit hoofdstuk is niet één enkel paradigma, maar de convergentie: over uiteenlopende taaktypen en stimulussets heen laten duiven herhaaldelijk zien dat zij classificaties kunnen vormen die bestand zijn tegen variatie, ruis en nieuwe exemplaren. Overzichts- en syntheseartikelen beschrijven de duif daarom als een frequent gebruikt model binnen de aviaire visuele cognitie en categorisatie, mede omdat er een cumulatieve onderzoekslijn bestaat waarin prestaties consistent zijn vastgesteld (Cook, 2001; Qadri en Cook, 2015). Modernere bijdragen sluiten daar inhoudelijk bij aan door te laten zien dat zelfs complexe categorie-structuren aangeleerd kunnen worden en door te discussiëren in hoeverre relatief eenvoudige leermechanismen hiervoor al toereikend zijn (Turner en Wasserman, 2023). Tot slot markeert werk dat expliciet voortbouwt op het Herrnstein-paradigma dat de kernbevindingen—categorisatie met generalisatie—zich hebben verankerd in de latere literatuur (Edwards, 1987).

Voorlopig antwoord op Deelvraag 1. De literatuur laat zien dat duiven (i) patronen kunnen herkennen en stimuli kunnen classificeren op een reproduceerbare wijze, (ii) in relevante paradigma’s generaliseren naar nieuwe exemplaren en onder variatie prestatie behouden, en (iii) dat verklaringen van deze prestaties geen beroep hoeven te doen op semantisch begrip of talige representaties, zolang zij functioneel en gedragsmatig geformuleerd blijven.

Tegelijkertijd blijft een bewuste lacune bestaan die hier nog niet wordt ingevuld. De literatuur documenteert vooral dat categorisatie en generalisatie optreden, maar specificeert minder scherp

welke aannames minimaal noodzakelijk zijn om die prestaties te dragen (bijvoorbeeld welke stimuluskenmerken, welke leercondities, welke vormen van cue-gebruik). Bovendien wordt de brug naar veldmatig functioneren—waar omstandigheden rijker, rommeliger en minder gecontroleerd zijn—vaak slechts impliciet gelegd. Deze lacune wordt in §2.4 expliciet gesynthetiseerd en vormt vervolgens een directe aanleiding voor de reductieve en aanname-gerichte aanpak in Hoofdstuk 3.

2.2 Besluitvorming en cue-integratie onder onzekerheid

Deze paragraaf geeft een voorlopig antwoord op Deelvraag 2: “*hoe duiven beslissingen nemen wanneer zij worden geconfronteerd met onvolledige, ruisgevoelige of conflicterende informatie, en in hoeverre hun gedragssuitkomsten onder dergelijke omstandigheden functioneel blijven*”. Met *besluitvorming* wordt hier bedoeld het tot stand komen van observeerbare gedragsskeuzes op basis van beschikbare signalen (cues), zonder veronderstelling dat deze keuzes optimaal zijn of gebaseerd op volledige informatie.

Uit een breed spectrum aan experimentele studies blijkt dat duiven bij hun gedrag gebruikmaken van meerdere informatiebronnen tegelijk. Deze cues kunnen van uiteenlopende aard zijn, zoals visuele kenmerken van de omgeving, magnetische informatie of andere contextuele signalen. De centrale observatie is dat geen van deze cues op zichzelf noodzakelijk blijkt om doelgericht gedrag te laten optreden; in plaats daarvan worden zij geïntegreerd in de totstandkoming van beslissingen (Wiltschko en Wiltschko, 1995; Wallraff, 2005).

Dit integratieproces wordt zichtbaar in zogeheten cue-conflict-experimenten. In deze opzetten worden twee of meer cues zodanig gemanipuleerd dat zij onderling tegenstrijdige informatie verschaffen. Wanneer duiven onder dergelijke omstandigheden worden getest, vertonen zij doorgaans geen abrupt verlies van gericht gedrag. In plaats daarvan blijft de gedragsskeuze doelgericht, terwijl de variatie in uitkomsten toeneemt. Dit uit zich bijvoorbeeld in een grotere spreiding van gekozen richtingen of routes, zowel tussen individuele dieren als binnen herhaalde metingen bij hetzelfde dier (Wiltschko en Wiltschko, 1995).

Ook bij het selectief verstoren of verwijderen van afzonderlijke cues wordt een vergelijkbaar patroon waargenomen. Wanneer een voorheen dominante informatiebron tijdelijk onbetrouwbaar wordt gemaakt, neemt de precisie van het gedrag af, maar zonder dat er sprake is van volledige desoriëntatie of willekeur. De verandering in prestatie verloopt graduueel: gedrag verschuift, compenseert of vertoont meer variatie, terwijl het functionele karakter behouden blijft (Biro et al., 2004; Gagliardo et al., 2009). Dit wijst op redundantie in het besluitvormingsproces, waarbij meerdere cues elkaar gedeeltelijk kunnen vervangen afhankelijk van context en beschikbaarheid.

Binnen dit onderzoeksveld wordt variatie in gedrag daarom niet opgevat als louter meetruis, maar als een structureel kenmerk van besluitvorming onder onzekerheid. Variatie maakt zichtbaar hoe verschillende informatiebronnen worden ingezet en herwogen wanneer omstandigheden veranderen. In die zin levert juist de spreiding van gedragssuitkomsten informatie over het onderliggende beslissingsproces, in plaats van dat zij daarvan moet worden weggefilterd.

Deze empirische bevindingen sluiten aan bij functionele benaderingen van besluitvorming die afzien van normatieve criteria voor optimalisatie. In dergelijke kaders wordt gedrag beschreven als toereikend gegeven de beperkingen van de omgeving en de beschikbare informatie. Besluitvorming wordt niet beoordeeld op maximale nauwkeurigheid, maar op het vermogen om onder uiteenlopende omstandigheden doelgericht te blijven functioneren (Simon, 1956; Gigerenzer et al., 1999). Toegepast

op duivenonderzoek betekent dit dat consistente gedragssuitkomsten kunnen worden begrepen zonder te veronderstellen dat alle relevante informatie wordt benut of dat een optimale oplossing wordt nagestreefd.

Wanneer de literatuur vergelijkend wordt gelezen, valt op dat deze patronen zich herhalen over verschillende experimentele opzetten en cue-typen heen. Integratie van meerdere cues, contextafhankelijke verschuivingen in weging en behoud van functionele uitkomsten bij verstoring keren in uiteenlopende studies terug. Tegelijkertijd blijven verklaringsmodellen vaak gebonden aan specifieke taken of cue-configuraties. Zij beschrijven dat wegingen veranderen, maar maken zelden expliciet welke aannames noodzakelijk zijn om deze veranderingen te verklaren.

Voorlopig antwoord op Deelvraag 2. De bestaande literatuur laat zien dat duiven (i) beslissingen nemen op basis van integratie van meerdere informatiebronnen, (ii) onder omstandigheden van onzekerheid doelgericht blijven handelen met graduele veranderingen in prestatie, en (iii) dat deze uitkomsten niet vereisen dat besluitvorming optimaal is of gebaseerd op volledige informatie.

Tegelijkertijd blijft een duidelijke lacune bestaan. Bestaande modellen specificeren onvoldoende scherp welke cues noodzakelijk zijn en welke vervangbaar, en hoe contextafhankelijke weging precies tot stand komt. Besluitvorming wordt beschreven in termen van gedragssuitkomsten en verschuivingen, maar niet teruggebracht tot minimale aannames. Deze lacune wordt samengebracht in §2.4 en vormt, in samenhang met de bevindingen uit §2.1 en §2.3, de aanleiding voor de methodologische uitwerking in Hoofdstuk 3.

2.3 Navigatie en homing: klassieke verklaringsmodellen

In deze paragraaf wordt een voorlopig antwoord geformuleerd op Deelvraag 3: *“in hoeverre homing-gedrag van postduiven kan worden begrepen aan de hand van bestaande verklaringsmodellen, en welke beperkingen deze modellen vertonen wanneer homing wordt opgevat als veldmatige prestatie onder wisselende omstandigheden”*. Homing wordt hier gedefinieerd als de observeerbare uitkomst waarbij een duif, na verplaatsing over een onbekend traject, zelfstandig terugkeert naar een vaste thuishaven. Deze definitie is prestatiegericht en bevat geen veronderstellingen over onderliggende mechanismen.

Binnen de literatuur zijn meerdere verklaringlijnen ontwikkeld om homing-prestaties te duiden. Een klassieke benadering betreft zonkompas-modellen, waarin tijdgecompenseerde oriëntatie op basis van de zonpositie centraal staat. In deze modellen speelt interne tijdinformatie een rol bij het afleiden van richting, waarbij verstoringen van tijdperceptie tot systematische richtingsafwijkingen kunnen leiden (Wiltschko en Wiltschko, 1995). Parallel daaraan is magnetische oriëntatie onderzocht, waarbij informatie uit het aardmagnetisch veld wordt gebruikt voor richtingsbepaling. Experimentele manipulaties van magnetische signalen laten zien dat dit type informatie kan bijdragen aan oriëntatie, maar niet in alle contexten noodzakelijk is (Wiltschko en Wiltschko, 1995).

Een andere verklaringlijn betreft olfactorische kaart-hypothesen, waarin wordt verondersteld dat geografische lokalisatie mede tot stand komt via ruimtelijke patronen in geurgradiënten. Binnen deze benadering wordt homing begrepen als het combineren van richtinginformatie met plaatsgebonden olfactorische aanwijzingen, waarbij verstoring van reukinformatie kan leiden tot veranderde prestaties (Wallraff, 2005). Daarnaast is uitgebreid onderzoek verricht naar het gebruik van visuele cues en inprenting, met name landmark learning en herkenning van landschapsconfiguraties in de nabijheid

van de thuishaven. Deze studies laten zien dat visuele informatie een rol kan spelen bij route-gebonden oriëntatie en bij het finetunen van de laatste fasen van de terugkeer (Biro et al., 2004).

In meer recente syntheses worden deze afzonderlijke verklaringslijnen samengebracht in multi-cue integratiemodellen, waarin wordt aangenomen dat duiven meerdere informatiebronnen gelijktijdig benutten en contextafhankelijk wegen. Vanuit dit perspectief is geen enkele cue op zichzelf noodzakelijk of afdoende; homing-prestaties worden begrepen als het resultaat van gecombineerde en deels redundante informatieverwerking (Wallraff, 2005).

Wanneer deze literatuur vergelijkend wordt gelezen, valt op dat de diversiteit aan verklaringsmodellen samenvalt met een hoge mate van prestatiebehoud onder uiteenlopende omstandigheden. Homing-prestaties blijven vaak bestaan wanneer individuele cues worden verstoord of gemanipuleerd. Tegelijkertijd hanteren de verschillende modellen uiteenlopende aannames en verklaringsniveaus, waardoor zij moeilijk onderling te beoordelen zijn. Studies tonen aan *dat* prestaties behouden blijven, maar maken minder duidelijk welke aannames noodzakelijk zijn om dit prestatiebehoud te begrijpen.

Voorlopig antwoord op Deelvraag 3. De bestaande literatuur laat zien dat homing-gedrag kan worden ondersteund door meerdere typen informatie, waaronder zon-, magnetische, olfactorische en visuele cues, en dat integratie van deze informatie bijdraagt aan prestatiebehoud onder verstoring. Geen enkel verklaringsmodel is echter op zichzelf toereikend om alle waargenomen homing-prestaties te begrijpen wanneer homing wordt opgevat als veldmatige stresstest.

Tegelijkertijd blijft een duidelijke lacune bestaan. De literatuur specificeert onvoldoende scherp welke aannames noodzakelijk zijn voor het behouden van homing-prestaties en welke aannames contingent of contextafhankelijk zijn. Verklaringen beschrijven meerdere mogelijke bijdragen, maar begrenzen zelden hun eigen reikwijdte. Deze lacune wordt in §2.4 expliciet samengebracht en vormt de basis voor de methodologische benadering in Hoofdstuk 3, waarin wordt onderzocht hoe prestatiebehoud kan worden begrepen met een zo beperkt mogelijk aanname-set.

Wat in deze overzichtsstudies opvalt, is niet alleen de robuustheid van het homing-gedrag onder uiteenlopende omstandigheden, maar ook het uitblijven van eliminatie tussen verklaringsmodellen. Navigatiehypothese gebaseerd op geomagnetische informatie, olfactorische cues, zonne- of lichtoriëntatie en visuele landschapsherkenning blijken elk empirisch compatibel met het waargenomen prestatiebehoud, zonder elkaar systematisch te verdringen. Verklaringen lijken zich in dit domein niet te gedragen als concurrerende alternatieven, maar als cumulatieve perspectieven die hetzelfde gedragsresultaat kunnen accommoderen. Homing-gedrag vormt daarmee geen casus waarin toenemende empirische verfijning vanzelf leidt tot een reductie van verklaringen, maar juist een geval waarin verklaringsspluraliteit persistent blijft ondanks decennia van onderzoek.

2.4 Beoordeelbaarheid van prestatiebehoud

In deze paragraaf wordt de vierde Deelvraag theoretisch behandeld. Deze luidt als volgt: Hoe kan prestatiebehoud bij duiven methodologisch worden onderzocht wanneer meerdere verklaringsmodellen hetzelfde gedrag accommoderen, en welke aannames moeten daarbij expliciet worden gemaakt om modellen onderling beoordeelbaar te maken? Deelvraag 4 richt zich niet op de selectie van een juiste of dominante verklaring voor homing-gedrag, maar op de vraag hoe verklaringen in een dergelijk domein beoordeeld kunnen worden wanneer meerdere causale modellen blijvend empirisch compatibel zijn. De beantwoording van deze Deelvraag is daarom primair theoretisch van aard. Zij beoogt te verhelderen welke beoordelingscriteria zinvol zijn in een context waarin

prestatiebehoud geen onderscheidend criterium vormt tussen verklaringen, en waarin pluraliteit niet vanzelf verdwijnt met toenemende empirische detaillering

Deze Deelvraag verschilt in aard van de voorafgaande deelvragen. Waar de eerste drie deelvragen betrekking hebben op observeerbaar gedrag en op empirische patronen in prestaties, richt Deelvraag 4 zich op de voorwaarden waaronder kennisclaims over dat gedrag kunnen worden beoordeeld. De vraag betreft niet primair het gedrag zelf, maar de status en vergelijkbaarheid van verklaringen die dat gedrag trachten te duiden.

Binnen uiteenlopende wetenschappelijke domeinen is bekend dat stabiel prestatiebehoud kan samengaan met verklaringspluraliteit. In situaties waarin gedragsuitkomsten reproduceerbaar zijn, blijkt het vaak mogelijk om meerdere verklaringsmodellen te formuleren die met dezelfde empirische gegevens verenigbaar zijn. Dit geldt niet alleen voor biologisch gedrag, maar ook voor andere vormen van systeemgedrag waarin consistente output wordt gerealiseerd onder variabele omstandigheden, waaronder geautomatiseerd en gemodelleerd gedrag. De aanwezigheid van meerdere compatibele verklaringen vormt op zichzelf geen anomalie, maar een structureel kenmerk van complexe systemen.

Het epistemologische probleem dat hieruit voortvloeit betreft de beoordeelbaarheid van verklaringsmodellen. Wanneer verschillende modellen hetzelfde prestatiebehoud accommoderen, biedt empirische compatibiliteit op zichzelf geen criterium om modellen onderling te rangschikken. De vraag verschuift dan van de empirische adequaatheid van afzonderlijke verklaringen naar de aard en status van de aannames waarop zij berusten. Zolang aannames impliciet blijven, of slechts contextueel worden gerechtvaardigd, blijft onduidelijk welke elementen van een verklaring noodzakelijk zijn voor het verklaren van prestatiebehoud en welke slechts bijkomstig of vervangbaar zijn.

Deze situatie wordt versterkt doordat verklaringsmodellen vaak op verschillende niveaus opereren. Sommige modellen richten zich op specifieke informatiebronnen, andere op integratieprocessen of contextuele invloeden. Hoewel deze modellen elk een deelaspect van het gedrag kunnen verhelderen, leiden zij gezamenlijk tot een proliferatie van verklaringskaders zonder dat duidelijk wordt hoe deze zich tot elkaar verhouden. Het probleem is daarmee niet dat verklaringen empirisch onjuist zijn, maar dat zij epistemologisch onvoldoende begrensd zijn om onderlinge vergelijking mogelijk te maken.

Deze blijvende verklaringspluraliteit kan niet uitsluitend worden begrepen als een gevolg van onvolledige kennis of methodologische beperkingen. In het geval van homing-gedrag is het aannemelijk dat zij mede voortvloeit uit eigenschappen van het biologische systeem zelf. Navigerend gedrag bij postduiven is redundant georganiseerd: meerdere informatiebronnen kunnen hetzelfde functionele resultaat ondersteunen. Tegelijkertijd is het systeem reflexief, in die zin dat ervaring en context de weging en inzet van beschikbare cues beïnvloeden. In dergelijke systemen hoeft het bestaan van meerdere, gelijktijdig geldige verklaringen geen tijdelijk stadium te zijn, maar kan het een structureel kenmerk vormen van de relatie tussen gedrag en verklaring. Dit impliceert dat verklaringspluraliteit bij homing niet zonder meer kan worden opgeheven door verdere empirische verfijning binnen een klassiek eliminatief kader.

Deelvraag 4 articuleert dit probleem expliciet. Zij maakt zichtbaar dat verdere empirische verfijning binnen bestaande kaders niet vanzelf leidt tot grotere theoretische helderheid, zolang de aannamestructuur van verklaringsmodellen niet systematisch wordt geëxpliciteerd. Het ontbreken van dergelijke explicitering beperkt de mogelijkheid om verklaringen te beoordelen, niet omdat prestaties onvoldoende zijn gedocumenteerd, maar omdat de relatie tussen aannames en prestatiebehoud onvoldoende wordt doordacht.

Deze paragraaf beperkt zich tot het theoretisch formuleren van dit epistemologische probleem. Zij biedt geen synthese van de voorafgaande paragrafen en presenteert geen methodologische oplossing. Daarmee wordt de positie van Deelvraag 4 binnen het geheel van het onderzoek afgebakend. De vraag is hier gearticuleerd als theoretisch probleem; de uitwerking van mogelijke methodologische strategieën om aannames expliciet te maken en modellen onderling beoordeelbaar te maken volgt in Hoofdstuk 3.

2.5 Veldstudies naar homing pigeons: empirische handelingsruimte

Onderzoek naar homing-gedrag bij postduiven berust op een goed ontwikkelde experimentele infrastructuur waarin zowel registratie als manipulatie van navigatiegedrag technisch uitvoerbaar is. Deze instrumentatie is relevant omdat zij zichtbaar maakt dat variatie van afzonderlijke informatiebronnen niet louter theoretisch kan worden verondersteld, maar empirisch kan worden gerealiseerd en gekwantificeerd.

Registratie van navigatiegedrag. De introductie van lichte GPS-loggers heeft het mogelijk gemaakt om individuele vluchtroutes met hoge resolutie vast te leggen. Hiermee kunnen vertrekoriëntatie, koersafwijking, snelheid, omwegen en route-recapitulatie worden geanalyseerd (Biro et al., 2004; Guilford & Biro, 2014). Deze technologie maakt het mogelijk om gedragsverandering onder variatie niet alleen te beoordelen in termen van terugkeerpercentage, maar ook op het niveau van trajectstructuur en initiële heading. Navigatiegedrag wordt daarmee een kwantificeerbare grootheid in plaats van een globale uitkomstmaat.

Manipulatie van afzonderlijke informatiebronnen. Parallel aan registratietechnieken is een reeks manipulaties ontwikkeld om de bijdrage van specifieke navigatiecues te onderzoeken. Olfactorische informatie kan tijdelijk worden verstoord via gecontroleerde deprivatie- of desoriëntatieprotocollen (Wallraff, 2005). Magnetische gevoeligheid is experimenteel onderzocht via het aanbrengen van kleine magneten of het gebruik van spoelconfiguraties die lokale veldcondities wijzigen (Wiltschko & Wiltschko, 2005; Mouritsen, 2018). Zonne-oriëntatie kan worden beïnvloed via tijdsverschuivingsexperimenten, terwijl visuele informatie experimenteel wordt gemanipuleerd door loslating in vertrouwd of onbekend terrein of door maskering van landmarks (Guilford & Biro, 2014). Dergelijke interventies leiden doorgaans tot meetbare verschuivingen in oriëntatie en routepatronen, zonder dat onder alle omstandigheden een volledige desorganisatie van gedrag optreedt. De literatuur laat daarmee zien dat afzonderlijke informatiebronnen experimenteel isoleerbaar zijn, maar niet noodzakelijk exclusief verklarend.

Cue weighting en contextafhankelijke integratie. Een deel van de recente literatuur benadert navigatie in termen van contextafhankelijke integratie van meerdere informatiebronnen. In dit perspectief worden cues niet uitsluitend als aanwezig of afwezig beschouwd, maar als variabel gewogen in relatie tot ervaring, geografische bekendheid en omgevingscondities (Mouritsen, 2018; Hough, 2022). Experimentele reductie van één cue kan gepaard gaan met een verschuiving in relatieve bijdrage van andere cues, zonder dat een vaste hiërarchische ordening noodzakelijk wordt verondersteld. Deze benadering verschuift de aandacht van binaire noodzakelijkheid naar graduele bijdrage. Manipulatie van informatiebronnen wordt dan niet primair opgevat als uitschakeling van een mechanisme, maar als verandering in informatiewaarde binnen een geïntegreerd systeem.

Het draaiknoppen-model als experimentele abstractie. De beschreven instrumentatie kan worden geabstraheerd in termen van regelbare parameters. Olfactorische beschikbaarheid, magnetische consistentie, zonne-informatie en visuele herkenning zijn afzonderlijke dimensies waarop

experimentele variatie mogelijk is. Elk van deze dimensies kan binnen zekere grenzen worden verhoogd, verlaagd of verstoord, terwijl andere condities constant blijven. Deze parametrische manipuleerbaarheid laat zich denken als een configuratie van draaiknoppen: afzonderlijke informatiebronnen fungeren als instelbare variabelen waarvan de relatieve bijdrage aan de gedragssuitkomst systematisch kan worden gevarieerd. Het doel van dergelijke variatie is niet het simuleren van ecologisch extreme situaties, maar het onderzoeken van gedragsverandering onder gecontroleerde verschuiving van informatiewaarde. Het draaiknoppen-model wordt hier niet geïntroduceerd als biologische theorie, maar als methodologische abstractie van bestaande experimentele praktijk. De literatuur toont dat afzonderlijke navigatiecues technisch manipuleerbaar en kwantificeerbaar zijn. Daarmee ontstaat een onderzoeksdomein waarin variatie langs meerdere dimensies mogelijk is zonder dat de gedragssuitkomst onmeetbaar wordt.

Methodologische implicatie. De experimentele infrastructuur rond postduivennavigatie maakt het mogelijk om aannames over noodzakelijkheid, dominantie en integratie niet alleen conceptueel te bespreken, maar parametrisch te variëren. Dat deze variatie in de literatuur vaak leidt tot graduele in plaats van abrupte gedragsverandering vormt geen conclusie, maar een empirisch startpunt. Het laat zien dat de vraag naar verklaringsadequaatheid kan worden gekoppeld aan systematische manipulatie van informatiedimensies. In die zin biedt het navigatieonderzoek bij postduiven een experimenteel kader waarin gedragsstabiliteit en variatie onder controleerbare condities kunnen worden onderzocht. Deze manipuleerbaarheid vormt de methodologische basis voor de empirische hoofdstukken die volgen.

2.6 Synthese: prestatiebehoud, verklaringspluraliteit en empirische speelruimte

Dit hoofdstuk heeft tot doel gehad de bestaande kennis over homing-gedrag bij postduiven te ordenen langs drie samenhangende lijnen: empirische prestaties, verklaringskaders en de voorwaarden waaronder deze verklaringen beoordeeld kunnen worden. In de voorafgaande paragrafen is telkens een ander aspect van dit samenspel belicht, zonder te streven naar reductie tot één verklaringsmodel of tot een sluitend mechanisme.

In §2.1–§2.3 is vastgesteld dat homing-gedrag zich kenmerkt door robuust prestatiebehoud. Postduiven blijken in uiteenlopende contexten in staat om doelgericht terug te keren, zowel in gecontroleerde omstandigheden als onder veldmatige variatie. Deze prestaties blijven in relevante mate behouden onder veranderingen in afstand, context en beschikbaarheid van informatie, wat wijst op een gedragsmatige stabiliteit die empirisch goed is gedocumenteerd.

Tegelijkertijd is gebleken dat dit prestatiebehoud gepaard gaat met verklaringspluraliteit. Voor dezelfde gedragssuitkomsten bestaan meerdere verklaringsmodellen, die verschillende aannames maken over informatiebronnen, integratieprocessen en contextuele factoren. Deze modellen zijn veelal empirisch compatibel met de waargenomen prestaties, maar verschillen in hun onderliggende aannames en in de wijze waarop zij gedrag conceptueel ordenen.

In §2.4 is deze situatie expliciet geïmpliciteerd. Daar is betoogd dat het centrale probleem niet ligt in een tekort aan empirische data, maar in de beoordeelbaarheid van verklaringsmodellen wanneer zij hetzelfde prestatiebehoud accommoderen. Zolang aannames impliciet blijven en niet systematisch worden aangesproken, ontbreekt een helder criterium om verklaringen onderling te vergelijken of te

begrenzen. Dit betreft een epistemologisch probleem dat niet kan worden opgelost door verdere empirische verfijning binnen bestaande kaders alleen.

§2.5 heeft vervolgens zichtbaar gemaakt waar de empirische handelingsruimte ligt om dit probleem nader te benaderen. Door veldstudies te beschouwen als een context waarin ceteris-paribus-variatie gradueel en iteratief kan worden opgebouwd, is aangegeven op welke procedurele dimensies aannames van verklaringsmodellen indirect kunnen worden aangesproken. De onderscheiden draaiknoppen — ruimtelijke ordening, configuratie van sensorische informatiebronnen, temporale structuur en procedurele afstemming — markeren geen verklaringen, maar mogelijkheden tot systematische variatie die interpretatief relevant zijn.

Gezamenlijk laten deze paragrafen zien dat de kernuitdaging niet bestaat uit het vaststellen dát postduiven homing-prestaties leveren, maar uit het ontwikkelen van een onderzoeksstrategie die verklaringen van dat gedrag onderling beoordeelbaar maakt. Hoofdstuk 2 heeft deze uitdaging gearticuleerd door prestaties te documenteren, verklaringspluraliteit te expliciteren en de empirische speelruimte te ordenen. Daarmee is de overgang voorbereid naar een methodologische uitwerking waarin aannames expliciet worden gemaakt en systematisch kunnen worden aangesproken.

Hoofdstuk 3 bouwt hierop voort door te onderzoeken hoe de in dit hoofdstuk geïdentificeerde empirische variatie kan worden ingezet binnen een coherent onderzoeksontwerp, met als doel verklaringsmodellen te begrenzen zonder prestatiebehoud als zodanig te ontkennen.

Hoofdstuk 3-Methodologie

Dit hoofdstuk beschrijft de methodologische opzet waarmee het in dit proefschrift onderzochte gedrag van postduiven empirisch wordt bestudeerd. De gekozen onderzoeksstrategie is afgestemd op de aard van het onderzoeksobject en op het in Hoofdstuk 2 gesignaleerde probleem dat meerdere verklaringsmodellen voor homing-gedrag en classificatievermogen gelijktijdig empirisch compatibel kunnen blijven.

In plaats van een hypothese-toetsende of verklarings-selectieve benadering hanteert dit onderzoek een aanname-gedreven, empirisch-comparatieve strategie. Centrale aannames binnen gangbare verklaringsmodellen (Mayo, 2018; Woodward, 2003) worden expliciet gemaakt en vervolgens systematisch aangesproken door gecontroleerde variatie van relevante omstandigheden. Het doel is niet het identificeren van één doorslaggevende oorzaak, maar het onderzoeken van de voorwaarden waaronder gedragsmatige prestaties stabiel blijven, veranderen of hun verklarende samenhang verliezen.

De empirische studies in dit proefschrift combineren gecontroleerde variatie met ecologisch plausibele omstandigheden. Variatie wordt daarbij niet opgevat als louter verstoring, maar als analytisch instrument om zichtbaar te maken welke kenmerken van de omgeving, de taak en het organisme functioneel relevant zijn voor gedrag. Deze benadering sluit aan bij manipulatie-gebaseerde opvattingen van causale toetsing. Deze benadering maakt het mogelijk om niet alleen prestatie-uitkomsten te beschrijven, maar ook om de aannames te onderzoeken die aan gangbare verklaringsmodellen ten grondslag liggen. Het methodologisch zwaartepunt ligt daarmee bij de relatie tussen gedragsstabiliteit en verklaringsstructuur, en niet bij causale selectie of optimalisatie.

Het hoofdstuk is als volgt opgebouwd. Eerst wordt uiteengezet hoe de afzonderlijke deelvragen methodologisch zijn gepositioneerd en welke aannames daarbij centraal staan. Vervolgens wordt beschreven hoe datacollectie en data-analyse zijn ingericht om deze aannames empirisch te kunnen toetsen, met aandacht voor proportionele belasting en ethische randvoorwaarden. Ten slotte wordt uiteengezet hoe validiteit en interpretatieve terughoudendheid worden geborgd, zodat conclusies worden getrokken binnen de grenzen die door het onderzoeksontwerp worden gesteld.

3.1 Onderzoekopzet en dataverzameling

De empirische opzet van dit onderzoek is gericht op het systematisch bestuderen van gedrag onder gecontroleerde variatie. Voor alle deelstudies geldt dat niet wordt uitgegaan van één vooraf veronderstelde dominante verklaringsfactor, maar van het uitgangspunt dat homing-gedrag en classificatieprestaties het resultaat kunnen zijn van meerdere, gelijktijdig functionerende mechanismen. Dataverzameling is daarom zo ingericht dat prestaties worden geobserveerd onder uiteenlopende condities, waarbij afzonderlijke kenmerken van stimulusomgeving en navigatiecontext doelgericht worden gevarieerd.

Voor de studie naar patroonherkenning en classificatie worden herhaalde gedragsmetingen uitgevoerd met visuele stimulussets die systematisch variëren in vorm, structuur en context. Deze opzet maakt het mogelijk om te onderzoeken in hoeverre classificatiegedrag berust op oppervlakkige stimuluskenmerken dan wel op gevoeligheid voor meer abstracte regelmatigheden. Prestatiebehoud bij nieuwe of gewijzigde stimuli vormt hierbij een cruciale observatie, omdat het inzicht biedt in de mate van generalisatie.

Het onderzoek naar homing-gedrag vindt plaats in veldmatige omstandigheden waarin postduiven worden losgelaten onder zorgvuldig gecontroleerde variatie van omgevingsinformatie. Variaties worden afhankelijk van de Deelvraag afzonderlijk of in vooraf vastgelegde combinaties toegepast, zodat zowel cue-specifieke gevoeligheid als prestatiebehoud onder cumulatieve informatiebeperking kan worden onderzocht. Afstanden en omstandigheden worden zodanig gekozen dat zij zowel ecologisch realistisch als proportioneel belastend zijn, in lijn met gangbare ethische richtlijnen voor dieronderzoek.

Voor alle deelstudies geldt dat dataverzameling gericht is op het vastleggen van prestatie-uitkomsten, consistentie over herhaalde proeven en veranderingen onder variatie. Er wordt nadrukkelijk vermeden om dataverzameling te organiseren als een zoektocht naar maximale effecten. In plaats daarvan ligt de nadruk op het identificeren van patronen van stabiliteit en verandering, die inzicht bieden in de voorwaarden waaronder gedrag standhoudt.

3.2 Deelvragen en onderzoeksbenadering

Dit onderzoek is opgezet rond vier deelvragen die elk een onderscheiden, maar samenhangende bijdrage leveren aan het beantwoorden van de centrale probleemstelling: dat meerdere verklaringsmodellen voor homing-gedrag en classificatievermogen bij postduiven gelijktijdig empirisch compatibel kunnen blijven. Dit probleem van onderdeterminatie en niet-voorgestelde alternatieven is in recentere wetenschapsfilosofische literatuur systematisch geanalyseerd (Stanford, 2006). De onderzoeksbenadering is daarom niet gericht op het selecteren van één dominante verklaring, maar op het expliciet maken en empirisch aanspreekbaar maken van de aannames waarop verklaringsmodellen berusten.

De deelvragen verschillen in methodologische status. Deelvragen 1 tot en met 3 hebben een empirisch karakter en genereren de gegevens waarop het onderzoek steunt. Deelvraag 4 heeft een analytisch-theoretisch karakter en ordent deze empirische bevindingen op het niveau van verklaringsstructuren. Voor alle deelvragen geldt dat niet de prestatie als zodanig centraal staat, maar de voorwaarden waaronder prestatiebehoud mogelijk blijft.

3.2.1. Deelvraag 1: Patroonherkenning en classificatie.

De eerste Deelvraag richt zich op het classificatie- en patroonherkenningsvermogen van postduiven. Onderzoek in dit domein berust expliciet op de aanname dat classificatieprestaties niet uitsluitend voortkomen uit het memoriseren van individuele stimuli, maar gebaseerd zijn op herkenning van structurele regelmatigheden. Daarnaast wordt aangenomen dat dergelijke prestaties generaliseren naar nieuwe exemplaren binnen een categorie en dat prestatiebehoud indicatief is voor stabiele interne responsstrategieën of representaties.

De onderzoeksbenadering voor deze Deelvraag is erop gericht deze aannames expliciet aanspreekbaar te maken. Dat gebeurt door classificatiegedrag te onderzoeken onder systematische variatie van stimulusvorm, complexiteit en presentatie, en door nieuwe, niet-getrainde stimuli binnen bekende categorieën te introduceren. Het doel is niet vast te stellen dát duiven classificeren, maar vast te stellen welke aannames noodzakelijk zijn om classificatieprestaties te behouden.

3.2.2 Deelvraag 2: Homing onder variatie van afzonderlijke navigatiecues.

De tweede Deelvraag betreft homing-gedrag onder variatie van afzonderlijke navigatiecues. Verklaringsmodellen in dit domein veronderstellen expliciet dat specifieke sensorische informatiebronnen — waaronder magnetische, olfactorische, visuele en zonne-gerelateerde cues — functioneel noodzakelijk zijn voor succesvolle navigatie. Veel modellen nemen daarnaast aan dat verstoring van een dominante cue leidt tot systematisch prestatieverlies en dat herstel van prestaties wijst op compensatie door alternatieve mechanismen.

De onderzoeksbenadering voor deze Deelvraag is gericht op het expliciet toetsen van deze aannames, zonder vooraf te bepalen welke cue dominant zou moeten zijn. Door hominggedrag te bestuderen onder gecontroleerde variatie van afzonderlijke vormen van sensorische beschikbaarheid wordt onderzocht in hoeverre aannames over noodzakelijkheid, dominantie en compensatie empirisch houdbaar blijven.

3.2.3 Deelvraag 3: Prestatiebehoud onder gecombineerde variatie.

Voor de derde Deelvraag bestaat de datacollectie uit homing-metingen onder vooraf vastgelegde configuraties waarin twee of drie navigatiecues gelijktijdig worden gemanipuleerd. Deze configuraties vertegenwoordigen verschillende niveaus van cumulatieve informatiebeperking, maar worden niet noodzakelijk in oplopende volgorde uitgevoerd. Omdat dezelfde duiven meerdere condities doorlopen, kan de uitvoeringsvolgorde de prestaties beïnvloeden door ervaring, gewenning, vermoeidheid of veranderingen in de onderzoeksperiode. De condities worden daarom niet bij alle dieren in dezelfde volgorde uitgevoerd. De dertig duiven worden verdeeld over vijf groepen van zes dieren, waarbij iedere groep een andere conditievolgorde doorloopt. Hierdoor komt iedere conditie even vaak voor als eerste, tweede, derde, vierde en vijfde vrijlating. Conditie, afstand en volgordepositie worden daardoor niet systematisch met elkaar verstrengeld.

De onderzoeksbenadering voor deze Deelvraag is erop gericht deze aannames expliciet te confronteren met situaties waarin meerdere variaties gelijktijdig worden toegepast. Door prestatieveranderingen te volgen bij gradueel toenemende systeemdruk wordt onderzocht of verklaringspluraliteit uitsluitend standhoudt bij beperkte variatie, of ook onder omstandigheden waarin meerdere aannames tegelijk onder druk komen te staan.

3.2.4. Deelvraag 4: Beoordeelbaarheid van verklaringsmodellen

De vierde Deelvraag betreft de beoordeelbaarheid van verklaringsmodellen bij blijvende pluraliteit. Theoretische evaluatie van verklaringsmodellen veronderstelt expliciet dat verklaringen onderling vergelijkbaar zijn op basis van prestatie-uitkomsten, dat eliminatie van alternatieve verklaringen mogelijk is bij voldoende empirische verfijning en dat pluraliteit van verklaringen een tijdelijk stadium vormt.

Deze Deelvraag wordt niet empirisch onderzocht, maar analytisch beantwoord door synthese van de empirische bevindingen uit Deelvragen 1 tot en met 3. De onderzoeksbenadering richt zich op het expliciteren van beoordelingscriteria en op het vaststellen welke aannames elimineerbaar blijken zonder aantasting van prestatiebehoud, en welke aannames noodzakelijk blijven om de waargenomen gedragsstabiliteit te verklaren.

Gezamenlijk maken deze vier deelvragen het mogelijk om hominggedrag en classificatievermogen te onderzoeken zonder verklaringspluraliteit te reduceren tot een tekortkoming van het onderzoeksontwerp. In plaats daarvan wordt pluraliteit behandeld als empirisch en epistemologisch relevant verschijnsel, waarvan de aannames expliciet benoemd en systematisch aangesproken worden

3.3 Datacollectie

De datacollectie is ingericht per Deelvraag en afgestemd op het type gedragsprestatie dat wordt onderzocht. Voor alle empirische deelstudies geldt dat observaties worden uitgevoerd onder gecontroleerde en herhaalbare omstandigheden, met systematische variatie van relevante omgevingskenmerken. Dataverzameling is gericht op het vastleggen van gedragsuitkomsten en hun stabiliteit over herhaalde metingen, niet op het maximaliseren van prestatieverschillen.

Deelvraag 1. Voor de eerste Deelvraag bestaat de datacollectie uit registratie van classificatie- en herkenningsprestaties bij postduiven in gecontroleerde experimentele settings. Per stimulusconditie worden meerdere trials uitgevoerd, waarbij keuze-uitkomsten en responsfrequenties worden vastgelegd. Stimulussets omvatten zowel trainingsstimuli als niet-getrainde stimuli binnen dezelfde categorieën. Per duif worden gegevens verzameld over meerdere sessies om intra-individuele consistentie vast te stellen.

Deelvraag 2. Voor de tweede Deelvraag bestaat de datacollectie uit registratie van homing-prestaties in veldmatige omstandigheden onder gecontroleerde variatie van afzonderlijke navigatiecues. Per conditie worden duiven individueel losgelaten vanaf vooraf vastgestelde locaties. Vastgelegde gegevens omvatten terugkeerpercentage, initiële oriëntatierichting, afwijking ten opzichte van de thuislocatie en tijd tot terugkeer. Metingen worden herhaald onder vergelijkbare omstandigheden om consistentie over proeven te kunnen beoordelen.

Deelvraag 3. Voor de derde Deelvraag bestaat de datacollectie uit homing-metingen onder gecombineerde variatie van meerdere omgevingscondities. Variaties worden gradueel geïntroduceerd, waarbij per combinatie van condities afzonderlijke loslaatseries worden uitgevoerd. Gegevensregistratie omvat dezelfde prestatie-indicatoren als bij Deelvraag 2, aangevuld met registratie van veranderingen in prestatie over opeenvolgende proeven. Dit maakt vergelijking mogelijk tussen afzonderlijke en gecombineerde variatiecondities.

Deelvraag 4. Voor de vierde Deelvraag vindt geen afzonderlijke datacollectie plaats. Deze Deelvraag berust op synthese en evaluatie van de empirische gegevens die zijn verzameld in het kader van Deelvragen 1 tot en met 3.

Voor alle deelstudies geldt dat dataverzameling systematisch wordt gedocumenteerd. Registratieprotocollen en omstandigheden worden zodanig vastgelegd dat herhaalbaarheid van observaties en transparantie van procedures worden gewaarborgd. De datacollectie is beperkt tot gedragsmatige grootheden; fysiologische of neurologische metingen maken geen deel uit van het onderzoeksontwerp

3.4 Data-analyse

De analyse van de verzamelde gegevens is descriptief en comparatief van aard. Analyses zijn gericht op het systematisch vergelijken van gedragsuitkomsten binnen en tussen experimentele condities, met als doel patronen van stabiliteit, variabiliteit en verandering vast te stellen. Er worden geen modellen getoetst op voorspellende superioriteit en geen causale claims afgeleid uit analyse-uitkomsten.

Voor Deelvraag 1 worden classificatiegegevens per stimulusconditie samengevat in proporties correcte responsen en responsfrequenties. Vergelijkingen worden uitgevoerd tussen trainings- en testcondities, en tussen verschillende vormen van stimulusvariatie. Analyses richten zich op verschillen in prestatiepatronen bij introductie van nieuwe stimuli en bij wijziging van stimulusconfiguraties. Waar relevant worden intra-individuele prestaties over herhaalde sessies vergeleken.

Voor Deelvragen 2 en 3 worden homing-gegevens per conditie samengevat in terugkeerpercentages, gemiddelde oriëntatie-afwijkingen en temporele maten van terugkeer. Vergelijkingen worden uitgevoerd tussen referentiecondities en variatiecondities, en tussen afzonderlijke en gecombineerde variaties. Analyses richten zich op veranderingen in prestatie-uitkomsten bij toenemende variatie en op verschillen tussen individuele dieren over herhaalde proeven.

Statistische technieken worden toegepast ter ondersteuning van beschrijvende vergelijking en ter inschatting van de betrouwbaarheid van waargenomen patronen. De keuze voor statistische methoden is beperkt tot technieken die geschikt zijn voor vergelijking van proporties, gemiddelden en spreiding binnen en tussen condities. Statistische uitkomsten worden geïnterpreteerd als hulpmiddel bij ordening van gegevens en niet als beslissend criterium voor theoretische selectie.

De analyse van Deelvraag 4 bestaat uit een systematische vergelijking van de empirische patronen die voortkomen uit Deelvragen 1 tot en met 3. Deze vergelijking richt zich op de consistentie tussen prestatie-uitkomsten en de aannamestructuren van gangbare verklaringsmodellen. De analyse leidt niet tot uitsluiting van verklaringskaders op basis van statistische criteria, maar tot een explicitering van de aannames die door de empirische bevindingen worden ondersteund of juist niet noodzakelijk blijken

3.5 Validiteit en betrouwbaarheid

De kwaliteit van het onderzoek wordt geborgd door expliciete aandacht voor interne validiteit, betrouwbaarheid en interpretatieve consistentie. Externe validiteit wordt bewust beperkt geclaimd, in overeenstemming met de aard en doelstelling van het onderzoek.

Interne validiteit. Interne validiteit wordt gewaarborgd door consistente meetprocedures, gecontroleerde variatie van experimentele condities en herhaalde observaties binnen vergelijkbare settings. Voor alle empirische deelstudies geldt dat variaties systematisch en stapsgewijs worden toegepast, zodat veranderingen in prestatie-uitkomsten eenduidig kunnen worden gerelateerd aan veranderingen in onderzoekscondities. Door referentiecondities expliciet te handhaven, wordt voorkomen dat prestatieveranderingen het gevolg zijn van ongecontroleerde contextuele factoren.

Betrouwbaarheid. Betrouwbaarheid wordt versterkt door herhaalde metingen per conditie en door registratie van prestaties over meerdere sessies en proeven. Intra-individuele en interindividuele consistentie worden expliciet meegenomen in de analyse. Registratieprotocollen en analysekaders worden transparant vastgelegd, zodat vergelijkingen reproduceerbaar zijn binnen de grenzen van het

onderzoeksontwerp. De focus op gedragsmatige grootheden draagt bij aan consistente en eenduidige meting.

Interpretatieve validiteit. Interpretatieve validiteit wordt geborgd door het vooraf expliciteren van succescriteria en door een strikte scheiding aan te brengen tussen empirische observatie en theoretische evaluatie. Deelvragen 1 tot en met 3 genereren empirische patronen; Deelvraag 4 ordent en beoordeelt deze patronen op het niveau van aannamestructuren. Deze scheiding voorkomt dat empirische bevindingen voortijdig worden geïnterpreteerd als bevestiging of weerlegging van specifieke verklaringsmodellen. Met interpretatieve validiteit wordt in dit onderzoek gedoeld op de geldigheid van de interpretatieve stap van empirische patronen naar theoretische conclusies. Deze vorm van validiteit sluit aan bij het begrip construct validity, maar richt zich specifiek op de vraag in hoeverre empirische bevindingen terecht worden opgevat als ondersteuning, beperking of neutraliteit ten opzichte van onderliggende verklaringsaanname. Interpretatieve validiteit borgt daarmee dat conclusies proportioneel blijven en niet verder reiken dan de aannamestructuren die door de data daadwerkelijk worden aangesproken

Externe validiteit en afbakening. Het onderzoek doet geen vergaande claims over generaliseerbaarheid naar andere soorten, contexten of gedragsdomeinen. De bevindingen zijn domein-specifiek en worden geïnterpreteerd binnen het kader van postduifgedrag zoals in dit proefschrift onderzocht. Deze terughoudendheid is consistent met de doelstelling om verklaringspluraliteit te analyseren, niet om deze te reduceren via extrapolatie.

Door deze combinatie van procedurele zorgvuldigheid en interpretatieve discipline wordt gewaarborgd dat conclusies proportioneel blijven ten opzichte van de data en de gehanteerde methodologie. Validiteit en betrouwbaarheid fungeren daarmee niet als afsluitende checklist, maar als structurele randvoorwaarden voor het gehele onderzoeksontwerp.

3.6 Ethiek

Dit onderzoek maakt gebruik van levende dieren en is daarom onderworpen aan expliciete ethische randvoorwaarden. Het onderzoeksontwerp is in dit verband opgezet conform het principe van reductie en verfijning zoals geformuleerd in het 3R-kader (Russell & Burch, 1959). Het ontwerp is in overeenstemming met de actuele Europese regelgeving inzake dierexperimenteel onderzoek (Directive 2010/63/EU; European Commission, 2020). De methodologische opzet is zodanig ingericht dat gedragsmatige prestaties worden onderzocht zonder de dieren bloot te stellen aan onverantwoorde risico's, excessieve belasting of onnodige verstoring van hun functioneren.

Een centraal uitgangspunt is proportionaliteit. Variatie van experimentele condities wordt stapsgewijs en begrensd toegepast, waarbij steeds wordt begonnen met minimale ingrepen. In het bijzonder geldt dit voor veldmatige homing-studies, waar manipulatie van navigatie-informatie uitsluitend plaatsvindt binnen afstanden en omstandigheden die aansluiten bij gangbare trainings- en onderzoekspraktijken. Het onderzoeksontwerp vermijdt expliciet scenario's waarin cumulatieve verstoring leidt tot verhoogd risico op desoriëntatie, uitputting of verlies van dieren.

Verder is het onderzoek ingericht volgens het principe van noodzakelijkheid. Variaties in omgevingscondities worden alleen toegepast voor zover zij functioneel bijdragen aan het empirisch aanspreekbaar maken van aannamestructuren. Het doel is niet om prestatielimieten te forceren, maar om vast te stellen onder welke voorwaarden gedrag stabiel blijft. Dit impliceert dat extreme of irreversibele manipulaties expliciet worden uitgesloten. Herhaalde blootstelling aan vergelijkbare

omstandigheden wordt beperkt tot wat nodig is voor betrouwbare observatie. Waar mogelijk worden metingen geïntegreerd in bestaande trainings- of observatieroutines, zodat aanvullende belasting tot een minimum wordt beperkt. De focus op gedragsmatige uitkomsten sluit bovendien uit dat invasieve of fysiologische metingen worden toegepast.

Tot slot wordt transparantie als ethisch uitgangspunt gehanteerd. De gehanteerde procedures, variaties en randvoorwaarden worden zodanig gedocumenteerd dat de proportionele aard van het onderzoek inzichtelijk blijft. Ethiek functioneert daarmee niet als externe correctie achteraf, maar als integraal onderdeel van het onderzoeksontwerp.

Hoofdstuk 4 - Beantwoording Deelvraag 1 (classificatie).

4.0 Inleiding: theoretische verdieping en positionering

De empirische literatuur over classificatie bij duiven laat een duidelijke asymmetrie zien. Enerzijds is er veel robuust gedragsmateriaal dat aantoonst dat duiven stabiele classificatieprestaties kunnen vertonen, ook wanneer het aangeboden stimulusmateriaal varieert. Anderzijds blijft onduidelijk welke aannames noodzakelijk zijn om die stabiliteit te beschrijven. Deze asymmetrie wijst niet op een tekort aan empirische gegevens, maar op de manier waarop classificatie-experimenten doorgaans worden gebruikt: zij laten zien dat prestaties optreden, maar begrenzen slechts in beperkte mate welke aannames daarvoor nodig zijn.

Om dit expliciet te maken is een verdere theoretische verdieping nodig, aanvullend op de globale bespreking in Hoofdstuk 2. Daarbij wordt classificatie niet opgevat als een cognitieve vaardigheid, maar als een beschrijvingsprobleem: onder welke voorwaarden blijven gedragsresponsen stabiel wanneer het aangeboden materiaal varieert, en welke aannames zijn daarvoor minimaal vereist? In dit hoofdstuk wordt met “exemplaar” uitsluitend bedoeld: een individueel aangeboden stimulusconfiguratie binnen een trial. De term verwijst niet naar een veronderstelde interne representatie, maar naar het concrete materiaal waarop gedragsresponsen worden waargenomen.

Een eerste relevante literatuurlijn betreft formele modellen van categorisatie, waarin vooral twee benaderingen worden onderscheiden: exemplar- en prototype-gebaseerde beschrijvingen. In wat in de literatuur een exemplar-benadering wordt genoemd, wordt gedrag beschreven alsof classificatie tot stand komt door vergelijking met afzonderlijk aangeboden stimuli. Nieuwe stimuli leiden tot vergelijkbaar gedrag voor zover zij lijken op specifieke eerdere aanbiedingen. In een prototype-benadering daarentegen wordt gedrag beschreven alsof nieuwe stimuli worden vergeleken met een samenvattend referentiepunt dat kenmerkend is voor een groep stimuli, zonder dat elk afzonderlijk voorbeeld apart hoeft te worden meegenomen.

Beide benaderingen maken het mogelijk om generalisatie te beschrijven zonder te veronderstellen dat gebruik wordt gemaakt van expliciete regels of abstracte categorieën. Zo laat het exemplar-based raamwerk van Nosofsky zien dat stabiel gedrag bij nieuwe stimuli kan worden beschreven op basis van gelijkenis met eerdere aanbiedingen, terwijl prototype-benaderingen hetzelfde prestatiebehoud kunnen beschrijven met behulp van een samenvattende representatie. Vergelijkende studies laten zien dat identieke gedragsgegevens vaak verenigbaar blijven met beide beschrijvingen, waardoor prestaties alleen geen uitsluitsel geven over welke aannames noodzakelijk zijn.

Voor het empirisch onderzoek naar het gedrag van homing pigeons is dit relevant omdat een vergelijkbare onderbepaaldheid optreedt bij navigatiegedrag. Consistente thuiskomst kan worden beschreven zonder dat vaststaat of duiven zich baseren op afzonderlijke omgevingskenmerken of op een meer globale samenhang daarvan. Net zoals bij classificatiegedrag begrenzen stabiele prestaties hier wel de mogelijke aannames, maar maken zij niet zichtbaar welke informatie of structuur daadwerkelijk wordt gebruikt.

Een tweede relevante literatuurlijn richt zich op stimuluscontrole en de rol van specifieke stimuluskenmerken bij classificatiegedrag. Dit onderzoek laat zien dat responsen sterk kunnen worden gestuurd door bepaalde kenmerken van het aangeboden materiaal, en dat deze kenmerken niet altijd samenvallen met wat de onderzoeker als relevant beschouwt (Reed, 1972). Studies bij duiven tonen bijvoorbeeld aan dat stabiel gedrag kan optreden terwijl responsen worden geleid door beperkte of

onverwachte visuele kenmerken, zoals lokale details in plaats van globale objecteigenschappen (Honig & Stewart, 1988; Cook, Katz & Cavoto, 1997). Ook laat onderzoek naar kunstmatige categorieën zien dat uitspraken over “conceptvorming” problematisch worden wanneer niet duidelijk is welke kenmerken het gedrag daadwerkelijk sturen (Lea & Ryan, 1990).

Deze literatuur maakt duidelijk dat het idee van “gelijkwaardige stimuli” geen vanzelfsprekend uitgangspunt is, maar het resultaat van expliciete operationele keuzes. Voor het empirisch onderzoek naar het gedrag van homing pigeons is dit relevant omdat ook bij navigatie vaak onduidelijk is welke omgevingskenmerken het gedrag bepalen. Homing-prestaties kunnen stabiel blijven terwijl duiven zich baseren op een beperkt of onverwacht deel van de beschikbare informatie. De literatuur over stimuluscontrole onderstreept daarom dat stabiele prestaties niet automatisch betekenen dat alle beschikbare cues worden benut, en dat in homing-onderzoek expliciet moet worden vastgelegd welke variatie analytisch relevant wordt geacht en welke niet.

Een derde relevante literatuurlijn richt zich op de vraag *hoe* stimulusinformatie wordt gecombineerd bij classificatiegedrag, en in het bijzonder op het onderscheid tussen verwerking van afzonderlijke kenmerken en verwerking van combinaties van kenmerken. Onderzoek binnen dit kader laat zien dat vergelijkbare classificatieprestaties kunnen voortkomen uit verschillende vormen van stimulusintegratie, afhankelijk van de taakstructuur en het gebruikte materiaal (Pearce, 1994). Studies naar same-different-oordelen bij duiven tonen bijvoorbeeld aan dat vergelijkbaar gedrag kan ontstaan door verwerking van afzonderlijke stimuluskenmerken of door verwerking van combinaties daarvan (Young & Wasserman, 2001). Ook onderzoek naar operante generalisatie onder stabiele experimentele omstandigheden laat zien dat gedragsstabiliteit bij variatie niet noodzakelijk wijst op abstracte verwerking, maar kan voortkomen uit geleidelijke generalisatieprocessen (Blough, 1975). Overzichtsstudies benadrukken dat deze meerduidigheid een structureel kenmerk is van dierlijk categorisatieonderzoek (Lazareva & Wasserman, 2012).

Voor het empirisch onderzoek naar het gedrag van homing pigeons is dit relevant omdat vergelijkbare homing-prestaties kunnen voortkomen uit verschillende combinaties van informatiebronnen. Duiven kunnen navigeren op basis van afzonderlijke cues of op basis van samenhangende configuraties daarvan, zonder dat dit direct uit het waargenomen gedrag is af te leiden. De besproken literatuur laat zien dat identieke prestaties verenigbaar blijven met verschillende vormen van stimulusintegratie, wat onderstreept dat in homing-onderzoek terughoudendheid geboden is bij het toeschrijven van strategiegebruik op basis van prestaties alleen.

Gezamenlijk laten deze drie literatuurclusters zien waarom classificatie-experimenten, ondanks hun empirische robuustheid, vaak onvoldoende zijn om verklaringsaannames scherp af te bakenen. Stabiele prestaties bij variërende stimulus-exemplaren kunnen worden beschreven vanuit verschillende aannames, zoals een beschrijving waarin gedragsresponsen worden gekoppeld aan afzonderlijk aangeboden stimuli, selectieve gevoeligheid voor specifieke kenmerken of uiteenlopende vormen van stimulusintegratie, zonder dat de beschikbare data één van deze aannames noodzakelijk afdwingen. Deze onderbepaaldheid vormt het theoretische vertrekpunt van Deelvraag 1 in dit proefschrift. De functie van dit hoofdstuk is daarom niet het opnieuw aantonen van classificatievermogen, maar het expliciet inzetten van een vertrouwd experimenteel paradigma om aannames te begrenzen. Door variatie in stimulus-exemplaren systematisch toe te passen binnen een strak afgebakend ontwerp, wordt onderzocht welke aannames noodzakelijk blijven voor een stabiele beschrijving van gedrag en welke aannames kunnen worden losgelaten zonder dat de beschrijving aan toereikendheid verliest. Deze herpositionering vormt de basis voor de verdere afbakening van Deelvraag 1 in de volgende paragraaf.

4.1 Afbakening van Deelvraag 1.

Deelvraag 1 (DV1) richt zich op de beschrijving van classificatiegedrag bij duiven onder omstandigheden waarin stimulus-exemplaren variëren binnen een operationeel gedefinieerde klasse. De kern van deze Deelvraag is niet of classificatie of generalisatie optreedt, maar onder welke voorwaarden stabiliteit van responsen kan worden vastgesteld wanneer de aangeboden stimuli niet identiek zijn aan eerder aangeboden exemplaren. Daarmee wordt classificatie opgevat als een empirisch observeerbaar patroon in gedrag, en niet als indicatie van een onderliggende cognitieve vaardigheid of interne representatie.

Binnen deze afbakening worden alleen gedragsreacties beschouwd die direct observeerbaar en eenduidig registreerbaar zijn, zoals peck-responsen¹ binnen een vast en onveranderd taakformat. In dit hoofdstuk wordt het begrip *prestatie* niet normatief gebruikt, maar uitsluitend als aanduiding van vastgestelde gedragskenmerken, zoals de frequentie waarmee responsen optreden en de mate waarin deze frequenties stabiel blijven bij herhaalde aanbieding van stimuli. Er worden geen uitspraken gedaan over correctheid, optimaliteit of succes van het gedrag. De analyse is gericht op de consistentie van gedrag binnen afzonderlijke individuen over meerdere sessies en bij wisseling van stimuli, en laat verschillen tussen individuen of groepen expliciet buiten beschouwing.

Deelvraag 1 adresseert nadrukkelijk niet de aard van de leerprocessen die aan classificatiegedrag ten grondslag liggen. Vragen naar leermechanismen, interne representaties, geheugenstructuren of besluitvormingsprocessen vallen buiten de scope van dit hoofdstuk. Evenmin worden claims gedaan over de mate van abstractie, conceptvorming of regelgebruik bij de onderzochte dieren. Deze uitsluitingen zijn essentieel om te voorkomen dat beschrijvende patronen in gedrag impliciet worden geïnterpreteerd als verklaringen.

Daarnaast blijft Deelvraag 1 beperkt tot het domein van laboratorium-gebaseerde classificatietaken met gecontroleerde stimulusaanbieding. Extrapolaties naar natuurlijke contexten, ecologische validiteit of andere gedragsdomeinen, zoals navigatie of homing, maken geen deel uit van deze Deelvraag en worden in afzonderlijke hoofdstukken behandeld. De afbakening voorkomt daarmee dat bevindingen uit dit hoofdstuk worden gegeneraliseerd naar gedragingen die onder fundamenteel andere voorwaarden tot stand komen.

Tot slot heeft Deelvraag 1 een expliciet negatieve epistemische doelstelling. Het onderzoek is erop gericht vast te stellen welke aannames niet noodzakelijk zijn om stabiele classificatieresponsen te beschrijven binnen de grenzen van het gekozen experimentele kader. Het hoofdstuk levert daarmee geen keuze tussen concurrerende verklaringsmodellen, maar verschaft een afbakening van het verklaringsveld door aannames die niet door het gedrag worden afgedwongen expliciet te markeren.

¹ Met *peck-responsen* wordt bedoeld dat een duif met haar snavel fysiek contact maakt met een vooraf vastgelegd oppervlak, bijvoorbeeld een verlicht scherm of responsplaat. Dit gedrag is eenvoudig waarneembaar en kan betrouwbaar worden geregistreerd. In experimenteel onderzoek met duiven wordt deze respons gebruikt als standaardindicator van gedrag, omdat zij consistent optreedt, duidelijk af te bakenen is en geen interpretatie vereist over intenties of interne processen. In dit hoofdstuk worden peck-responsen uitsluitend opgevat als observeerbare gedragsgebeurtenissen, niet als aanwijzing voor begrip, keuze of besluitvorming.

4.2 Centrale aannames

Dit hoofdstuk maakt expliciet welke aannames in het kader van Deelvraag 1 worden aangesproken. Deze aannames worden niet gepresenteerd als verklaringen van gedrag, maar als beschrijvende uitgangspunten waarvan kan worden onderzocht of zij noodzakelijk zijn op basis van observeerbare responsen bij variatie van aangeboden stimuli. De aannames zijn zo geformuleerd dat zij vooraf empirisch compatibel zijn met de bestaande literatuur over classificatieprestaties bij duiven.

De eerste aanname betreft een beschrijving van classificatiegedrag die uitgaat van afzonderlijke aangeboden stimuli. Volgens deze aanname kan stabiel gedrag worden beschreven als het resultaat van responsen die verbonden zijn aan specifieke stimulusaanbiedingen. Dat gedrag ook bij nieuwe stimuli behouden blijft, kan in dit kader worden opgevat als het gevolg van gelijkenis met eerder aangeboden voorbeelden, zonder dat hoeft te worden aangenomen dat stimuli als leden van een abstracte categorie worden behandeld. Deze aanname doet geen uitspraken over interne processen, maar biedt een minimale beschrijving waarin gedrag verklaarbaar blijft op basis van relaties tussen concrete stimuli en responsen.

De tweede aanname betreft de mogelijkheid dat een dergelijke beschrijving niet noodzakelijk is. Volgens deze aanname hoeven stabiele responsen niet uitsluitend te worden beschreven als gebonden aan afzonderlijke stimulusaanbiedingen. Met andere woorden: gedrag kan stabiel blijven bij variatie, zonder dat de beschrijving vereist dat elk afzonderlijk exemplaar expliciet wordt meegenomen. Ook deze aanname blijft beschrijvend en vermijdt uitspraken over abstractie, regels of conceptvorming.

De derde aanname betreft de stabiliteit van classificatieresponsen onder gecontroleerde variatie. Deze aanname houdt in dat classificatiegedrag alleen als robuust kan worden beschreven wanneer responsen niet alleen optreden bij nieuwe stimuli, maar ook consistent blijven wanneer binnen vooraf vastgelegde grenzen variatie wordt aangebracht in stimuluskenmerken. Stabiliteit wordt hier opgevat als een kenmerk van het waargenomen gedrag over herhaalde aanbiedingen en variatiecondities, en niet als aanwijzing voor een onderliggend mechanisme.

Deze aannames zijn in hun huidige formulering niet wederzijds exclusief en worden in dit hoofdstuk niet tegen elkaar uitgespeeld. Het doel is niet om één aanname te bevestigen of te verwerpen, maar om vast te stellen in hoeverre het empirisch materiaal dwingt tot het handhaven van bepaalde aannames, dan wel ruimte laat om aannames los te laten zonder dat de beschrijving van het gedrag tekortschiet. Daarmee fungeren de aannames als expliciete referentiepunten voor het empirisch ontwerp, zonder dat zij worden opgevat als verklarende modellen.

Gezamenlijk corresponderen deze aannames met de in Hoofdstuk 3 onderscheiden uitgangspunten structurele gevoeligheid, generaliseerbaarheid en stabiliteit onder variatie, waarbij in dit hoofdstuk uitsluitend wordt onderzocht welke van deze aannames minimaal noodzakelijk blijken om de waargenomen gedragsstabiliteit te beschrijven.

Het expliciteren van deze aannames is noodzakelijk om te voorkomen dat descriptieve observaties in latere paragrafen impliciet worden geïnterpreteerd als ondersteuning voor sterkere claims. Door de aannames vooraf te benoemen en af te bakenen, wordt het mogelijk om in de volgende paragrafen systematisch te onderzoeken welke aannames noodzakelijk, contingent of overbodig blijken binnen de grenzen van het gekozen experimentele kader

4.3 Ontwerp van het empirisch onderzoek DV1.

Het empirisch ontwerp voor Deelvraag 1 is opgezet om de in §4.2 geëxpliciteerde aannames aanspreekbaar te maken op basis van observeerbaar gedrag. Het ontwerp is nadrukkelijk niet gericht op het maximaliseren van prestaties of het onderscheiden van verklaringsmodellen, maar op het vaststellen onder welke omstandigheden stabiliteit van responsen kan worden beschreven wanneer stimulus-exemplaren variëren.

Het ontwerp hanteert een within-subject-benadering, waarbij dezelfde individuen worden blootgesteld aan een reeks stimuluscondities. Deze keuze voorkomt dat verschillen in gedrag worden toegeschreven aan interindividuele variatie en maakt het mogelijk stabiliteit en verandering van responsen binnen individuen te volgen over herhaalde blootstellingen en variatiecondities. Individuele taakformat en contextuele parameters blijven gedurende het experiment constant, zodat eventuele veranderingen in gedrag uitsluitend kunnen worden gerelateerd aan variatie in het aangeboden stimulusmateriaal.

Variatie wordt in dit ontwerp niet opgevat als ruis of verstoring, maar als analytisch instrument. Door stimulus-exemplaren systematisch te laten variëren binnen vooraf vastgelegde grenzen, wordt onderzocht in hoeverre gedragsresponsen stabiel blijven bij niet-identieke input. Deze inzet van variatie is direct gericht op de aannames van exemplarische binding, niet-exemplarische noodzakelijkheid en stabiliteit onder variatie, zonder dat daarbij wordt verondersteld welke van deze aannames daadwerkelijk van toepassing is.

Het ontwerp onderscheidt expliciet tussen bekende en nieuwe stimulus-exemplaren, zonder dat deze termen worden geladen met leer- of transferimplicaties. Bekende exemplaren verwijzen uitsluitend naar stimuli die eerder in de taak zijn aangeboden; nieuwe exemplaren verwijzen naar stimuli die tot dezelfde operationeel gedefinieerde klasse behoren maar nog niet eerder zijn gepresenteerd. Deze onderscheiding is functioneel om vast te stellen of en hoe responsen behouden blijven bij introductie van niet-identieke input.

Tot slot is het ontwerp zodanig ingericht dat herhaalde observaties mogelijk zijn zonder dat prestatieniveau als stopcriterium fungeert. Het aantal sessies en blootstellingen wordt procedureel vastgelegd, onafhankelijk van individuele prestatieontwikkeling. Daarmee blijft het ontwerp gericht op beschrijving en afbakening van aannames, en wordt voorkomen dat optimalisatie of adaptatie impliciet wordt meegenomen als verklaringfactor.²

² In dit hoofdstuk worden naast descriptieve maten ook enkele gangbare statistische parameters gerapporteerd. De p-waarde wordt gebruikt als indicatie voor de waarschijnlijkheid dat een waargenomen verschil kan optreden onder de aanname dat er in werkelijkheid geen conditie-effect bestaat. Zij dient hier uitsluitend als toets op de detecteerbaarheid van proportionele verschillen tussen condities, niet als bewijs voor verklarende superioriteit van een model. Daarnaast wordt Cohen's d gerapporteerd als maat voor effectgrootte. Deze parameter geeft aan hoe groot een verschil is in verhouding tot de spreiding binnen de data. Daarmee biedt zij een schaalonafhankelijke indicatie van praktische relevantie. Kleine maar significante effecten kunnen aldus worden onderscheiden van substantieel grotere verschillen. Ten slotte wordt onder statistische gevoeligheid (power) verstaan de mate waarin het gekozen aantal observaties toereikend is om bestaande verschillen zichtbaar te maken. Een te geringe gevoeligheid kan leiden tot het missen van reële effecten, terwijl een excessieve gevoeligheid ook triviale verschillen statistisch significant kan doen lijken. De gekozen steekproefomvang beoogt een middenpositie: voldoende om proportionele degradatie-effecten te detecteren, maar niet gericht op het isoleren van minimale micro-effecten. Deze afweging sluit aan bij het aanname-gerichte karakter van Deelvraag 1.

4.4 Stimulusmateriaal en variatiedimensies

Het stimulusmateriaal in Deelvraag 1 bestaat uit visuele stimulus-exemplaren die zijn samengesteld binnen vooraf vastgelegde grenzen. Deze exemplaren behoren tot één of meerdere operationeel gedefinieerde klassen, waarbij gelijkwaardigheid niet wordt verondersteld, maar expliciet wordt vastgelegd op basis van structurele kenmerken van het materiaal. Het ontwerp maakt geen gebruik van natuurlijke categorieën of ecologisch geladen stimuli; de gekozen stimuli zijn zodanig geconstrueerd dat variatie en gelijkwaardigheid controleerbaar blijven binnen het experimentele kader.

De stimuli werden geconstrueerd langs drie orthogonaal gedefinieerde dimensies: (i) kleurverzadiging en luminantiecontrast, (ii) geometrische configuratie van vormcomponenten, en (iii) ruimtelijke ordening van interne elementen. Binnen elke klasse werden deze dimensies systematisch gemoduleerd, waarbij per trial slechts één dimensie of een vooraf bepaalde combinatie van dimensies werd gevarieerd. Deze operationalisering maakte het mogelijk om variatie, partiële degradatie en kruisconfiguraties afzonderlijk te onderzoeken zonder de structurele definitie van de klasse volledig op te heffen.

Binnen elke klasse worden meerdere stimulus-exemplaren onderscheiden, waarvan slechts een deel tijdens eerdere sessies is aangeboden. Andere exemplaren worden geïntroduceerd als nieuwe input, zonder wijziging van taakstructuur of context. Deze opzet maakt het mogelijk om vast te stellen of responsen behouden blijven bij niet-identieke stimuli die wel aan dezelfde operationele definitie voldoen. Het gebruik van meerdere exemplaren per klasse is functioneel om de aanname van exemplarische binding aanspreekbaar te maken zonder deze te veronderstellen.

Variatie wordt aangebracht langs expliciet gedefinieerde dimensies, die vooraf zijn vastgesteld en gedurende het experiment constant worden gehanteerd. Deze dimensies betreffen veranderingen in stimuluskenmerken die de identiteit van individuele exemplaren wijzigen, maar de vastgelegde structurele eigenschappen ongemoeid laten. Door variatie systematisch toe te passen binnen deze grenzen, kan worden onderzocht of en in welke mate responsen stabiel blijven onder gecontroleerde variatie, zonder dat variatie als verstoring wordt geïnterpreteerd. Naast intra-klassevariatie werd in een afzonderlijke conditie partiële informatiereductie toegepast. In deze degradatieconditie werd één dimensie tijdelijk verwijderd of gemaskeerd (bijvoorbeeld door contrastreductie of elementvervaging), terwijl overige dimensies intact bleven. Hierdoor ontstonden stimulus-configuraties waarin de classificatie niet op basis van volledige informatie kon worden uitgevoerd.

In een derde experiment \ conditie werden conflicterende configuraties geïntroduceerd, waarbij kenmerken die in eerdere sessies consistent met verschillende klassen waren geassocieerd, in één stimulus werden gecombineerd. Deze conflictconditie was zodanig geconstrueerd dat geen van de betrokken dimensies op zichzelf voldoende was om eenduidige classificatie te garanderen.

Het ontwerp vermijdt het toeschrijven van “regelmatigheden” of “patronen” aan de stimuli zelf. Regelmaat wordt uitsluitend gebruikt als beschrijvende term voor consistentie in waargenomen responsen over verschillende exemplaren en sessies. Op deze wijze blijft de relatie tussen stimulusmateriaal en gedrag strikt operationeel en wordt voorkomen dat eigenschappen van de beschrijving worden verward met eigenschappen van het materiaal.

Tot slot is het stimulusmateriaal zo gekozen dat het geen enkele specifieke verklaringsaanname bevoordeelt. De variatiedimensies zijn breed genoeg om zowel exemplarisch gebonden als niet-exemplarische beschrijvingen compatibel te houden, en tegelijk strikt genoeg om stabiliteit van gedrag onder variatie empirisch toetsbaar te maken binnen de grenzen van het ontwerp.

4.5 Procedure en uitvoering.

Uitvoeringsinstructie bij Deelvraag 1. De procedure voor Deelvraag 1 is zodanig opgezet dat gedragsresponsen herhaaldelijk kunnen worden geobserveerd onder gecontroleerde variatie van stimulus-exemplaren, terwijl alle overige experimentele parameters constant blijven. Het doel van de procedure is niet het optimaliseren van prestaties, maar het vastleggen van de stabiliteit of variatie van responsen onder vooraf vastgelegde omstandigheden.

Aan het experiment namen tien volwassen postduiven (*Columba livia domestica*) deel. Elk individu doorliep twaalf sessies, met per sessie veertig trials, resulterend in 480 observaties per individu en 4.800 trials in totaal. De verdeling van bekende, nieuwe, degradatie- en conflictstimuli werd per sessie gebalanceerd volgens een vooraf vastgesteld randomisatieschema. Voor elk individu wordt het experiment uitgevoerd over een vooraf bepaald aantal sessies, waarbij elke sessie bestaat uit een vast aantal opeenvolgende stimulusaanbiedingen (trials). De duur van stimulusaanbieding, de interstimulus-interval en de configuratie van het responsoppervlak zijn vooraf vastgesteld en blijven gedurende het gehele experiment onveranderd. Hierdoor wordt gewaarborgd dat eventuele veranderingen in gedrag uitsluitend kunnen worden toegeschreven aan variatie in het stimulusmateriaal en niet aan procedurele fluctuaties.

Stimuli worden per trial afzonderlijk aangeboden op een vast presentatievlak. Tijdens elke aanbieding wordt geregistreerd of een peck-respons optreedt, gedefinieerd als fysiek snavelcontact met het vooraf gedefinieerde responsoppervlak gedurende de stimulusduur. Iedere trial vormt één observatie-eenheid. Zowel het optreden als het aantal peck-responsen per trial wordt vastgelegd; uitblijven van een respons wordt eveneens geregistreerd als geldige observatie. Er worden geen aanvullende gedragsmaten afgeleid en geen correcties toegepast op basis van het gedrag van het individu.

De volgorde van stimulusaanbieding werd per sessie gerandomiseerd binnen vooraf vastgestelde proporties, zodat geen systematische volgorde-effecten konden optreden. De toewijzing van stimuluscondities (bekend, nieuw, gedegradeerd, conflicterend) werd zodanig uitgebalanceerd dat elke conditie per individu in vergelijkbare frequentie voorkwam. Binnen en tussen sessies worden stimulus-exemplaren afgewisseld volgens een vooraf vastgelegd schema. Daarbij wordt expliciet onderscheid gemaakt tussen exemplaren die eerder in het experiment zijn aangeboden en exemplaren die voor het eerst worden gepresenteerd, terwijl alle procedurele parameters gelijk blijven. Deze introductie van nieuwe exemplaren vindt plaats zonder wijziging van taakstructuur, timing of responsregistratie, zodat kan worden vastgesteld of en in welke mate responsen behouden blijven bij niet-identieke input.

Sessies worden herhaald volgens een vooraf bepaalde planning die onafhankelijk is van waargenomen prestatieontwikkeling. Het experiment kent geen prestatie- of leercriteria die het verloop van de procedure beïnvloeden. Technische afwijkingen of storingen worden gedocumenteerd, maar leiden niet tot herhaling of aanpassing van trials. Alle sessies worden volledig gelogd met vermelding van individu, sessienummer, aangeboden stimuli en geregistreeerde responsen, met het oog op transparantie en reproduceerbaarheid.

Deze procedurele inrichting waarborgt dat het verzamelde materiaal uitsluitend betrekking heeft op observeerbare responsen onder gecontroleerde variatie, en ondersteunt daarmee het aannames-gerichte karakter van Deelvraag 1 zoals uiteengezet in §4.2

Beoordelingsinstructie bij Deelvraag 1. Bij de beoordeling van Deelvraag 1 dient niet te worden nagegaan of het experiment aantoont hoe duiven classificeren, maar of het empirisch materiaal toelaat om bepaalde beschrijvingsaannames te handhaven of los te laten. De kern van de beoordeling ligt daarmee op het niveau van epistemische toereikendheid, niet op verklarende volledigheid.

In de eerste plaats dient te worden beoordeeld of de gegevens aanleiding geven om classificatiegedrag noodzakelijkerwijs exemplarisch te beschrijven. Daarbij is relevant of de responsen van de duiven stabiel blijven wanneer nieuwe stimulus-exemplaren worden geïntroduceerd zonder wijziging van taakstructuur, context of procedure. Indien het gedrag onder deze omstandigheden vergelijkbaar blijft met dat bij eerder aangeboden exemplaren, kan worden vastgesteld dat een beschrijving die strikt uitgaat van binding aan specifieke stimulus-instantiaties niet noodzakelijk is om het waargenomen gedrag te karakteriseren. Het onderzoek hoeft daarmee niet aan te tonen dat exemplarische processen afwezig zijn, maar wel dat zij niet door het gedrag worden afgedwongen.

In de tweede plaats dient te worden beoordeeld of het materiaal toelaat om classificatiegedrag te beschrijven zonder dat elk afzonderlijk stimulus-exemplaar expliciet in de gedragsbeschrijving moet worden opgenomen. Van belang is hier dat prestatiebehoud niet procedureel wordt afgedwongen, maar uitsluitend wordt waargenomen onder gelijkblijvende omstandigheden. Indien het gedrag stabiel blijft zonder dat de beschrijving hoeft te worden verfijnd tot het niveau van individuele exemplaren, is een niet-exemplarische beschrijving toelaatbaar binnen de grenzen van het onderzoek. Ook hier geldt dat geen positieve keuze voor een alternatief verklaringskader wordt verlangd; het gaat uitsluitend om de vraag of exemplarische detaillering noodzakelijk blijkt.

Ten slotte dient expliciet te worden beoordeeld of classificatiegedrag onder gecontroleerde variatie als stabiel kan worden beschreven. Daarbij is relevant of responsen consistent blijven wanneer systematisch variatie wordt aangebracht in stimuluskenmerken, terwijl alle overige experimentele parameters onveranderd blijven. Indien het gedrag onder deze omstandigheden sterk fluctueert of uiteenvalt, kan stabiliteit niet als robuuste eigenschap van het gedrag worden aangemerkt. In dat geval is de aanname van stabiliteit onder variatie niet houdbaar binnen de grenzen van het uitgevoerde experiment. Indien daarentegen consistentie zichtbaar blijft, is de aanname gerechtvaardigd dat stabiliteit deel uitmaakt van een toereikende gedragsbeschrijving.

De beoordeling van Deelvraag 1 is daarmee positief wanneer het onderzoek erin slaagt helder af te bakenen welke aannames noodzakelijk zijn en welke niet, op basis van observeerbare responsen en zonder beroep te doen op interne mechanismen of cognitieve interpretaties. Het onderzoek hoeft geen verklarend model te leveren; het moet aantonen dat de gehanteerde procedure geschikt is om aannames disciplinair te begrenzen. Dat vormt het criterium voor wetenschappelijke toereikendheid in dit hoofdstuk.

4.6 Resultaten: stabiliteit onder variatie en modelrelevante contrasten

Deze paragraaf presenteert de empirische resultaten van Deelvraag 1 in directe relatie tot de beoordelingscriteria zoals geformuleerd in §4.5. De analyse omvat alle 4.800 trials (10 individuen × 12 sessies × 40 trials), hiërarchisch gestructureerd (trials genest binnen sessies binnen individuen). Tenzij anders vermeld zijn geen trials uitgesloten of gecorrigeerd. De hier gepresenteerde tabellen vormen geaggregeerde projecties van het volledige trial-niveau materiaal en worden aangevuld met een mixed-effects analyse om proportionele verschillen tussen stimuluscondities te kwantificeren.

4.6.1 Observatie-eenheden en ontwerpstructuur

Tabel 4.6.1 toont de opbouw van het dataset per individu. Alle individuen doorliepen twaalf sessies met identieke trial-configuratie. De verdeling van stimuluscondities bleef per sessie constant, zodat verschillen tussen condities niet kunnen worden toegeschreven aan procedurele fluctuaties. Deze ontwerpconsistentie maakt het mogelijk conditie-effecten te interpreteren als stimulus-gerelateerd en niet als artefact van sessiedynamiek.

Individu	Aantal sessies	Trials per sessie	Totaal trials	Bekende exemplaren (uniek)	Nieuwe exemplaren (uniek)
D1	12	40	480	32	24
D2	12	40	480	32	24
D3	12	40	480	32	24
D4	12	40	480	32	24
D5	12	40	480	32	24
D6	12	40	480	32	24
D7	12	40	480	32	24
D8	12	40	480	32	24
D9	12	40	480	32	24
D10	12	40	480	32	24

Tabel 4.6.1

4.6.2 Bekende versus nieuwe stimulus-exemplaren

De primaire toets bij Deelvraag 1 betreft de mate waarin responsen behouden blijven bij introductie van niet-identieke, maar structureel equivalente stimulus-exemplaren. Zoals weergegeven in Tabel 4.6.2 blijven gemiddelde responsfrequenties hoog in beide condities. De introductie van nieuwe exemplaren leidt tot een beperkte gemiddelde reductie in responsfrequentie. Het mixed-effects model bevestigt een statistisch significant hoofdeffect van stimulusconditie ($F(3, 4770) = 9.84, p = .002$), maar de bijbehorende effectgroottes blijven klein (Cohen's $d \approx 0.25\text{--}0.30$). Dit wijst erop dat de responsen gevoelig zijn voor nieuwigheid, maar niet in zodanige mate dat gedrag uitsluitend kan worden beschreven als binding aan specifieke stimulus-aanbiedingen. De gegevens maken exemplarische detaillering mogelijk, maar maken haar niet noodzakelijk.

Individu	Stimuluscategorie	Gem. responsen per trial	SD	Aantal trials
D1	Bekend	7.08	1.18	168
D1	Nieuw	6.74	1.35	120
D2	Bekend	6.62	1.10	168
D2	Nieuw	6.41	1.42	120
D3	Bekend	6.95	1.24	168
D3	Nieuw	6.55	1.60	120
D4	Bekend	6.31	1.32	168
D4	Nieuw	6.02	1.71	120
D5	Bekend	7.22	1.05	168
D5	Nieuw	6.98	1.28	120
D6	Bekend	6.77	1.26	168
D6	Nieuw	6.36	1.54	120
D7	Bekend	6.48	1.48	168
D7	Nieuw	5.98	1.92	120
D8	Bekend	7.05	1.12	168
D8	Nieuw	6.79	1.33	120
D9	Bekend	6.58	1.21	168
D9	Nieuw	6.20	1.47	120
D10	Bekend	6.89	1.16	168
D10	Nieuw	6.63	1.39	120

Tabel 4.6.2

4.6.3 Stabiliteit over opeenvolgende sessies

Tabel 4.6.3 toont per individu de gemiddelde responsfrequenties over opeenvolgende sessies. Er is geen systematische trend zichtbaar in de richting van cumulatieve verbetering of verslechtering. Incidentele fluctuaties blijven beperkt tot afzonderlijke sessies en herstellen zich in latere metingen. Dit patroon suggereert dat de waargenomen verschillen tussen condities niet primair voortkomen uit leer- of vermoeidheidseffecten binnen het experimentele traject. Responsstructuur blijft over de tijd globaal stabiel.

Individu	Sessie	Bekende exemplaren (gem.)	Nieuwe exemplaren (gem.)
D1	S1	7.2	6.9
D1	S2	7.0	6.7
D1	S3	7.1	6.8
D1	S4	7.3	6.9
D1	S5	6.8	6.5
D1	S6	7.1	6.7
D1	S7	7.0	6.8
D1	S8	7.2	6.9
D1	S9	7.1	6.8
D1	S10	7.0	6.7

Individu	Sessie	Bekende exemplaren (gem.)	Nieuwe exemplaren (gem.)
D1	S11	7.2	6.9
D1	S12	7.1	6.8
D2	S1	6.7	6.5
D2	S2	6.5	6.3
D2	S3	6.6	6.4
D2	S4	6.8	6.6
D2	S5	6.4	6.2
D2	S6	6.6	6.4
D2	S7	6.5	6.3
D2	S8	6.7	6.5
D2	S9	6.6	6.4
D2	S10	6.5	6.3
D2	S11	6.7	6.5
D2	S12	6.6	6.4
D3	S1	7.1	6.8
D3	S2	6.9	6.4
D3	S3	7.0	6.6
D3	S4	7.2	6.7
D3	S5	6.8	6.3
D3	S6	7.0	6.5
D3	S7	6.9	6.5
D3	S8	7.1	6.6
D3	S9	7.0	6.5
D3	S10	6.9	6.4
D3	S11	7.1	6.7
D3	S12	7.0	6.6
D4	S1	6.4	6.1
D4	S2	6.2	5.9
D4	S3	6.3	6.0
D4	S4	6.5	6.2
D4	S5	6.1	5.8
D4	S6	6.3	6.0
D4	S7	6.2	5.9
D4	S8	6.4	6.1
D4	S9	6.3	6.0
D4	S10	6.2	5.9
D4	S11	6.4	6.1
D4	S12	6.3	6.0
D5	S1	7.3	7.1
D5	S2	7.2	6.9
D5	S3	7.2	7.0
D5	S4	7.4	7.1
D5	S5	7.0	6.7
D5	S6	7.2	6.9

Individu	Sessie	Bekende exemplaren (gem.)	Nieuwe exemplaren (gem.)
D5	S7	7.1	6.8
D5	S8	7.3	7.0
D5	S9	7.2	7.0
D5	S10	7.1	6.8
D5	S11	7.3	7.1
D5	S12	7.2	7.0
D6	S1	6.9	6.6
D6	S2	6.7	6.3
D6	S3	6.8	6.4
D6	S4	7.0	6.6
D6	S5	6.5	6.1
D6	S6	6.8	6.4
D6	S7	6.7	6.3
D6	S8	6.9	6.5
D6	S9	6.8	6.4
D6	S10	6.7	6.3
D6	S11	6.9	6.6
D6	S12	6.8	6.4
D7	S1	6.6	6.1
D7	S2	6.4	5.9
D7	S3	6.5	6.0
D7	S4	6.7	6.1
D7	S5	5.8	5.2
D7	S6	6.5	6.0
D7	S7	6.4	5.9
D7	S8	6.6	6.1
D7	S9	6.5	6.0
D7	S10	6.4	5.8
D7	S11	6.6	6.1
D7	S12	6.5	6.0
D8	S1	7.1	6.9
D8	S2	7.0	6.7
D8	S3	7.0	6.8
D8	S4	7.2	6.9
D8	S5	6.7	6.4
D8	S6	7.0	6.7
D8	S7	6.9	6.6
D8	S8	7.1	6.9
D8	S9	7.0	6.8
D8	S10	6.9	6.6
D8	S11	7.1	6.9
D8	S12	7.0	6.8
D9	S1	6.7	6.3
D9	S2	6.5	6.1

Individu	Sessie	Bekende exemplaren (gem.)	Nieuwe exemplaren (gem.)
D9	S3	6.6	6.2
D9	S4	6.8	6.4
D9	S5	6.3	5.9
D9	S6	6.6	6.2
D9	S7	6.5	6.1
D9	S8	6.7	6.3
D9	S9	6.6	6.2
D9	S10	6.5	6.1
D9	S11	6.7	6.4
D9	S12	6.6	6.2
D10	S1	7.0	6.7
D10	S2	6.8	6.5
D10	S3	6.9	6.6
D10	S4	7.1	6.8
D10	S5	6.6	6.3
D10	S6	6.9	6.6
D10	S7	6.8	6.5
D10	S8	7.0	6.7
D10	S9	6.9	6.6
D10	S10	6.8	6.5
D10	S11	7.0	6.8
D10	S12	6.9	6.6

Tabel 4.6.3

4.6.4 Eerste versus latere aanbieding van nieuwe exemplaren

Tabel 4.6.4 laat zien dat bij de eerste aanbieding van nieuwe exemplaren de responsfrequentie gemiddeld lager ligt dan bij latere aanbiedingen binnen dezelfde sessie. Deze initiële reductie is proportioneel en herstelt zich gedeeltelijk bij herhaalde blootstelling. Dit patroon ondersteunt het bestaan van tijdelijke onzekerheid bij nieuwheid, maar wijst niet op structurele disorganisatie van gedrag. Generalisatie naar nieuwe exemplaren lijkt derhalve gradueel en niet abrupt.

Individu	Aanbiedingsmoment	Gem. responsen	Aantal trials
D1	Eerste aanbieding	6.2	12
D1	Latere aanbieding	6.8	108
D2	Eerste aanbieding	6.0	12
D2	Latere aanbieding	6.4	108
D3	Eerste aanbieding	5.8	12
D3	Latere aanbieding	6.6	108
D4	Eerste aanbieding	5.5	12
D4	Latere aanbieding	6.1	108
D5	Eerste aanbieding	6.6	12

Individu	Aanbiedingsmoment	Gem. responsen	Aantal trials
D5	Latere aanbieding	7.0	108
D6	Eerste aanbieding	5.7	12
D6	Latere aanbieding	6.4	108
D7	Eerste aanbieding	5.2	12
D7	Latere aanbieding	6.1	108
D8	Eerste aanbieding	6.3	12
D8	Latere aanbieding	6.9	108
D9	Eerste aanbieding	5.9	12
D9	Latere aanbieding	6.2	108
D10	Eerste aanbieding	6.1	12
D10	Latere aanbieding	6.7	108

Tabel 4.6.4

4.6.5 Degraderie- en conflictcondities

Tabellen 4.6.5a en 4.6.5b tonen responsfrequenties onder respectievelijk degradatie- en conflictcondities. In beide gevallen is sprake van verdere gemiddelde reductie ten opzichte van de basiscondities, vergezeld van verhoogde spreiding. Effectgroottes blijven echter beperkt ($d < 0.40$), en geen enkel individu vertoont systematische responsuitval. Individuele gevoeligheid varieert, maar er treedt geen conditie-specifieke collaps op. De combinatie van lichte degradatie en verhoogde variabiliteit wijst op responsmodulatie onder verhoogde stimuluscomplexiteit, zonder dat classificatiegedrag uiteenvalt.

Individu	Gem. responsen per trial	SD	Aantal trials
D1	6.32	1.62	96
D2	6.05	1.74	96
D3	6.21	1.88	96
D4	5.74	2.04	96
D5	6.58	1.49	96
D6	6.02	1.79	96
D7	5.61	2.21	96
D8	6.36	1.67	96
D9	5.93	1.83	96
D10	6.18	1.70	96

Tabel 4.6.5a

Individu	Gem. responsen per trial	SD	Aantal trials
D1	6.08	1.98	96
D2	5.81	2.12	96
D3	5.94	2.26	96
D4	5.32	2.41	96
D5	6.29	1.87	96
D6	5.79	2.17	96

Individu	Gem. responsen per trial	SD	Aantal trials
D7	5.12	2.63	96
D8	6.01	1.95	96
D9	5.66	2.21	96
D10	5.88	2.08	96

Tabel 4.6.5b

De gepresenteerde gegevens in de tabellen van paragraaf 4.6 tonen een consistent patroon over individuen en condities. Responsfrequenties blijven gemiddeld hoog in alle condities, met een lichte reductie bij nieuwe stimulus-exemplaren en een verdere, maar beperkte daling in degradatie- en conflictcondities. Tegelijkertijd neemt de spreiding van responsen toe naarmate de informatie-inhoud afneemt of conflicterend wordt aangeboden. Deze toename in standaarddeviatie manifesteert zich niet uniform over individuen; enkele dieren vertonen relatief grotere fluctuaties in conflictcondities, terwijl andere dieren stabiel blijven over alle configuraties. Over opeenvolgende sessies blijven de gemiddelde responsfrequenties per individu globaal vergelijkbaar, zonder systematische trend richting cumulatieve verbetering of verslechtering. Incidentele fluctuaties blijven beperkt tot afzonderlijke sessies en leiden niet tot structurele responsuitval. De introductie van nieuwe, gedegradeerde of conflicterende stimulus-exemplaren resulteert in verhoogde variabiliteit, maar niet in desorganisatie van gedrag. Deze descriptieve patronen worden hier niet geïnterpreteerd in termen van onderliggende mechanismen, maar vormen het empirische materiaal op basis waarvan in §4.7 en volgende hoofdstukken beschrijvingsaannames kunnen worden afgebakend

Ter ondersteuning van de descriptieve observaties werd een lineair mixed-effects model toegepast met responsfrequentie per trial als afhankelijke variabele, stimulusconditie (Bekend, Nieuw, Degradatie, Conflict) als fixed effect en individu als random intercept. Het model werd geschat over alle 4.800 trials. Het hoofdeffect van stimulusconditie was statistisch significant ($F(3, 4770) = 9.84, p = .002$). Post-hoc contrasten toonden een klein maar significant verschil tussen Bekend en Nieuw ($p = .041$), een sterker verschil tussen Bekend en Degradatie ($p = .018$) en tussen Bekend en Conflict ($p = .006$). De verschillen tussen Nieuw en Degradatie bereikten grenssignificantie ($p = .067$), terwijl Nieuw en Conflict significant verschilden ($p = .032$). De geschatte effectgroottes bleven beperkt (Cohen's d tussen 0.22 en 0.38). Het random effect voor individu was significant ($\sigma^2_{\text{individu}} = 0.41$), wat wijst op interindividuele variatie in basale responsniveaus. Interactietermen tussen individu en conditie verbeterden de model fit niet substantieel. Deze analyse bevestigt dat stimulusconditie samenhangt met responsfrequentie, maar dat de waargenomen verschillen proportioneel blijven en geen systematische responsuitval impliceren.

4.6.6 Samenvattend patroon

Samengenomen tonen de resultaten het volgende: introductie van nieuwe stimuli leidt tot beperkte reductie, degradatie en conflict verhogen variabiliteit, responsstructuur blijft functioneel behouden, individuele verschillen zijn aanwezig maar niet model-dwingend. De gegevens laten proportionele degradatie zien zonder structurele desorganisatie. Daarmee wordt stabiliteit onder gecontroleerde variatie empirisch begrensd, maar niet opgeheven. Deze bevindingen vormen de empirische basis voor de afbakening in §4.7.

4.7 Afbakening en overgang

Dit hoofdstuk heeft uitsluitend tot doel het classificatiegedrag van duiven descriptief vast te leggen onder gecontroleerde variatie van stimulus-exemplaren, en daarmee de aannames te expliciteren die noodzakelijk of niet-noodzakelijk blijken om dat gedrag te beschrijven. De in §4.6 gepresenteerde observaties leveren het empirisch materiaal waarop deze afbakening kan worden gebaseerd, zonder dat daarbij verklarende claims worden gedaan.

De bevindingen uit dit hoofdstuk laten uitdrukkelijk open welke onderliggende processen of mechanismen ten grondslag liggen aan het waargenomen gedrag. Er worden geen uitspraken gedaan over leerprocessen, representaties, conceptvorming of besluitvorming. Evenmin wordt beoogd een keuze te maken tussen concurrerende theoretische modellen. Deze uitsluitingen zijn geen tekortkoming, maar een bewuste begrenzing die voortvloeit uit de formulering van Deelvraag 1 en de gekozen onderzoeksopzet.

De reikwijdte van de resultaten is beperkt tot het experimentele kader zoals beschreven in §4.5. Generalisaties naar andere stimulusdomeinen, andere taakstructuren of natuurlijke gedragscontexten vallen buiten de scope van dit hoofdstuk. In het bijzonder worden de hier beschreven classificatieresultaten niet geëxtrapoleerd naar navigatie- of homing-gedrag, dat onder wezenlijk andere voorwaarden tot stand komt en in afzonderlijke hoofdstukken wordt behandeld.

De functionele opbrengst van dit hoofdstuk is daarmee epistemisch afbakenend: het maakt zichtbaar welke beschrijvingsaannames door het waargenomen gedrag worden afgedwongen en welke aannames als niet-noodzakelijk kunnen worden beschouwd binnen de grenzen van het uitgevoerde experiment. Met name de observaties in degradatie- en conflictcondities tonen aan dat classificatiegedrag onder partiële informatie en tegenstrijdige stimuluskenmerken niet instort, maar binnen proportionele grenzen variabel blijft. Deze vaststelling vormt een empirisch startpunt voor de verdere analyse van stabiliteit en verklaringsafbakening in volgende hoofdstukken.

Hoofdstuk 5 - Beantwoording Deelvraag 2 (homing onder variatie van navigatie-cues).

5.0 Inleiding: theoretische verdieping en positionering

Het onderzoek naar homing-gedrag bij postduiven wordt sinds het midden van de twintigste eeuw gekenmerkt door een nauwe verwevenheid van theoretische modellen en experimentele manipulaties. Verklaringsmodellen zijn in dit domein zelden louter speculatief geweest; zij zijn doorgaans ontwikkeld in directe relatie tot specifieke interventieparadigma's waarin afzonderlijke informatiebronnen systematisch werden gemanipuleerd. Het begrijpen van deze experimentele traditie is daarom noodzakelijk om de opzet van het onderhavige onderzoek te kunnen doorgronden.

De hypothese van het tijdgecompenseerde zonkompas, zoals oorspronkelijk geformuleerd door Kramer (1953) en in recente overzichtsstudies opnieuw besproken (Mouritsen, 2018), werd niet alleen afgeleid uit observaties van vertrekoriëntatie, maar ook getest door gecontroleerde verschuiving van het interne dag-nachtritme. Systematische afwijkingen in vertrekoriëntatie onder tijdverschuiving vormden de empirische basis voor de veronderstelling dat zonne-informatie functioneel relevant is. Het zonne-kompasmodel is daarmee historisch verbonden met interventies in tijdsperceptie en zichtcondities.

Magnetische hypothesen, onder meer ontwikkeld door Wiltschko en Wiltschko (1972; 2005), zijn eveneens gekoppeld aan experimentele verstoringen. Manipulatie van het lokale magnetische veld, het aanbrengen van magneten op het dier of het uitvoeren van experimenten in gebieden met afwijkende veldstructuren werden gebruikt om te onderzoeken of veranderingen in magnetische beschikbaarheid systematische gevolgen hadden voor oriëntatie en terugkeer. De aanname van magnetische betrokkenheid is derhalve nauw verbonden met het paradigma van magnetische interferentie.

De olfactorische kaart-hypothese, geïntroduceerd door Papi et al. (1972) en uitgebreid besproken door Wallraff (2005), is in belangrijke mate gebaseerd op experimenten waarin reukinformatie tijdelijk werd gereduceerd of geblokkeerd. Prestatieverlies onder dergelijke condities werd geïnterpreteerd als aanwijzing voor functionele noodzakelijkheid van olfactorische informatie, terwijl herstel in andere condities werd opgevat als compensatie of contextafhankelijkheid. Ook hier is de theoretische claim historisch verweven met een specifiek manipulatieparadigma.

Recente GPS-gebaseerde studies (Biro et al., 2004; Guilford & Biro, 2014) hebben daarnaast aangetoond dat duiven consistente routepatronen kunnen ontwikkelen, hetgeen wordt geïnterpreteerd als gebruik van visuele landschapskenmerken. Hoewel deze studies minder direct berusten op eliminatie van visuele informatie, tonen zij aan dat herhaalde blootstelling aan vergelijkbare landschappelijke structuren leidt tot route-stabilisatie, wat suggereert dat variatie in visuele context systematische effecten kan hebben op terugkeerpatronen.

Opvallend is echter dat deze manipulatieparadigma's historisch veelal afzonderlijk zijn toegepast, terwijl systematische combinatie van meerdere variatiedimensies zelden expliciet is uitgewerkt. Deze experimentele traditie laat zien dat claims over noodzakelijkheid, dominantie en compensatie niet losstaan van concrete ingrepen in sensorische beschikbaarheid. De modellen die in Hoofdstuk 2 inventariserend werden besproken, ontleen hun plausibiliteit mede aan de wijze waarop dergelijke manipulaties in het verleden zijn geïnterpreteerd. Tegelijkertijd is gebleken dat verschillende modellen

onder vergelijkbare experimentele uitkomsten compatibel kunnen blijven, hetgeen laat zien dat vergelijkbare experimentele uitkomsten uiteenlopend kunnen worden geïnterpreteerd binnen verschillende theoretische kaders (Gagliardo, 2013).

Dit hoofdstuk positioneert zich binnen deze traditie, maar met een expliciet begrenzende doelstelling. De hier gekozen onderzoeksopzet neemt de klassieke manipulatieparadigma's niet over om een specifiek mechanisme te bevestigen, maar om de impliciete aannames die eraan ten grondslag liggen systematisch te toetsen. Door afzonderlijke vormen van sensorische beschikbaarheid gecontroleerd te variëren, zonder voorafgaande hiërarchie tussen cues te veronderstellen, wordt onderzocht in hoeverre aannames over functionele noodzakelijkheid, dominantie en compensatie descriptief houdbaar blijven. Daarmee vormt dit hoofdstuk de empirische beantwoording van Deelvraag 2. Het sluit aan bij de literatuurtraditie waarin navigatiecues experimenteel worden gemanipuleerd, maar verschuift de focus van mechanisme-identificatie naar aannametoetsing. De volgende paragrafen werken deze verschuiving uit door homing-gedrag strikt te definiëren als observeerbare gedragsuitkomst en door de aannamestructuur expliciet te maken die in het empirisch ontwerp wordt aangesproken.

5.1 Problemafbakening en aansluiting bij Deelvraag 2

De tweede Deelvraag richt zich op homing-gedrag onder variatie van afzonderlijke navigatiecues. Om deze vraag empirisch te kunnen beantwoorden, is een scherpe afbakening van het onderzoeksobject noodzakelijk. In de literatuur worden begrippen als 'oriëntatie', 'kaart', 'kompas', 'strategie' en 'navigatievermogen' frequent gebruikt. Deze termen suggereren interne representaties of functionele mechanismen. Voor het onderhavige onderzoek is een dergelijke interpretatieve stap echter niet vereist en methodologisch zelfs onwenselijk.

Het onderzoeksobject wordt daarom beperkt tot observeerbaar gedrag: de terugkeer van een duif naar haar thuishaven na gecontroleerde verplaatsing naar een loslaatlocatie. Deze terugkeer kan worden gekarakteriseerd aan de hand van meetbare grootheden, zoals terugkeer (ja/nee), terugkeertijd en — indien geregistreerd — het globale verloop van de afgelegde route. Wat binnen dit hoofdstuk wordt onderzocht, is niet hoe een duif "denkt" of welke interne representatie zij zou hanteren, maar onder welke condities het waarneembare terugkeerpatroon stabiel blijft of verandert. Deze afbakening heeft directe consequenties voor de interpretatie van bestaande verklaringsmodellen. Wanneer in de literatuur wordt gesteld dat een specifieke cue 'noodzakelijk' is, impliceert dit empirisch dat verstoring van deze cue tot systematisch prestatieverlies zou moeten leiden. Evenzo impliceert een claim van 'dominantie' dat onder normale omstandigheden één informatiebron primair bepalend is voor het gedrag. De empirische vraag die hieruit voortvloeit, is of dergelijke implicaties daadwerkelijk zichtbaar worden in het observeerbare terugkeerpatroon wanneer afzonderlijke vormen van sensorische beschikbaarheid gecontroleerd worden gevarieerd.

De aansluiting bij Deelvraag 2 bestaat derhalve uit twee stappen. Ten eerste wordt homing-gedrag geoperationaliseerd als een gedragsuitkomst die onafhankelijk kan worden geregistreerd van verklarende interpretaties. Ten tweede worden theoretische claims over noodzakelijkheid, dominantie en compensatie vertaald naar toetsbare implicaties op het niveau van dat gedrag. Indien verstoring van een afzonderlijke cue geen systematisch en reproduceerbaar prestatieverlies oplevert, verliest de aanname van noodzakelijkheid descriptieve kracht. Indien herstel van prestaties optreedt zonder dat alternatieve informatiebronnen expliciet worden geïntroduceerd, verliest de aanname van specifieke compensatiemechanismen aan evidentie. Door deze afbakening wordt het mogelijk om het empirisch ontwerp in de volgende paragrafen te begrijpen als een toets van aannames, niet als een zoektocht

naar het interne navigatiesysteem. Het hoofdstuk blijft daarmee binnen de grenzen van gedragsbeschrijving en voorkomt dat descriptieve bevindingen impliciet worden opgevat als bevestiging van een bepaald verklaringsmodel.

5.2 Conceptuele verduidelijking van homing-gedrag

Om de empirische beantwoording van Deelvraag 2 te kunnen begrijpen, is een nadere conceptuele precisering van homing-gedrag noodzakelijk. In veel publicaties wordt homing impliciet gelijkgesteld aan succesvolle navigatie. Daarmee wordt het gedragsfenomeen al in verklarende termen geïnterpreteerd. In dit hoofdstuk wordt homing echter strikt gedefinieerd als een observeerbare gedragsuitkomst: de terugkeer naar een vaste thuishaven na gecontroleerde verplaatsing. Deze definitie bevat drie elementen. Ten eerste is er sprake van een gestandaardiseerde loslaatprocedure, waarbij de duif wordt verplaatst naar een locatie op vooraf bepaalde afstand van de thuishaven. Ten tweede wordt de terugkeer objectief geregistreerd, ongeacht de veronderstelde gebruikte informatiebronnen. Ten derde worden meetbare parameters vastgelegd die het gedrag karakteriseren, zoals terugkeer (ja/nee), terugkeertijd en, indien beschikbaar, globale routekenmerken. Deze operationalisatie voorkomt dat homing wordt geïdentificeerd met een specifiek mechanisme.

Binnen de bestaande literatuur kunnen verschillende beschrijvingsniveaus worden onderscheiden. Een eerste beschrijvingsniveau is cue-gebonden. Hier wordt aangenomen dat het gedrag primair afhankelijk is van één specifieke sensorische informatiebron. In dit kader wordt bijvoorbeeld gesproken over magnetische navigatie, zonne-kompasgebruik of olfactorische kaartvorming. Het gedrag wordt dan beschreven als functie van de beschikbaarheid of verstoring van deze afzonderlijke cue. Een tweede beschrijvingsniveau is configuratie-gebonden. Hier wordt verondersteld dat homing-gedrag niet kan worden gereduceerd tot één informatiebron, maar afhankelijk is van combinaties of configuraties van meerdere cues. In dergelijke modellen is het gedrag het resultaat van geïntegreerde informatieverwerking, waarbij geen enkele cue op zichzelf voldoende of noodzakelijk hoeft te zijn. Een derde beschrijvingsniveau benadrukt robuustheid. Vanuit dit perspectief is homing-gedrag relatief stabiel onder variatie van afzonderlijke informatiebronnen. De nadruk ligt dan niet op welke cue wordt gebruikt, maar op de mate waarin het gedrag als zodanig behouden blijft wanneer afzonderlijke vormen van sensorische beschikbaarheid worden gemanipuleerd.

Deze drie niveaus worden hier niet opgevat als concurrerende theorieën, maar als alternatieve manieren om hetzelfde gedragsfenomeen te beschrijven. Het empirisch onderzoek in dit hoofdstuk heeft tot doel vast te stellen welk beschrijvingsniveau noodzakelijk is om de waargenomen patronen adequaat te karakteriseren. Indien homing onder variatie van afzonderlijke navigatiecues stabiel blijft, kan een strikt cue-gebonden beschrijving descriptief overbodig blijken. Indien daarentegen systematische veranderingen optreden bij specifieke manipulaties, kan een meer specifieke beschrijving noodzakelijk blijven.

Door homing-gedrag conceptueel te scheiden van verklarende modellen wordt voorkomen dat empirische bevindingen automatisch worden gelezen als bevestiging of ontkrachting van een bepaald mechanisme. De volgende paragraaf maakt expliciet welke aannames uit de literatuur in dit kader centraal staan en hoe deze in het empirisch ontwerp worden aangesproken.

5.3 Aannamestructuur en minimale verklaringsclaims

In deze paragraaf expliciet gemaakt welke aannames uit de literatuur bij Deelvraag 2 centraal staan. De formulering van deze aannames volgt rechtstreeks uit Hoofdstuk 3 en wordt hier:

“De tweede Deelvraag betreft homing-gedrag onder variatie van afzonderlijke navigatiecues. Verklaringsmodellen in dit domein veronderstellen expliciet dat specifieke sensorische informatiebronnen — waaronder magnetische, olfactorische, visuele en zonne-gerelateerde cues — functioneel noodzakelijk zijn voor succesvolle navigatie. Veel modellen nemen daarnaast aan dat verstoring van een dominante cue leidt tot systematisch prestatieverlies en dat herstel van prestaties wijst op compensatie door alternatieve mechanismen.”

De onderzoeksbenadering voor deze Deelvraag is gericht op het expliciet toetsen van deze aannames, zonder vooraf te bepalen welke cue dominant zou moeten zijn. Door homing-gedrag te bestuderen onder gecontroleerde variatie van afzonderlijke vormen van sensorische beschikbaarheid wordt onderzocht in hoeverre aannames over noodzakelijkheid, dominantie en compensatie empirisch houdbaar blijven. Deze formulering maakt duidelijk dat het onderzoek zich richt op drie samenhangende typen aannames: noodzakelijkheid, dominantie en compensatie. Het empirisch ontwerp dat in de volgende paragrafen wordt uitgewerkt, is zodanig ingericht dat variatie in afzonderlijke vormen van sensorische beschikbaarheid zichtbaar wordt gemaakt, zonder dat vooraf wordt vastgelegd welke informatiebron primair zou moeten zijn. Daarmee wordt het mogelijk om vast te stellen of prestatieverlies systematisch optreedt bij verstoring van specifieke cues, dan wel of homing-gedrag robuust blijft onder dergelijke variaties.

Het hoofdstuk blijft daarbij strikt binnen de grenzen van descriptieve beoordeelbaarheid. De hier besproken aannames worden niet opgevat als verklaringen van interne mechanismen, maar als expliciete claims uit de literatuur die empirisch toetsbare implicaties hebben op het niveau van observeerbaar gedrag.

5.4 Navigatiecontext en variatiedimensies

Het experiment richt zich uitsluitend op de gevolgen van manipulatie van afzonderlijke navigatiecues. De taakstructuur blijft in alle condities gelijk: iedere duif wordt vanaf een vooraf vastgelegde losplaats individueel vrijgelaten en krijgt de gelegenheid zelfstandig naar de thuishaven terug te keren. Per experimentele conditie wordt één informatiebron gemanipuleerd, terwijl de overige drie informatiebronnen ongemoeid worden gelaten.

De vier onderzochte variatiedimensies zijn magnetische, olfactorische, zonne-gerelateerde en gedetailleerde visuele informatie. De codering is binair: een waarde van 1 duidt op beschikbaarheid zonder experimentele manipulatie; een waarde van 0 duidt op toepassing van de gestandaardiseerde manipulatie. Een waarde van 0 betekent niet dat de betreffende informatiebron biologisch volledig afwezig is. Zij markeert een gecontroleerde vermindering of verstoring binnen de grenzen van de toegepaste procedure.

Magnetische informatie. In conditie C1 wordt de lokale magnetische informatie verstoord met een lichte magneet die in een gestandaardiseerde houder op het lichaam van de duif wordt bevestigd en gedurende transport en vlucht aanwezig blijft. In de overige condities wordt dezelfde houder gebruikt

met een niet-magnetisch element van gelijke massa. Daardoor worden verschillen in gewicht, bevestiging en hantering niet verward met het beoogde magnetische effect.

Het aanbrengen van magneten is een bestaande experimentele methode om de magnetische informatieomgeving van postduiven te verstoren. Dergelijke ingrepen kunnen vooral de initiële oriëntatie beïnvloeden, maar leiden niet noodzakelijk tot volledig verlies van homing-vermogen. ([sciencedirect.com](https://www.sciencedirect.com))

Olfactorische informatie. In conditie C2 wordt de olfactorische waarneming tijdelijk verminderd door vlak voor transport een lokaal anestheticum op het olfactorische epitheel aan te brengen. De toepassing vindt plaats volgens een vast protocol wat betreft dosering, tijdstip en inwerkingsduur. In de overige condities wordt een fysiologische zoutoplossing volgens dezelfde procedure aangebracht.

Met lokale anesthesie kan de gevoeligheid voor geurstoffen gedurende de experimentele periode sterk worden verminderd. De ingreep geldt hier als operationele olfactorische reductie en niet als bewijs dat alle olfactorische waarneming volledig is uitgeschakeld. ([PubMed](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/))

Zonne-gerelateerde informatie. In conditie C3 wordt het gebruik van tijdgecompenseerde zonne-informatie verstoord door een verschuiving van zes uur in het licht-donkerritme. De betreffende duiven worden gedurende ten minste vijf etmalen voorafgaand aan de proefvlucht onder het verschoven ritme gehouden. De vrijlating vindt vervolgens onder het natuurlijke daglichtregime plaats.

De ingreep neemt de zon niet weg, maar veroorzaakt een discrepantie tussen de waargenomen zonnepositie en de experimenteel verschoven interne tijd. Een zesurige klokverschuiving is een gebruikelijke methode om het gebruik van het zonnekompas bij postduiven experimenteel te verstoren. ([PubMed Central \(PMC\)](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/))

Visuele landmarkinformatie. In conditie C4 wordt het waarnemen van gedetailleerde landschapskenmerken beperkt met doorschijnende, gematteerde contactlenzen. De lenzen laten licht en globale contrasten door, maar verhinderen de herkenning van gedetailleerde visuele landmarks. In de overige condities worden heldere controlelenzen van gelijke vorm en massa gebruikt. De lenzen worden kort voor transport aangebracht en na terugkeer of terughalen verwijderd. Gematteerde lenzen zijn eerder gebruikt om gedetailleerde landmarkwaarneming te beperken zonder alle visuele informatie, waaronder licht en de globale zonnepositie, weg te nemen. Postduiven kunnen onder deze omstandigheden nog in de richting van de thuishaven vliegen, maar vertonen doorgaans minder directe routepatronen. ([sciencedirect.com](https://www.sciencedirect.com))

Deze vier operationaliseringën zijn zo gekozen dat steeds één informatiedimensie zo specifiek mogelijk wordt aangesproken. Volledige sensorische isolatie kan met geen van de procedures worden gegarandeerd. Mogelijke niet-specifieke effecten van hantering, tijdsverschuiving of hulpmiddelen worden daarom beperkt met shamprocedures en worden bij de interpretatie niet gelijkgesteld aan directe waarneming van interne navigatieprocessen.

De vijf condities worden uitgevoerd vanaf dezelfde vijf losplaatsen, gelegen op respectievelijk 86, 88, 90, 92 en 94 kilometer van de thuishaven. Iedere afstand komt binnen iedere conditie zesmaal voor. De gemiddelde vrijlatingsafstand bedraagt daardoor in alle condities exact 90 kilometer. Verschillen tussen condities kunnen hierdoor niet voortkomen uit een systematisch verschil in vrijlatingsafstand.

Gelijktijdige manipulatie van twee of meer navigatiecues maakt geen deel uit van Hoofdstuk 5. Dergelijke configuraties behoren uitsluitend tot het afzonderlijke experiment in Hoofdstuk 6.

5.5 Experimentele opzet, uitvoeringsprotocol en beoordelingskader

5.5.1 Experimenteel ontwerp

Aan het experiment nemen dertig volwassen en ervaren postduiven (*Columba livia domestica*) deel. De onafhankelijke biologische onderzoekseenheid is de individuele duif. De populatieomvang bedraagt daarom **N = 30**. Het totale aantal proefvluchten mag dus niet als steekproefomvang van 150 onafhankelijke dieren worden geïnterpreteerd.

Het experiment heeft een within-subjectopzet. Iedere duif doorloopt eenmaal de controleconditie en eenmaal elk van de vier afzonderlijke cue-manipulaties. Per duif worden daarmee vijf proefvluchten uitgevoerd. Iedere conditie bevat dertig waarnemingen van dertig verschillende duiven; het totale gegevensbestand omvat 150 terugkeer-episodes.

De keuze voor dertig duiven is vooraf vastgelegd. De omvang biedt dertig gekoppelde waarnemingen per conditie en maakt beschrijving van interindividuele variatie mogelijk. Aan deze keuze wordt geen formele powerclaim verbonden: de opzet is primair descriptief en comparatief en is niet gebaseerd op een achteraf berekende minimaal waarneembare effectgrootte.

Conditie, losplaats en uitvoeringsvolgorde worden tegen-gebalanceerd met zes herhalingen van een 5 × 5-schema:

Duiven	Vlucht 1	Vlucht 2	Vlucht 3	Vlucht 4	Vlucht 5
D1–D6	C0	C2	C4	C1	C3
D7–D12	C1	C3	C0	C2	C4
D13–D18	C2	C4	C1	C3	C0
D19–D24	C3	C0	C2	C4	C1
D25–D30	C4	C1	C3	C0	C2

Tabel 5.5.1 - . Tegen-balancering van de conditievolverde in Hoofdstuk 5

Iedere conditie komt door deze verdeling zesmaal op iedere volgordepositie voor. Een eventueel effect van vroegere of latere deelname aan het experiment kan daardoor niet systematisch met één conditie samenvallen. De vijf vrijlatingsafstanden worden volgens een overeenkomstige rotatie toegewezen, zodat iedere conditie zesmaal op iedere afstand wordt uitgevoerd.

Bijlage A is voor de leesbaarheid per conditie gerangschikt. Deze presentatievolgorde is niet gelijk aan de chronologische uitvoeringsvolgorde.

5.5.2 Uitvoeringsprotocol

Voor aanvang van iedere proefvlucht worden de Duif-ID, conditiecode, datum, losplaats, vrijlatingsafstand, windkracht en toegepaste manipulatie geregistreerd. Vervolgens worden de GPS-logger en, afhankelijk van de conditie, het experimentele of sham-element aangebracht.

Per uitvoeringsdag worden zes duiven vanaf één losplaats vrijgelaten. De duiven worden individueel gelost, met voldoende tussenruimte om gezamenlijke vluchtvorming direct na vrijlating te voorkomen. De geografische coördinaten van de losplaats en het tijdstip van iedere individuele vrijlating worden vastgelegd.

De vijf losplaatsen bevinden zich op rechte afstanden van 86, 88, 90, 92 en 94 kilometer van de thuishaven. De afstand betreft de geodetische afstand tussen losplaats en hok en niet de werkelijk gevlogen routeafstand. De routeafstand wordt afzonderlijk uit het GPS-traject berekend.

De registratie van de terugkeertijd begint op het moment van vrijlating en eindigt bij elektronische aankomstregistratie in de thuishaven. De maximale observatieperiode bedraagt 240 minuten. Terugkeer binnen deze periode wordt gecodeerd als 1; uitblijven van geregistreerde terugkeer binnen deze periode als 0. Een waarde van 0 betekent niet noodzakelijk dat de duif definitief verloren is, maar uitsluitend dat geen terugkeer binnen het vastgestelde observatievenster is geregistreerd.

Afwijkingen van het uitvoeringsprotocol, technische defecten en onvolledige GPS-trajecten worden afzonderlijk geregistreerd. Waarnemingen worden niet achteraf aangepast of herhaald op grond van een onverwachte prestatie-uitkomst.

5.5.3 Beoordelingsprotocol en operationalisering van uitkomstmaten

De beoordeling berust op vier gedragsmaten: terugkeer, terugkeertijd, initiële oriëntatie-afwijking en route-index.

Terugkeer is een binaire variabele die aangeeft of de duif binnen 240 minuten na vrijlating bij de thuishaven is geregistreerd.

Terugkeertijd is het aantal minuten tussen vrijlating en elektronische aankomstregistratie. Gemiddelden van de terugkeertijd worden uitsluitend berekend over proefvluchten met geregistreerde terugkeer binnen het observatievenster. Niet-teruggekeerde duiven krijgen geen fictieve terugkeertijd van 240 minuten toegekend.

Initiële oriëntatie-afwijking is het absolute hoekverschil tussen de geografische richting naar de thuishaven en de gemiddelde vliegrichting gedurende de eerste twee kilometer van het GPS-traject. Een waarde van 0° correspondeert met een aanvankelijk exact op de thuishaven gerichte koers; grotere waarden duiden op een grotere aanvankelijke koersafwijking. De maat betreft uitsluitend de eerste vluchtfase en bevat geen oordeel over latere koerscorrecties.

Route-index is een dimensieloze maat voor de directheid van de volledige route: $\text{route-index} = \text{rechte afstand tussen losplaats en thuishaven} \div \text{werkelijk gevlogen GPS-routeafstand}$. Een waarde van 1,00 correspondeert met een theoretisch volledig rechte route. Lagere waarden duiden op een langere werkelijk gevlogen route en daarmee op meer omwegen. Een route-index van 0,80 betekent bijvoorbeeld dat de rechte afstand 80% bedraagt van de geregistreerde routeafstand. De werkelijk gevlogen routeafstand kan desgewenst worden gereconstrueerd door de vrijlatingsafstand door de route-index te delen. In onderzoek met GPS-trajecten worden vergelijkbare straightness indices gebruikt om de efficiëntie van homing-routes te kwantificeren. ([Royal Society Publishing](#))

Per conditie worden het terugkeerpercentage, de gemiddelde terugkeertijd, de standaarddeviatie van de terugkeertijd, de gemiddelde initiële oriëntatie-afwijking en de gemiddelde route-index berekend. De controleconditie C0 vormt het referentiepunt.

Bij de beoordeling wordt geen afzonderlijke cue als noodzakelijk beschouwd uitsluitend omdat onder de bijbehorende manipulatie een gemiddeld prestatieverschil optreedt. Een noodzakelijkheidclaim zou vereisen dat manipulatie tot reproduceerbaar en substantieel verlies van doelgericht terugkeergedrag leidt. Graduele veranderingen in tijd, route of initiële richting worden uitsluitend als prestatieverschuivingen beschreven. Gecombineerde cue-manipulaties worden in dit beoordelingsprotocol niet betrokken. Zij behoren tot de afzonderlijke analyse van Hoofdstuk 6.

5.5.4 Configuratiematrix van de uitgevoerde condities

Het experiment omvat vanaf het begin vijf condities: één controleconditie en vier afzonderlijke cue-manipulaties. Er is geen selectie gemaakt uit een theoretische matrix van zestien mogelijkheden.

Conditiecode	Magnetisch	Olfactorisch	Zon	Visueel	Gemanipuleerde cue
C0	1	1	1	1	Geen
C1	0	1	1	1	Magnetisch
C2	1	0	1	1	Olfactorisch
C3	1	1	0	1	Zonne-gerelateerd
C4	1	1	1	0	Visuele landmarkinformatie

Tabel 5.5.4. Configuratiematrix

In deze codering staat 1 voor beschikbaarheid zonder experimentele manipulatie en 0 voor toepassing van de in §5.4 beschreven manipulatie. De codering drukt geen volledige biologische aan- of afwezigheid van een sensorisch kanaal uit.

5.5.5 Onderzoekspopulatie en experimenteel volume

Iedere duif levert één waarneming per conditie. Herhalingsvluchten binnen dezelfde conditie vinden niet plaats. Daardoor bestaat $n = 30$ per conditie uit dertig verschillende dieren en niet uit meerdere proefvluchten van een kleinere populatie.

Aantal duiven	Aantal condities	Vluchten per duif per conditie	Vluchten per duif	Totaal aantal vluchten
30	5	1	5	150

Tabel 5.5b. Overzicht experimenteel volume

De vijf condities volstaan voor de beantwoording van Deelvraag 2, omdat iedere onderzochte informatiebron eenmaal afzonderlijk tegenover dezelfde controleconditie wordt geplaatst. Er is daarom geen sprake van reductie van een groter configuratiedesign. Configuraties met gelijktijdige manipulatie van meerdere cues zijn niet weggelaten uit dit experiment, maar behoren op grond van hun andere onderzoeksvraag tot Hoofdstuk 6.

5.6 Resultaten

De beantwoording van deelvraag 2 vereist vergelijking van de controleconditie met vier condities waarin telkens één navigatie-cue werd gemanipuleerd. De dataset omvat 150 proefvluchten van dertig verschillende duiven. Iedere duif doorliep eenmaal de controleconditie en eenmaal elk van de vier manipulatiecondities.

De vrijlatingsafstanden bedroegen 86, 88, 90, 92 en 94 kilometer. Iedere afstand kwam binnen iedere conditie zesmaal voor. De gemiddelde vrijlatingsafstand bedroeg daardoor in alle condities exact 90 kilometer. Verschillen tussen condities kunnen derhalve niet worden toegeschreven aan een ongelijke verdeling van vrijlatingsafstanden.

Van de 150 proefvluchten resulteerden er 141 in terugkeer binnen het observatievenster van 240 minuten. De terugkeertijd is uitsluitend berekend voor deze tijdige terugkeer-episodes. Initiële oriëntatie-afwijking en route-index zijn berekend op basis van alle beschikbare GPS-trajecten.

5.6.1 Ruwe gegevens per terugkeer-episode

Iedere rij in Bijlage A correspondeert met één proefvlucht. Tabel 5.6.1 bevat ter illustratie de vijf proefvluchten van D1.

Episode	Conditie	Afstand	M	O	Z	V	Terugkeer	Tijd	Initiële afwijking	Route-index
E001	C0	86 km	1	1	1	1	1	65,60 min	13,44°	0,870
E031	C1	88 km	0	1	1	1	1	70,73 min	18,00°	0,831
E061	C2	90 km	1	0	1	1	1	79,89 min	29,45°	0,755
E091	C3	92 km	1	1	0	1	1	76,32 min	20,37°	0,797
E121	C4	94 km	1	1	1	0	1	80,84 min	24,41°	0,781

Tabel 5.6.1. Ruwe gegevens van D1

Een waarde van 1 bij een navigatiecue duidt op beschikbaarheid zonder experimentele manipulatie; een waarde van 0 duidt op toepassing van de betreffende manipulatie. De afstand betreft de rechte afstand tussen losplaats en thuishaven. De daadwerkelijk gevlogen route is langer en komt tot uitdrukking in de route-index.

5.6.2 Geaggregeerde prestaties per conditie

Tabel 5.6.2 bevat de geaggregeerde prestatie-indicatoren. De terugkeertijd en de standaarddeviatie daarvan hebben uitsluitend betrekking op tijdige terugkeer-episodes. De gemiddelden van initiële afwijking en route-index zijn gebaseerd op dertig trajecten per conditie.

Conditie	n	Tijdige terugkeer	Terugkeer	Gem. tijd	SD	Tijdsrange	Gem. route-index	Gem. initiële afwijking
C0	30	30	100,0%	70,9 min	3,2	65,2–76,3	0,866	11,3°
C1	30	29	96,7%	73,8 min	3,3	68,5–80,0	0,824	16,8°
C2	30	27	90,0%	81,9 min	4,1	75,6–88,1	0,739	31,0°
C3	30	28	93,3%	76,8 min	2,5	72,0–81,7	0,787	22,1°
C4	30	27	90,0%	79,5 min	2,7	73,1–84,0	0,757	27,3°

Tabel 5.6.2. Geaggregeerde prestatie-indicatoren per conditie

De controleconditie heeft op alle vier indicatoren het gunstigste gemiddelde: het hoogste terugkeerpercentage, de kortste terugkeertijd, de meest directe routes en de kleinste initiële oriëntatie-afwijking.

Iedere afzonderlijke cue-manipulatie gaat samen met een prestatieverschuiving in dezelfde richting. De kleinste verschuiving treedt op bij manipulatie van magnetische informatie. De grootste verschuiving treedt op bij manipulatie van olfactorische informatie. Manipulatie van zonne-gerelateerde en gedetailleerde visuele informatie neemt een tussenpositie in.

5.6.3 Verschillen ten opzichte van de controleconditie

Tabel 5.6.3 bevat de verschillen ten opzichte van C0. Voor terugkeer worden procentpunten gebruikt; voor de overige indicatoren worden absolute verschillen weergegeven.

Conditie	Gemanipuleerde cue	Δ terugkeer	Δ tijd	Δ route-index	Δ initiële afwijking
C1	Magnetisch	–3,3 procentpunt	+2,9 min	–0,042	+5,4°
C2	Olfactorisch	–10,0 procentpunt	+11,0 min	–0,127	+19,7°
C3	Zonne-gerelateerd	–6,7 procentpunt	+5,9 min	–0,079	+10,8°
C4	Visueel	–10,0 procentpunt	+8,5 min	–0,109	+15,9°

Tabel 5.6.3 Verschillen ten opzichte van C0

De vier indicatoren leveren een consistente ordening op. Een lager terugkeerpercentage gaat op conditieniveau samen met langere terugkeertijden, minder directe routes en grotere initiële koersafwijkingen. De uitkomsten bevatten daarmee geen tegenstrijdige prestatiepatronen waarbij een conditie op de ene indicator duidelijk verbetert en op een andere indicator verslechtert. De verschillen blijven gradueel. Geen afzonderlijke manipulatie resulteert in abrupte desorganisatie van het terugkeerpatroon.

5.6.4 Stabiliteits- en robuustheidscriteria

Vooraf vastgelegde bandbreedten begrenzen de interpretatie van prestatieverschillen. Daarmee wordt voorkomen dat ieder meetbaar verschil achteraf als verlies van functioneel homing-gedrag wordt gekwalificeerd.

Indicator	Stabiel gedrag	Overgangsgebied	Prestatieverlies
Terugkeerpercentage	$\geq 85\%$	75–<85%	< 75%
Verlenging gem. terugkeertijd t.o.v. C0	≤ 20 min	>20–35 min	>35 min

Tabel 5.6.4. Beoordelingscriteria voor terugkeer en terugkeertijd

Van verlies van robuustheid kan binnen dit kader pas worden gesproken wanneer zowel het terugkeerpercentage als de terugkeertijd in de richting van prestatieverlies verschuiven. Voor route-index en initiële afwijking zijn geen afzonderlijke drempelwaarden vastgesteld, omdat daarvoor binnen dit ontwerp geen onafhankelijk gevalideerde grenswaarden beschikbaar zijn. Alle vier manipulatiecondities blijven binnen de vooraf vastgelegde bandbreedte voor stabiel gedrag. C2 en C4 vertonen de grootste degradatie, maar overschrijden geen van beide de grens voor structureel prestatieverlies.

5.6.5 Logische koppeling aan Deelvraag 2

De resultaten maken zichtbaar dat iedere onderzochte informatiebron functioneel samenhangt met het terugkeerpatroon. Manipulatie van een afzonderlijke cue gaat telkens samen met een lager terugkeerpercentage, langere terugkeertijd, minder directe route en grotere initiële koersafwijking.

Uit deze verschillen volgt echter niet dat een afzonderlijke cue strikt noodzakelijk is voor homing-gedrag. In iedere manipulatieconditie keert ten minste 90% van de duiven binnen het observatievenster terug. Doelgericht gedrag blijft daarmee behouden, hoewel de efficiëntie ervan afneemt. Evenmin kan uit de relatief sterke verschuiving bij C2 worden afgeleid dat olfactorische informatie universeel dominant is. Het resultaat heeft betrekking op één populatie, één operationalisering van de manipulatie en het hier onderzochte bereik van vrijlatingsafstanden en omgevingscondities.

Binnen deze grenzen kan homing-gedrag worden beschreven als gevoelig voor afzonderlijke cue-manipulaties, maar functioneel robuust. Geen van de vier onderzochte informatiebronnen kan op basis van deze resultaten als exclusief constitutief worden aangemerkt.

5.6.6 Samenhang tussen initiële afwijking en terugkeertijd

Voor de 141 tijdige terugkeer-episodes bestaat een sterke positieve samenhang tussen initiële oriëntatie-afwijking en terugkeertijd:

$$r = 0,808; p < 0,001.$$

Een grotere initiële koersafwijking gaat dus doorgaans samen met een langere terugkeertijd. Deze ruwe samenhang bevat zowel verschillen tussen condities als verschillen tussen duiven binnen dezelfde conditie. Na verwijdering van de gemiddelde verschillen tussen condities blijft een kleinere, maar nog steeds positieve samenhang bestaan:

$$r = 0,364; p < 0,001.$$

De relatie kan daarmee niet uitsluitend worden toegeschreven aan het feit dat sommige condities gemiddeld zowel grotere afwijkingen als langere terugkeertijden hebben. Ook de route-index hangt samen met terugkeertijd. Over alle tijdige terugkeer-episodes bedraagt de correlatie:

$$r = -0,823; p < 0,001.$$

Na correctie voor gemiddelde conditieverschillen blijft deze relatie aanwezig:

$$r = -0,461; p < 0,001.$$

Langere terugkeertijden gaan dus samen met minder directe routes. Deze samenhangen zijn descriptief. Zij tonen niet aan dat initiële koersafwijking of routeverlenging zelfstandig de oorzaak van de langere terugkeertijd vormt.

5.6.7 Controleanalyse: rol van vrijlatingsafstand

De afstandsverdeling is voor alle condities identiek. Iedere conditie bevat zes proefvluchten op 86, 88, 90, 92 en 94 kilometer. De afstandsrange bedraagt daardoor steeds 8 kilometer en het gemiddelde steeds 90 kilometer. Binnen iedere conditie bestaat een positief verband tussen vrijlatingsafstand en terugkeertijd:

Conditie	Pearson r	p
C0	0,873	< 0,001
C1	0,808	< 0,001
C2	0,886	< 0,001
C3	0,717	< 0,001
C4	0,828	< 0,001

Tabel 5.6e. Correlatie tussen vrijlatingsafstand en terugkeertijd

De positieve relaties ondersteunen de interne plausibiliteit van de gegevens: langere vrijlatingsafstanden gaan binnen iedere conditie samen met langere terugkeertijden. In een

aanvullende analyse waarin conditie en windkracht constant werden gehouden, ging iedere extra kilometer vrijlatingsafstand gemiddeld samen met een verlenging van de terugkeertijd van 0,87 minuut:

95%-betrouwbaarheidsinterval: 0,79–0,95 minuut; $p < 0,001$.

Omdat iedere conditie exact dezelfde afstandsverdeling heeft, kunnen de verschillen tussen C0 en C1–C4 niet worden verklaard door ongelijke vrijlatingsafstanden.

5.6.8 Contextuele variabiliteit en omgevingscondities

De geregistreeerde windkracht varieerde tussen 2 en 4 Beaufort. De verdeling was niet volledig identiek tussen condities. De gemiddelde windkracht bedroeg 3,2 Beaufort in C0, C2 en C4 en 2,6 Beaufort in C1 en C3.

Over alle condities gezamenlijk nam het tijdige terugkeerpercentage af van 98,1% bij 2 Beaufort tot 93,8% bij 3 Beaufort en 89,6% bij 4 Beaufort. De gemiddelde terugkeertijd nam overeenkomstig toe van 74,7 naar 76,8 en 78,1 minuten. Deze ongecorrigeerde verschillen mogen niet rechtstreeks als wind-effect worden geïnterpreteerd, omdat windkracht en experimentele conditie niet volledig onafhankelijk verdeeld zijn.

Na statistische controle voor vrijlatingsafstand en conditie bleef een beperkte positieve samenhang bestaan. Een toename van één Beaufort ging gemiddeld samen met 0,49 minuut langere terugkeertijd:

95%- betrouwbaarheidsinterval:: 0,14–0,84 minuut; $p = 0,006$.

Correctie voor windkracht veranderde de rangorde van de condities niet. De geschatte verschillen ten opzichte van C0 bleven positief: C1 +3,3 minuten, C2 +10,9 minuten, C3 +6,3 minuten en C4 +8,7 minuten. Windkracht draagt daarmee bij aan variatie tussen afzonderlijke proefvluchten, maar verklaart het algemene conditiepatroon niet.

De contextuele controle blijft beperkt tot de geregistreeerde windkracht. Windrichting, neerslag, zichtbaarheid en andere meteorologische variabelen zijn niet in de dataset opgenomen. Over de mogelijke bijdrage daarvan kunnen op basis van dit experiment geen afzonderlijke uitspraken worden gedaan.

5.7 Afbakening en overgang

Dit hoofdstuk heeft uitsluitend tot doel het homing-gedrag van duiven descriptief vast te leggen onder gecontroleerde variatie van afzonderlijke navigatiecues, en daarmee de aannames te expliciteren die noodzakelijk of niet-noodzakelijk blijken om dit gedrag te beschrijven. De in §5.6 gepresenteerde observatiestructuur maakt het mogelijk om de relatie tussen cue-beschikbaarheid en terugkeerpatronen systematisch te analyseren, zonder daarbij verklarende claims te doen over onderliggende navigatiemechanismen.

De bevindingen uit dit hoofdstuk laten uitdrukkelijk open welke sensorische of neurale processen verantwoordelijk zijn voor het waargenomen gedrag. Er worden geen uitspraken gedaan over representatie van ruimtelijke kaarten, interne kompasmechanismen of integratiestrategieën. Evenmin wordt beoogd een keuze te maken tussen concurrerende modellen van magnetische, olfactorische, zonne-gerelateerde of visuele navigatie. Deze uitsluitingen zijn geen tekortkoming, maar een bewuste begrenzing die voortvloeit uit de formulering van Deelvraag 2 en de gekozen experimentele reductie van het configuratiedesign.

De reikwijdte van de resultaten is beperkt tot het experimentele kader zoals beschreven in §5.5. Manipulaties betreffen gecontroleerde variaties in beschikbaarheid van onderscheiden cues binnen specifieke veldcondities. Generalisaties naar andere geografische regio's, extreme klimatologische omstandigheden of natuurlijke migratiecontexten vallen buiten de scope van dit hoofdstuk. In het bijzonder wordt de conceptuele grenssituatie van volledige sensorische reductie, zoals besproken in Hoofdstuk 1, hier niet empirisch gerealiseerd.

De functionele opbrengst van dit hoofdstuk is daarmee epistemisch afbakenend. Het maakt zichtbaar in hoeverre aannames over noodzakelijkheid, dominantie en compensatie descriptief worden ondersteund of gerelativeerd binnen de grenzen van het uitgevoerde experiment. Indien onder reductie van afzonderlijke cues het terugkeerpatroon niet abrupt desorganiseert maar proportioneel verschuift, dan impliceert dit dat homing-gedrag binnen deze variatiegrenzen robuust blijft zonder dat één enkele cue als strikt constitutief kan worden aangemerkt. Tegelijkertijd wordt zichtbaar in welke mate veranderingen in prestatie optreden wanneer meerdere informatiebronnen gelijktijdig worden gereduceerd.

Deze afbakening vormt het noodzakelijke vertrekpunt voor het vervolg van het empirisch traject. Waar dit hoofdstuk uitsluitend variatie van afzonderlijke navigatiecues adresseert, verplaatst Hoofdstuk 6 de focus naar een bredere problematisering van homing-gedrag waarin niet één cue, maar de stabiliteit van terugkeerpatronen onder complexere en ecologisch plausibele variatie centraal staat. Daarmee wordt de overgang gemaakt van toetsing van aannames over afzonderlijke informatiebronnen (Deelvraag 2) naar de beantwoording van Deelvraag 3

Hoofdstuk 6 – Beantwoording Deelvraag 3 (Prestatiebehoud onder gecombineerde variatie)

6.0 Inleiding: theoretische verdieping en positionering

In Hoofdstuk 1 werd de formulering “duiven in de arctische nacht” geïntroduceerd als een geconstrueerde grenssituatie: een denkbeeldige toestand waarin vertrouwde navigatiebronnen gelijktijdig sterk gereduceerd zijn. Deze formulering had daar geen empirische status, maar diende als analytisch hulpmiddel om de reikwijdte van verklaringsmodellen zichtbaar te maken. Hoofdstuk 5 heeft vervolgens onderzocht hoe homing-gedrag verandert wanneer afzonderlijke navigatiecues systematisch worden gevarieerd. Daaruit bleek dat binnen de gehanteerde variatiegrenzen geen enkele afzonderlijke cue strikt constitutief is voor doelgericht terugkeer-gedrag.

De verschuiving in dit hoofdstuk betreft daarom niet opnieuw de bijdrage van afzonderlijke informatiebronnen, maar de vraag hoe het homing-systeem als geheel functioneert wanneer meerdere informatiebronnen gelijktijdig worden beperkt. Deelvraag 2 betrof cue-specifieke gevoeligheid; Deelvraag 3 richt zich op prestatieverandering onder cumulatieve onzekerheid. Het beoordelingsobject verschuift daarmee van elementanalyse naar systeemgedrag onder systeemdruk.

De literatuur over duivennavigatie heeft traditioneel sterk ingezet op afzonderlijke informatiebronnen — magnetisch (Wiltschko & Wiltschko), olfactorisch (Papi; Wallraff), zonne-gerelateerd (Kramer) en visueel-routegebonden (Biro; Guilford). Deze onderzoeksprogramma's hebben overtuigend aangetoond dat manipulatie van specifieke cues meetbare effecten kan hebben op vertrekoriëntatie en terugkeer. Minder systematisch onderzocht is echter hoe deze informatiebronnen gezamenlijk functioneren wanneer meerdere ervan gelijktijdig worden beperkt. Redundantie wordt vaak verondersteld, maar zelden onder gecontroleerde cumulatieve reductie geëvalueerd.

Binnen bredere perceptuele literatuur is multisensorische integratie beschreven als een proces waarin informatiebronnen worden gecombineerd op basis van relatieve betrouwbaarheid (Ernst & Bühlhoff, 2004). Dit principe van cue weighting impliceert dat de bijdrage van afzonderlijke signalen dynamisch verschuift afhankelijk van hun contextuele kwaliteit. Neurowetenschappelijk onderzoek naar integratie van visuele en vestibulaire informatie bevestigt dat gewichten adaptief worden aangepast wanneer signaalbetrouwbaarheid verandert (Angelaki, Gu, & DeAngelis, 2009; Fetsch et al., 2012). Toegepast op homing-gedrag suggereert dit dat verstoring van één cue niet noodzakelijk leidt tot prestatieverlies, maar tot herverdeling van informatiewaarde tussen beschikbare bronnen.

Tegelijkertijd is overdracht van dergelijke integratiemodellen naar grootschalige navigatie geen vanzelfsprekendheid. Navigatie berust niet enkel op gelijktijdige signaalintegratie, maar omvat ook ruimtelijke representatie, ervaring en omgevingsstructuur (Jacobs & Schenk, 2003; Cheng & Spetch, 2011). De vraag is daarom niet alleen of gewichten verschuiven, maar of cumulatieve reductie binnen realistische variatiegrenzen proportionele of niet-lineaire prestatieveranderingen oplevert.

Literatuur over robuustheid in biologische systemen biedt hier een aanvullend kader. Robuustheid verwijst naar het vermogen van systemen om functioneel stabiel te blijven onder verstoring, zonder dat dit stabiliteitsvermogen onbeperkt is (Kitano, 2004). Complexe systemen kunnen binnen bepaalde marges proportioneel reageren, maar vertonen in sommige gevallen abrupte omslagen wanneer kritische grenzen worden overschreden (Scheffer et al., 2001). Toegepast op homing-gedrag roept dit

de vraag op of cumulatieve reductie van navigatiecues leidt tot graduele prestatieverschuiving, dan wel tot drempelachtig verlies van doelgericht gedrag.

Het experiment in dit hoofdstuk operationaliseert deze probleemstelling. In plaats van afzonderlijke cues te isoleren, worden meerdere cue-dimensies gelijktijdig gevarieerd volgens een vooraf gespecificeerde configuratiestructuur. Het doel is niet het identificeren van een onderliggend mechanisme, maar het empirisch vaststellen of homing-prestaties onder gecombineerde variatie gradueel blijven verschuiven of een grensconditie vertonen. Indien prestatieveranderingen proportioneel blijven, ondersteunt dit een descriptief robuustheidsbeeld. Indien daarentegen een disproportionele afname zichtbaar wordt, wordt een systeemgrens empirisch markeerbaar.

De metafoor van de arctische nacht fungeert daarbij uitsluitend als theoretisch referentiepunt. Het experiment beoogt niet deze extreme toestand te realiseren, maar onderzoekt hoe ver cumulatieve reductie kan worden opgevoerd binnen ethisch proportionele grenzen zonder verlies van functionele coherentie. Daarmee wordt Deelvraag 3 gepositioneerd als een systematische toets van robuustheid onder cumulatieve onzekerheid, inhoudelijk onderscheiden van maar logisch voortbouwend op de elementanalyse uit Hoofdstuk 5.

6.1 Centrale aannames

De verschuiving van afzonderlijke cue-variatie naar cumulatieve systeemdruk impliceert een herformulering van de aannames die in het kader van Deelvraag 3 worden aangesproken. Deze aannames betreffen niet langer de noodzakelijkheid van afzonderlijke informatiebronnen, maar de vorm van gedragsverandering wanneer meerdere bronnen gelijktijdig in betrouwbaarheid worden gereduceerd.

Een eerste aanname, impliciet aanwezig in delen van de navigatieliteratuur, luidt dat homing-gedrag berust op redundante integratie van meerdere informatiebronnen. Volgens deze gedachtegang kan het systeem prestatieverlies opvangen doordat alternatieve cues functionele bijdragen overnemen wanneer een dominante bron tijdelijk onbetrouwbaar wordt. Deze redenering sluit aan bij bredere modellen van multisensorische integratie waarin relatieve betrouwbaarheid van signalen dynamisch wordt gewogen (cue weighting). In dergelijke modellen leidt verstoring van één bron primair tot herverdeling van bijdragen, niet tot instorting van gedrag. Een tweede, strengere aanname betreft het bestaan van systeemgrenzen. Ook wanneer integratie dynamisch en contextafhankelijk verloopt, kan verondersteld worden dat cumulatieve reductie van informatie een punt bereikt waarop doelgericht gedrag disproportioneel afneemt. Binnen dit perspectief is robuustheid geen onbeperkte eigenschap, maar een conditie-gebonden stabiliteit binnen specifieke variatiegrenzen. Een derde mogelijke positie verwerpt zowel sterke redundantie als scherpe instortingspunten, en veronderstelt dat prestatieveranderingen onder cumulatieve onzekerheid proportioneel en gradueel blijven verlopen. In dat geval is geen duidelijke grensconditie identificeerbaar binnen het experimenteel bereik; gedragsvariatie blijft binnen continuïteitsvormige marges.

Het experiment in dit hoofdstuk is niet ontworpen om één van deze aannames als verklarend model te bevestigen. Het is ontworpen om zichtbaar te maken welke van deze beschrijvingshypotheseën noodzakelijk blijken om de waargenomen patronen onder gecombineerde variatie adequaat te karakteriseren. Daarmee wordt expliciet getoetst of het veelgebruikte begrip “robuustheid” in de context van homing-gedrag descriptief gerechtvaardigd is, dan wel slechts een interpretatieve verkorting van partiële bevindingen uit studies met afzonderlijke cue-manipulatie.

6.2 Conceptuele operationalisering van gecombineerde variatie

In Hoofdstuk 5 werd onderzocht wat er gebeurt wanneer afzonderlijke navigatiecues worden verminderd. Per conditie werd er één cue gemanipuleerd. De vraag was daar of een specifieke informatiebron noodzakelijk is voor doelgericht homing-gedrag. In dit hoofdstuk verandert niet welke cues worden onderzocht, maar hoeveel cues tegelijk worden verminderd. Gecombineerde variatie betekent hier dat binnen één vlucht meerdere informatiebronnen gelijktijdig worden beperkt. Het aantal gelijktijdig verminderde cues wordt systematisch opgevoerd. Eerst wordt één cue beperkt (zie vorig hoofdstuk), vervolgens twee, en daarna drie. Zo ontstaat een oplopende reeks van informatiebeperking. Deze ordening maakt het mogelijk om te onderzoeken hoe homing-gedrag verandert wanneer de totale informatieomgeving minder stabiel wordt. Het gaat niet langer om de vraag of een specifieke cue noodzakelijk is, maar om de vraag hoe het gedrag zich ontwikkelt wanneer meerdere bronnen tegelijk minder betrouwbaar zijn. De uiterste denkbare situatie waarin geen van de onderscheiden cues beschikbaar is, wordt niet als experimentele conditie uitgevoerd. Zij fungeert uitsluitend als denkbeeldige grens om te markeren dat informatiebeperking niet onbeperkt kan worden opgevoerd. Het experiment blijft beperkt tot configuraties die uitvoerbaar en proportioneel zijn. Met deze operationalisering wordt de relatie tussen mate van informatiebeperking en gedragsverandering centraal gesteld. Of prestatieverandering geleidelijk verloopt of een duidelijke omslag vertoont, is een empirische vraag die in de volgende paragrafen wordt uitgewerkt.

6.3 Aannamestructuur & ontwerp

Het ontwerp in dit hoofdstuk is rechtstreeks afgeleid van de aanname-structuur zoals geformuleerd in Hoofdstuk 3. Daar is vastgesteld dat verklaringsmodellen van homing-gedrag vaak impliciet uitgaan van noodzakelijkheid, dominantie en compensatie van afzonderlijke navigatiecues. In hoofdstuk 5 is onderzocht in hoeverre dergelijke aannames houdbaar zijn bij afzonderlijke variatie van informatiebronnen. In dit hoofdstuk wordt onderzocht hoe deze aannames zich verhouden tot cumulatieve reductie van meerdere cues.

Het ontwerp bestaat uit een reeks vooraf vastgelegde condities waarin meerdere navigatiecues gelijktijdig worden verminderd. De selectie van condities is zodanig gekozen dat het aantal gelijktijdig gemanipuleerde cues systematisch toeneemt. Deze toename vormt de experimentele variabele: niet de aard van de cue, maar het aantal tegelijk verminderde informatiebronnen. Het ontwerp behoudt het within-subject karakter zoals in Hoofdstuk 5. Dezelfde individuen doorlopen alle condities volgens een vooraf vastgesteld randomisatieschema. Hiermee wordt voorkomen dat verschillen in basisprestatie tussen individuen de vergelijking tussen condities vertekenen.

De keuze om het aantal condities te beperken tot een gereduceerde set is methodologisch gemotiveerd. Niet alle theoretisch mogelijke combinaties van cue-reductie worden uitgevoerd. Alleen die configuraties worden opgenomen die noodzakelijk zijn om vast te stellen of cumulatieve reductie leidt tot proportionele prestatieverandering dan wel tot disproportionele afname van terugkeer. Hiermee wordt het experiment beperkt tot epistemisch relevante variatie en wordt onnodige belasting van de dieren vermeden. Het ontwerp maakt het mogelijk om drie beschrijvingsposities uit hoofdstuk 3 empirisch te onderscheiden. Ten eerste kan worden vastgesteld of homing-gedrag ook bij gelijktijdige reductie van meerdere cues stabiel blijft, hetgeen verenigbaar is met sterke compensatieveronderstellingen. Ten tweede kan worden onderzocht of prestatieverlies proportioneel

toeneemt naarmate meer cues worden verminderd. Ten derde kan worden nagegaan of binnen het onderzochte bereik een duidelijke grens zichtbaar wordt waarbij terugkeerpatronen abrupt veranderen.

Het experiment is daarmee niet gericht op identificatie van één doorslaggevend mechanisme, maar op het vaststellen van de vorm van gedragsverandering onder oplopende informatiebeperking. Deze vorm — proportioneel of disproportioneel — vormt het centrale beoordelingsobject van Deelvraag 3.

6.4 Uitvoeringsprotocol

In dit hoofdstuk worden uitsluitend configuraties onderzocht waarin twee of drie navigatiecues gelijktijdig worden gemanipuleerd. De controleconditie en de vier afzonderlijke cue-manipulaties zijn in Hoofdstuk 5 uitgevoerd en worden hier niet herhaald. De conditiecodes C5–C9 sluiten numeriek aan op C0–C4, maar behoren tot een afzonderlijk experiment.

Aan het experiment nemen dezelfde dertig volwassen postduiven deel als aan het experiment van Hoofdstuk 5. De onafhankelijke biologische onderzoekseenheid blijft daarmee de individuele duif en de populatieomvang bedraagt $N = 30$. Iedere duif doorloopt elk van de vijf gecombineerde configuraties eenmaal. Per configuratie zijn daardoor dertig proefvluchten beschikbaar; het totale gegevensbestand omvat 150 proefvluchten. Vier configuraties bevatten twee gelijktijdige cue-manipulaties en worden aangeduid als reductieniveau D2. Eén configuratie bevat drie gelijktijdige manipulaties en wordt aangeduid als reductieniveau D3.

Conditiecode	Magnetisch		Olfactorisch	Zon	Visueel	Niveau
C5	0		0	1	1	D2
C6	0		1	0	1	D2
C7	1		0	0	1	D2
C8	1		1	0	0	D2
C9	0		0	0	1	D3

Tabel 6.4a. Configuratiestructuur onder gecombineerde cue-manipulatie

Een waarde van 1 duidt op beschikbaarheid zonder experimentele manipulatie; een waarde van 0 duidt op toepassing van de in §5.4 beschreven manipulatie. De codering betekent niet dat een sensorische informatiebron biologisch volledig aan- of afwezig is. De vier D2-configuraties vormen geen volledige factoriële dekking van alle zes mogelijke tweevoudige combinaties. Resultaten op D2-niveau hebben daarom uitsluitend betrekking op de vier uitgevoerde configuraties en mogen niet zonder meer worden gegeneraliseerd naar iedere mogelijke tweevoudige cue-manipulatie.

De uitvoering volgt hetzelfde within-subjectprincipe als in Hoofdstuk 5. Iedere duif vliegt: eenmaal onder iedere configuratie; eenmaal vanaf iedere vrijlatingsafstand; nooit tweemaal onder dezelfde configuratie EN tweemaal vanaf dezelfde losplaats.

De vijf vrijlatingsafstanden bedragen 86, 88, 90, 92 en 94 kilometer. Iedere combinatie van conditie en afstand komt zesmaal voor, waardoor de gemiddelde vrijlatingsafstand in iedere conditie exact 90 kilometer bedraagt. Configuratie, afstand en uitvoeringsvolgorde zijn tegen-gebalanceerd. Tussen twee proefvluchten van dezelfde duif ligt ten minste elf dagen.

De afzonderlijke manipulaties worden technisch uitgevoerd zoals beschreven in §5.4. Het verschil met Hoofdstuk 5 bestaat uitsluitend uit de gelijktijdige toepassing van twee of drie manipulaties binnen dezelfde proefvlucht:

Duiven	Vlucht 1	Vlucht 2	Vlucht 3	Vlucht 4	Vlucht 5
D1–D6	C5	C7	C9	C6	C8
D7–D12	C6	C8	C5	C7	C9
D13–D18	C7	C9	C6	C8	C5
D19–D24	C8	C5	C7	C9	C6
D25–D30	C9	C6	C8	C5	C7

Tabel 6.4b. Tegen-balancering van de conditievolverde in Hoofdstuk 6

Door deze verdeling wordt C9, de drievoudige reductie, niet structureel na de D2-configuraties uitgevoerd. C9 komt evenals iedere andere configuratie zesmaal voor op iedere volgordepositie. Een eventueel verschil tussen D2 en D3 kan daardoor niet eenvoudig worden toegeschreven aan vermoeidheid, ervaring of het moment waarop de proefvlucht binnen het experimentele traject plaatsvond.

De observatieperiode bedraagt opnieuw 240 minuten. Een terugkeerwaarde van 0 betekent uitsluitend dat binnen dit tijdvenster geen aankomst is geregistreerd. Zij betekent niet noodzakelijk dat de duif uiteindelijk niet naar de thuishaven is teruggekeerd. GPS-trajecten blijven afzonderlijk beschikbaar voor de berekening van initiële oriëntatie-afwijking en route-index.

6.5 Beoordelingsprotocol en dataverwerking

Dezelfde vier prestatie-indicatoren als in Hoofdstuk 5 worden gehanteerd: 1. terugkeer binnen 240 minuten; 2. terugkeertijd; 3. initiële oriëntatie-afwijking; 4. route-index.

De operationele definities uit §5.5.3 blijven ongewijzigd. Terugkeertijd wordt uitsluitend berekend voor proefvluchten waarin binnen het observatievenster een aankomst is geregistreerd. Een niet-tijdige terugkeer krijgt geen fictieve terugkeertijd van 240 minuten toegekend. Terugkeerpercentage en terugkeertijd moeten daarom steeds gezamenlijk worden beoordeeld.

De analyse vindt eerst per configuratie plaats. C5–C9 bevatten ieder dertig proefvluchten van dertig verschillende duiven. Daardoor kunnen verschillen tussen de vier D2-configuraties zichtbaar blijven en wordt voorkomen dat D2 ten onrechte als een volledig homogene conditie wordt behandeld.

Vervolgens worden de configuraties geordend naar reductieniveau: Niveau D2 omvat condities C5–C8 en daarmee 120 proefvluchten; Niveau D3 omvat C9 en daarmee 30 proefvluchten.

Het aantal proefvluchten is niet gelijk aan het aantal onafhankelijke biologische onderzoekseenheden. D2 bevat weliswaar 120 terugkeer-episodes, maar deze zijn afkomstig van dezelfde dertig duiven. De biologische steekproef blijft daarom ook bij D2 **N = 30**.

Voor de vergelijking van C0, D2 en D3 wordt per duif één waarde per niveau gevormd. Voor C0 en D3 is dit de afzonderlijke proefvlucht van het betreffende dier. Voor D2 wordt per duif het gemiddelde over de vier D2-configuraties berekend. Hierdoor berust de vergelijking tussen de drie niveaus op dezelfde dertig dieren. Omdat iedere duif evenveel D2-proefvluchten uitvoert, komen de afgeronde groepsgemiddelden overeen met de gemiddelden over alle 120 D2-episodes.

Van prestatieafname ten opzichte van C0 is sprake wanneer één of meer van de volgende richtingen optreden: een lager terugkeerpercentage; een langere terugkeertijd; een lagere route-index; een grotere initiële oriëntatie-afwijking.

Een cumulatief patroon is aanwezig wanneer D2 gemiddeld ongunstiger uitvalt dan C0 en D3 gemiddeld ongunstiger dan D2. Een dergelijke ordening vormt geen bewijs dat uitsluitend het aantal gemanipuleerde cues het verschil veroorzaakt. Verschillen tussen de concrete cue-configuraties blijven mede relevant.

De beoordeling blijft descriptief. Een graduele verschuiving wordt onderscheiden van een abrupte discontinuïteit, maar uit de uitkomsten worden geen directe uitspraken afgeleid over interne compensatie, cue weighting of andere navigatiemechanismen.

6.6 Resultaten

De dataset omvat 150 proefvluchten van dertig duiven. Iedere duif doorliep vier D2-configuraties en één D3-configuratie. D2 omvat daardoor 120 proefvluchten en D3 30 proefvluchten. De volledige gegevens zijn opgenomen in Bijlage B.

6.6.1 Ruwe gegevens per terugkeer-episode

Iedere rij in Bijlage B correspondeert met één afzonderlijke proefvlucht. Onderstaand uittreksel bevat de vijf gecombineerde configuraties van D1. De verschillen in vrijlatingsafstand binnen dit individuele voorbeeld zijn onderdeel van het tegengebalanceerde ontwerp; op populatieniveau heeft iedere configuratie dezelfde afstandsverdeling.

Episode	Duif	Conditie	Niveau	Afstand (km)	M	O	Z	V	Terugkeer	Tijd (min)	Afwijking (°)	Route-index
E151	D1	C5	D2	86	0	0	1	1	1	81,22	33,30	0,705
E181	D1	C6	D2	88	0	1	0	1	1	79,34	28,08	0,742
E211	D1	C7	D2	90	1	0	0	1	1	87,90	40,03	0,676
E241	D1	C8	D2	92	1	1	0	0	1	88,43	32,32	0,695
E271	D1	C9	D3	94	0	0	0	1	1	102,20	47,38	0,616

6.6.1 Geaggregeerde prestaties per configuratie

Per configuratie zijn het terugkeerpercentage, de gemiddelde terugkeertijd, de standaarddeviatie, de gemiddelde route-index en de gemiddelde initiële oriëntatie-afwijking berekend. De terugkeertijd betreft uitsluitend tijdige terugkeer-episodes. De overige trajectmaten zijn gebaseerd op de beschikbare GPS-registraties.

Conditie	Niveau	N	Terugkeer (%)	Gem. tijd (min)	SD tijd	Gem. route-index	Gem. afwijking
C5	D2	30	90,0	87,9	3,9	0,690	34,6°
C6	D2	30	96,7	82,6	3,4	0,737	28,1°
C7	D2	30	90,0	92,1	4,2	0,655	41,8°
C8	D2	30	93,3	88,8	2,9	0,682	35,3°
C9	D3	30	86,7	100,9	3,7	0,597	51,6°

Tabel 6.6.2. Geaggregeerde prestatie-indicatoren per configuratie

Binnen D2 bestaat duidelijke configuratievariatie. C6 benadert het prestatieniveau van de afzonderlijke manipulaties uit Hoofdstuk 5, terwijl C7 binnen D2 de grootste gemiddelde terugkeertijd, laagste route-index en grootste initiële afwijking heeft. Het aantal gelijktijdige manipulaties vormt dus niet de enige relevante ordeningsvariabele; ook de samenstelling van de configuratie hangt samen met de prestatie.

C9 is op alle vier indicatoren ongunstiger dan het gemiddelde van de vier D2-configuraties. Daarmee ontstaat op het niveau van centrale waarden een cumulatieve ordening, zonder dat de heterogeniteit binnen D2 verdwijnt.

6.6.3 Vergelijking met de controleconditie

Voor de beoordeling van cumulatieve prestatieafname wordt C0 uit Hoofdstuk 5 als referentie gebruikt. Dezelfde dertig duiven leveren de waarnemingen voor C0, D2 en D3.

Niveau	N	Vluchten	Terugkeer (%)	Gem. tijd (min)	SD tijd	Gem. route-index	Gem. afwijking
C0	30	30	100,0	70,9	3,2	0,866	11,3°
D2	30	120	92,5	87,8	5,0	0,691	35,0°
D3	30	30	86,7	100,9	3,7	0,597	51,6°

Tabel 6.6.3. Prestatie-indicatoren voor C0, D2 en D3

Voor alle indicatoren bestaat dezelfde richting: C0 presteert gunstiger dan D2; D2 presteert gunstiger dan D3. De afname betreft niet uitsluitend terugkeer en terugkeertijd. Bij toenemende reductie worden de routes gemiddeld minder direct en neemt de initiële koersafwijking toe.

6.6.4 Verschillen en spreiding

De verschillen t.o.v. de controle-conditie (C0) zijn als volgt:

Vergelijking	Δ terugkeer	Δ tijd	Δ route-index	Δ initiële afwijking
D2 ten opzichte van C0	-7,5 procentpunt	+16,9 min	-0,175	+23,6°
D3 ten opzichte van C0	-13,3 procentpunt	+29,9 min	-0,269	+40,2°
D3 ten opzichte van D2	-5,8 procentpunt	+13,1 min	-0,094	+16,6°

Tabel 6.6.4. Verschillen tussen reductieniveaus

De prestatieverschuiving neemt bij D3 verder toe, maar de spreiding neemt niet bij iedere indicator eveneens toe. De standaarddeviatie van de terugkeertijd bedraagt 5,0 minuten bij D2 en 3,7 minuten bij D3. Een algemene bewering dat D3 tot grotere variabiliteit leidt, is daarom niet gerechtvaardigd.

De ranges overlappen gedeeltelijk: terugkeertijd: D2 77,4–100,6 minuten; D3 92,1–106,5 minuten; route-index: D2 0,56–0,75; D3 0,50–0,63; initiële afwijking: D2 22,3–60,8°; D3 44,0–71,8°. Deze overlap wijst op een graduele verschuiving van de verdelingen en niet op een volledige scheiding tussen D2 en D3. Tegelijkertijd liggen de centrale waarden van D3 consequent aan de ongunstige zijde van D2.

6.6.5 Logische koppeling aan Deelvraag 3

Deelvraag 3 betreft de vorm van prestatieverandering wanneer meerdere navigatiecues gelijktijdig worden gemanipuleerd. Ten opzichte van C0 gaat D2 samen met een lager terugkeerpercentage, langere terugkeertijd, minder directe routes en grotere initiële koersafwijking. Bij D3 verschuiven alle vier indicatoren verder in dezelfde richting.

Binnen het onderzochte bereik is daarmee sprake van cumulatieve prestatiedegradatie. Die degradatie heeft echter geen alles-of-niets-karakter. Onder D3 keert 86,7% van de duiven binnen het observatievenster terug en blijven doelgerichte routepatronen herkenbaar. Een collectieve desorganisatie of abrupte uitval wordt niet vastgesteld.

De configuratieverschillen binnen D2 begrenzen tegelijkertijd een zuiver numerieke interpretatie. Niet uitsluitend het aantal gemanipuleerde cues hangt samen met de prestatie; ook de concrete combinatie ervan blijft relevant. De uitkomsten ondersteunen daarom een beschrijving waarin homing-gedrag onder cumulatieve informatiebeperking gradueel minder efficiënt wordt, zonder dat binnen de uitgevoerde configuraties een empirisch brekpunt optreedt.

Uit deze gedragsmatige ordening kan niet worden afgeleid welke informatiebronnen intern worden herwogen of welk compensatiemechanisme actief is. De resultaten begrenzen verklaringsaannames, maar identificeren geen onderliggend navigatiemechanisme.

6.7 Afbakening en overgang

Dit hoofdstuk had uitsluitend tot doel het homing-gedrag van duiven descriptief vast te leggen onder cumulatieve reductie van meerdere navigatiecues. In tegenstelling tot Hoofdstuk 5, waar afzonderlijke informatiebronnen centraal stonden, lag hier de focus op de vorm van prestatieverandering wanneer meerdere cues gelijktijdig worden verminderd. De in §6.6 geordende gegevens maken het mogelijk om vast te stellen of gedragsverandering proportioneel verloopt dan wel een duidelijke discontinuïteit vertoont binnen het onderzochte bereik. De resultaten van dit hoofdstuk laten uitdrukkelijk open welke interne processen of integratiestrategieën aan de waargenomen patronen ten grondslag liggen. Er worden geen uitspraken gedaan over dynamische herverdeling van informatiewaarden, interne representaties of besluitvormingsmechanismen. Evenmin wordt beoogd een keuze te maken tussen alternatieve verklaringsmodellen van navigatie. Deze begrenzing vloeit voort uit de formulering van Deelvraag 3 en de gekozen experimentele opzet.

De reikwijdte van de bevindingen is beperkt tot de in §6.4 beschreven configuraties van tweevoudige en drievoudige reductie. De extreme grenssituatie van volledige reductie van alle onderscheiden cues wordt niet empirisch gerealiseerd en valt buiten de scope van dit hoofdstuk. Generalisaties naar andere afstanden, geografische omstandigheden of natuurlijke migratiecontexten worden niet gemaakt. De functionele opbrengst van dit hoofdstuk is daarmee begrenzend van aard. Het maakt zichtbaar of en in welke mate homing-gedrag onder cumulatieve informatiebeperking binnen proportionele variatie blijft, dan wel aanwijzingen vertoont voor een grens binnen het onderzochte bereik. Deze vaststelling

vormt het noodzakelijke vertrekpunt voor Hoofdstuk 7, waarin de hier verkregen patronen worden geplaatst tegenover concurrerende verklaringsmodellen en de bredere problematiek van verklaringspluriformiteit.

Hoofdstuk 7 – Beantwoording Deelvraag 4 (minimale verklaringsaannames)

7.0 Inleiding: positionering van Deelvraag 4

Deelvraag 4 (*“Welke aannames over interne verwerking blijken noodzakelijk om de waargenomen prestaties te begrijpen, en welke aannames kunnen worden losgelaten zonder dat de verklarende samenhang verloren gaat?”*) verschilt in aard van de voorgaande deelvragen. Waar in Hoofdstukken 4 tot en met 6 gedragsuitkomsten onder gecontroleerde variatie centraal stonden, betreft Deelvraag 4 een analytische beoordeling van verklaringsmodellen in het licht van reeds verkregen resultaten. Er wordt geen aanvullende datacollectie verricht en geen nieuwe experimentele conditie geïntroduceerd.

In de empirische hoofdstukken (4 t/m 6) is onderzocht in hoeverre aannames over noodzakelijkheid, dominantie en hiërarchische ordening descriptief noodzakelijk waren om waargenomen gedragsvariatie te karakteriseren. Daarmee is zichtbaar geworden dat prestatiebehoud onder variatie niet automatisch sterke aannames over exclusieve mechanismen afdwingt.

In dit hoofdstuk worden de uitkomsten van Deelvragen 1 tot en met 3 systematisch in verband gebracht met de status van deze aannames. Het doel is niet het aanwijzen van één doorslaggevend model, maar het expliciteren van de mate waarin aannames binnen het onderzochte bereik noodzakelijk, niet-noodzakelijk of niet-beslisbaar blijken.

7.1 Empirische inzichten Deelvragen 1–3

De empirische trajecten uit Hoofdstukken 4 tot en met 6 vertonen een consistent patroon. Bij Deelvraag 1 bleef classificatieprestatie onder systematische variatie van stimuluskenmerken proportioneel verschuiven, zonder abrupte instorting binnen het gehanteerde bereik. Zowel exemplarische als niet-exemplarische beschrijvingen bleven empirisch compatibel met de waargenomen gegevens. Bij Deelvraag 2 leidde reductie of manipulatie van afzonderlijke navigatiecues tot meetbare verschuivingen in terugkeerpercentage en terugkeertijd, maar niet tot systematisch verlies van doelgericht terugkeer-gedrag binnen het onderzochte bereik. Bij Deelvraag 3 trad bij cumulatieve reductie verdere prestatieverschuiving op, zonder identificatie van een duidelijke grensconditie waarin doelgericht gedrag abrupt wegviel. Gezamenlijk wijzen deze bevindingen op een patroon waarin gedragsverandering onder variatie proportioneel blijft en binnen de gehanteerde configuraties geen duidelijke discontinuïteit vertoont.

7.2 Druk op aannames van noodzakelijkheid en dominantie

In Hoofdstuk 3 zijn verklaringsmodellen besproken waarin aannames over noodzakelijkheid, dominantie en hiërarchische ordening van informatiebronnen een centrale rol spelen. Deze aannames impliceren dat onder voldoende reductie van relevante informatie een kwalitatieve omslag in gedrag verwacht mag worden, dan wel dat verstoring van een dominante cue leidt tot systematisch en niet-gradueel prestatieverlies. De empirische patronen uit Deelvragen 1 tot en met 3 plaatsen deze aannames onder spanning. In geen van de onderzochte domeinen werd binnen het gehanteerde bereik een abrupt omslagpunt geïdentificeerd waarbij gedrag structureel desorganiseert. Zowel onder

variatie van stimuluskenmerken als onder reductie van afzonderlijke of meerdere navigatiecues bleef gedragsverandering proportioneel ten opzichte van de mate van manipulatie.

Dit patroon reduceert de descriptieve noodzaak van sterke aannames over exclusieve noodzakelijkheid. Wanneer doelgericht gedrag blijft optreden ondanks reductie van een individuele informatiebron, kan noodzakelijkheid in strikte zin niet zonder meer worden gehandhaafd. Evenmin wordt binnen het onderzochte bereik een stabiele hiërarchische dominantie van één cue ondubbelzinnig zichtbaar. Daarmee volgt echter geen eliminatie van betrokken verklaringsmodellen. De empirische bevindingen sluiten het bestaan van dominante of noodzakelijke mechanismen niet uit; zij beperken slechts de mate waarin dergelijke aannames descriptief onontbeerlijk zijn om het waargenomen gedrag te karakteriseren. Modellen waarin meerdere informatiebronnen gelijktijdig bijdragen blijven binnen deze grenzen empirisch compatibel.

De spanning die hier zichtbaar wordt, betreft derhalve niet de mogelijkheid van bepaalde mechanismen, maar de mate waarin sterke aannames over noodzakelijkheid en dominantie door de beschikbare gedragsdata worden afgedwongen.

7.3 Systematische ordening van aannamestructuren

In het voorgaande is per deelvraag besproken welke aannames empirisch onder druk zijn gezet. Om de beantwoording van Deelvraag 4 te structureren, worden deze bevindingen hieronder expliciet geordend. Het gaat niet om bevestiging of weerlegging van verklaringsmodellen als geheel, maar om de status van afzonderlijke aannames binnen het gehanteerde experimentele kader. Met “noodzakelijk” wordt hier bedoeld: een aanname waarvan loslating leidt tot verlies van beschrijvende samenhang van het waargenomen gedrag. Met “niet noodzakelijk” wordt bedoeld: een aanname die kan worden losgelaten zonder dat prestatiebehoud onverklaarbaar wordt. Met “niet beslisbaar” wordt bedoeld: een aanname waarvan de status binnen het gekozen ontwerp niet eenduidig kon worden vastgesteld.

Domein	Onderzochte aanname	Empirische status binnen dit ontwerp	Toelichting
Classificatie (DV1)	Prestatie vereist opslag van afzonderlijke stimulus-aanbiedingen	Niet noodzakelijk	Prestatiebehoud trad op onder variatie waarbij stimulus-identiteit werd gewijzigd
Classificatie (DV1)	Prestatie vereist samenvattend prototype	Niet beslisbaar	Gegevens compatibel met zowel exemplar- als prototype-beschrijving
Homing (DV2)	Een specifieke cue is strikt noodzakelijk	Niet noodzakelijk	Reductie van afzonderlijke cues leidde niet tot prestatie-instorting
Homing (DV2)	Dominante cue veroorzaakt proportioneel	Gedeeltelijk houdbaar	Graduele verschuivingen zichtbaar, maar geen exclusieve dominantie aantoonbaar

Domein	Onderzochte aanname	Empirische status binnen dit ontwerp	Toelichting
	prestatieverlies bij verstoring		
Homing (DV3)	Cumulatieve reductie leidt tot drempel- of instortingsgedrag	Niet aangetoond binnen variatiegrenzen	Prestatieveranderingen bleven proportioneel
Homing (DV3)	Systeemgedrag berust op redundante integratie	Compatibel, maar niet exclusief	Geen eliminatie van alternatieve beschrijvingen

Tabel 7.3 – Status van onderzochte aannames binnen het experimentele kader

Deze ordening maakt zichtbaar dat de empirische studies in dit proefschrift niet hebben geleid tot eliminatie van verklaringspluraliteit, maar tot differentiatie van aannamestatus. Sommige aannames blijken niet noodzakelijk binnen het gehanteerde ontwerp; andere blijven compatibel met de gegevens zonder exclusief bevestigd te worden. De uitkomst van Deelvraag 4 is daarmee geen selectie van één verklaringsmodel, maar een explicitering van de aannamestructuur die door het empirisch materiaal wordt begrensd.

7.4 Verklaringspluraliteit binnen het onderzochte bereik (gereduceerd)

De ordening in Tabel 7.1 maakt zichtbaar dat binnen het gehanteerde experimentele kader meerdere verklaringskaders descriptief compatibel blijven met dezelfde gedragsdata. In geen van de onderzochte domeinen werd een zodanige gedragsdiscontinuïteit vastgesteld dat een exclusieve keuze voor één verklaringsstructuur empirisch werd afgedwongen. Deze constatering is strikt gebonden aan het onderzochte bereik. Er wordt geen uitspraak gedaan over mogelijke grenscondities buiten de gehanteerde variatie, noch over de mate waarin alternatieve experimentele configuraties tot verdere differentiatie zouden kunnen leiden. De hier vastgestelde pluraliteit betreft uitsluitend de verhouding tussen de toegepaste variatiedimensies en de observeerbare gedragsuitkomsten.

7.5 Methodologische implicaties voor beoordeelbaarheid

Wanneer meerdere verklaringsmodellen binnen hetzelfde experimentele bereik descriptief toereikend blijven, verschuift de beoordelvraag van prestatievergelijking naar explicitering van aannamestructuren. De empirische hoofdstukken hebben laten zien dat variatie van stimuluskenmerken en navigatiecues geen ondubbelzinnige eliminatie van verklaringslijnen afdwingt. Beoordeelbaarheid krijgt daarmee een procedurele dimensie: niet de mate van prestatiebehoud als zodanig, maar de mate waarin aannames expliciet, differentieerbaar en empirisch aanspreekbaar zijn, wordt het centrale criterium. Deelvraag 4 betreft derhalve geen selectie van een best presterend model, maar een ordening van aannamestatus binnen het onderzochte bereik.

7.6 Afbakening en overgang

Dit hoofdstuk heeft geen nieuwe empirische gegevens geïntroduceerd en geen verklaringsmodel geselecteerd. De analyse heeft zich beperkt tot het expliciteren van de aannames die binnen het onderzochte bereik noodzakelijk, niet-noodzakelijk of niet-beslisbaar blijken. De reikwijdte van deze vaststellingen is begrensd tot het experimentele kader van Hoofdstukken 4 tot en met 6. Er worden geen uitspraken gedaan over mogelijke grenscondities buiten dit bereik, noch over andere gedragsdomeinen of soorten. Hoofdstuk 8 formuleert op basis van deze ordening het expliciete antwoord op Deelvraag 4

Hoofdstuk 8 – Conclusie, discussie, vervolgonderzoek.

8.1 Beantwoording van de deelvragen en synthese

In deze paragraaf worden eerst de afzonderlijke deelvragen beantwoord op basis van de in Hoofdstukken 4 tot en met 7 gerapporteerde bevindingen, vervolgens wordt na synthese de centrale onderzoeksvraag beantwoord.

8.1.1 Deelvraag 1 – Patroonherkenning en classificatie

De bevindingen met betrekking tot classificatiegedrag tonen dat postduiven onder gecontroleerde variatie van stimulus-exemplaren stabiele responsfrequenties blijven vertonen binnen vooraf gedefinieerde taakformats. Introductie van nieuwe, niet-identieke exemplaren leidt tot meetbare maar beperkte verschuivingen in responsverdelingen, zonder dat classificatiegedrag uiteenvalt. Prestatiebehoud blijkt daarmee niet afhankelijk van exacte herhaling van eerder aangeboden stimuli. Tegelijkertijd dwingt het empirisch materiaal niet tot aanname van abstracte, talige of semantisch geïnterpreteerde representaties. De gegevens laten zien dat strikt exemplarische binding onvoldoende is om gedrag volledig te beschrijven, maar reduceren de onderbepaaldheid tussen exemplar-gebaseerde en meer globale beschrijvingskaders niet. Deelvraag 1 kan daarmee bevestigend maar met begrenzungen worden beantwoord: classificatiegedrag vertoont stabiliteit onder variatie, zonder dat deze stabiliteit tot één noodzakelijk verklaringskader reduceert.

8.1.2 Deelvraag 2 – Besluitvorming onder variatie van afzonderlijke navigatiecues

De veldstudies onder variatie van afzonderlijke navigatiebronnen laten zien dat homing-prestaties gradueel verschuiven wanneer specifieke informatiebronnen worden beperkt of gemodificeerd. Terugkeerpercentages en gemiddelde terugkeertijden veranderen systematisch, maar blijven binnen een bandbreedte waarin doelgericht gedrag behouden blijft. Geen van de afzonderlijk onderzochte cues blijkt binnen het gehanteerde bereik strikt noodzakelijk voor het optreden van homing-gedrag. In meerdere condities is een consistente, proportionele prestatieverschuiving zichtbaar. De initiële oriëntatie-afwijking vertoont een sterke positieve samenhang met de terugkeertijd. Na correctie voor gemiddelde conditieverschillen blijft een kleinere, maar nog steeds significante positieve samenhang bestaan. Ook controle voor vrijlatingsafstand verandert de richting van dit verband niet. Deelvraag 2 kan derhalve worden beantwoord in termen van graduele gevoeligheid: besluitvorming onder variatie van afzonderlijke navigatiebronnen blijft functioneel betrouwbaar, terwijl exclusieve noodzakelijkheid van één cue empirisch niet wordt afgedwongen.

8.1.3 Deelvraag 3 – Prestatiebehoud onder gecombineerde variatie

Onder gecombineerde manipulatie wordt een cumulatieve prestatieverschuiving waargenomen. Het terugkeerpercentage daalt, de gemiddelde terugkeertijd neemt toe, routes worden minder direct en de gemiddelde initiële oriëntatie-afwijking wordt groter. Onder D3 keert niettemin 86,7% van de duiven binnen het observatievenster terug. Er treedt daarmee geen alles-of-nietsovergang op binnen de onderzochte configuraties. Cumulatieve druk leidt daarmee tot prestatiedegradatie, maar niet tot een volledige collaps. Ook onder verhoogde systeemdruk blijft homing-gedrag herkenbaar als doelgericht patroon. Verklaringspluraliteit blijkt niet beperkt tot geïsoleerde variaties (Hoofdstuk 5), maar persisteert onder gecombineerde belasting (Hoofdstuk 6). Deelvraag 3 wordt aldus beantwoord in termen van robuuste maar begrensde degradatie: meerdere aannamesstructuren blijven empirisch compatibel, zelfs wanneer meerdere veronderstelde mechanismen gelijktijdig onder druk staan.

8.1.4 Deelvraag 4 – Beoordeelbaarheid van verklaringsmodellen

Op basis van de empirische bevindingen uit Deelvragen 1 tot en met 3 kan worden vastgesteld dat verklaringsmodellen onderling moeilijk elimineerbaar blijven zolang zij compatibel zijn met waargenomen prestatiebehoud binnen het onderzochte variatiedomein. De explicitering van aannames maakt zichtbaar welke elementen niet noodzakelijk blijken, maar leidt niet tot reductie tot één dominant model. Verklaringspluraliteit blijkt in dit domein, binnen het gehanteerde experimentele bereik, geen louter tijdelijk gevolg van beperkte data, maar een structureel kenmerk van de relatie tussen gedragsstabiliteit en verklaringsstructuur zoals hier onderzocht (vgl. Mitchell, 2002)

8.1.5 Synthese – Beantwoording van de centrale onderzoeksvraag

De centrale onderzoeksvraag luidde: *“In hoeverre kunnen postduiven consistente en betrouwbare gedragsmatige beslissingen nemen onder structurele onzekerheid, zonder expliciet semantisch begrip of transparante interne representaties?”* De bevindingen tonen dat postduiven onder afzonderlijke variatie van navigatiecues (Hoofdstuk 5) en onder cumulatieve variatie (Hoofdstuk 6) robuuste prestaties blijven leveren. Geen enkele onderzochte aanname over interne representaties blijkt daarbij als strikt noodzakelijk afdwingbaar. Betrouwbare gedragsmatige uitkomsten blijken mogelijk zonder dat volledige verklarende transparantie empirisch kan worden afdgedwongen. Het meest robuuste resultaat van dit onderzoek is niet de bevestiging van één verklaringsmodel, maar de persistentie van prestatie onder verklaringspluraliteit binnen het onderzochte bereik. Prestatiebehoud valt in dit domein niet samen met verklaringsreductie.

8.2 Discussie

8.2.1 Onderbepaaldheid als empirische uitkomst: triviaal of begrensd?

Een voor de hand liggende kritiek luidt dat de geconstateerde onderbepaaldheid weinig verrassend is. Biologische systemen zijn redundant, adaptief en multi-causaal. Vanuit complexiteits- en systeemperspectief kan worden betoogd dat verklaringspluraliteit te verwachten is. Deze redenering opereert echter op een abstract niveau. Dat systemen multi-causaal kunnen zijn, impliceert niet dat verklaringsreductie in een concreet empirisch domein onmogelijk is. Het was vooraf niet bekend in

hoeverre redundantie functioneel compenseert, of cumulatieve verstoring tot abrupte collaps zou leiden, of onder gecombineerde druk één informatiebron alsnog dominant zou blijken. De bijdrage van dit onderzoek ligt daarom niet in het bevestigen van complexiteit als zodanig, maar in het empirisch begrenzen van haar effect: binnen het onderzochte parameterbereik leidt systematische variatie niet tot eliminatie van verklaringspluraliteit. Onderbepaaldheid blijkt daarmee geen tautologische gevolgtrekking uit systeemcomplexiteit, maar een empirisch gesitueerde uitkomst.

8.2.2 Interne validiteit: waar schuurt het ontwerp?

Het onderzoeksontwerp was aanname-gedreven en niet opgezet als competitief modelselectie-experiment. Deze keuze maakte proportionele toetsing van aannames mogelijk zonder destabilisatie van het gedragsmatige systeem. Tegelijkertijd introduceert deze benadering een spanning. Graduele variatie kan pluraliteit zichtbaar maken, maar ook stabiliseren. Extreme parameterwaarden werden niet onderzocht; een mogelijke drempel of instorting buiten het onderzochte bereik kan daarom niet worden uitgesloten. De conclusie “geen eliminatie” geldt expliciet binnen het gehanteerde variatiedomein. Een tweede punt betreft de operationalisering van ‘prestatie’. In dit onderzoek is prestatie gedragsmatig gedefinieerd (terugkeerpercentage, oriëntatie-afwijking, terugkeertijd, route-index, responsfrequentie). Deze maten zijn reproduceerbaar, maar reduceren het fenomeen tot kwantificeerbare uitkomsten. Fijnmaziger trajectdata of fysiologische metingen hadden mogelijk sterkere modeldifferentiatie opgeleverd. De vastgestelde onderbepaaldheid geldt dus op het niveau van deze gedragsconstructie. De interne validiteit is daarmee sterk binnen het gekozen ontwerp, maar de reikwijdte ervan wordt mede bepaald door proportionaliteitskeuzes.

8.2.3 Betrouwbaarheid: stabiliteit versus homogeniteit

Betrouwbaarheid is in dit onderzoek opgevat als patroonstabiliteit, niet als homogeniteit. Het within-subjectontwerp maakt zichtbaar dat individuele duiven verschillend reageren op veranderingen in cue-configuratie. Omdat iedere duif iedere conditie slechts eenmaal doorloopt, kan geen stabiliteit van individuele gedragsprofielen binnen dezelfde conditie worden vastgesteld. Het ontwerp controleert wel gedeeltelijk voor interindividuele verschillen in basisprestatie, doordat dezelfde dieren onder alle condities worden onderzocht. Deze heterogeniteit verhoogt de ecologische plausibiliteit, maar compliceert interpretatie. Pluraliteit kan deels het resultaat zijn van populatieverschillen in strategieconfiguratie. Hoewel het ontwerp met herhaalde metingen interindividuele verschillen adresseert, blijft de mogelijkheid bestaan dat individuele analyse scherpere modeldifferentiatie zou tonen. Daarnaast kan herhaalde blootstelling aan variatie subtiële herweging van informatiebronnen hebben geïnitieerd. De waargenomen stabiliteit kan dus mede berusten op adaptieve herconfiguratie van informatiebronnen tijdens het experiment. Dit versterkt het beeld van flexibiliteit, maar maakt onderscheid tussen structurele en dynamische pluraliteit moeilijker.

8.2.4 Interpretatieve drukpunten

De centrale claim — persistentie van verklaringspluraliteit ondanks systematische variatie — rust op drie expliciteerbare aannames. Ten eerste wordt verondersteld dat de gekozen gedragsmaten adequaat zijn om relevant prestatiebehoud te registreren. Indien fijnmaziger gegevens sterkere modeldifferentiatie zouden tonen, kan pluraliteit deels een functie van meetresolutie zijn. Ten tweede is de representativiteit van de variatieconfiguraties bepalend. De afwezigheid van collaps onder

gecombineerde variatie wordt geïnterpreteerd als robuustheid binnen ecologisch plausible grenzen. Dat impliceert niet dat reductie buiten deze grenzen principieel uitgesloten is. Ten derde was het onderzoeksprogramma gericht op toetsing van afdwingbaarheid van reductie, niet op competitieve modeleliminatie. De data tonen dat reductie binnen dit kader niet wordt afgedwongen; zij bewijzen niet dat reductie onder alle denkbare condities onmogelijk is.

8.2.5 Synthese van de discussie

Gezamenlijk ontstaat een proportioneel beeld. Het onderzoek toont robuust prestatiebehoud en persistentie van verklaringspluraliteit binnen de onderzochte variatiebandbreedtes. Aannames worden begrensd, maar niet geëlimineerd. Extreme parameterwaarden zijn niet onderzocht, de meetresolutie is gedragsmatig, populatieheterogeniteit kan pluraliteit versterken en reductie buiten het onderzochte bereik blijft theoretisch denkbaar. Deze beperkingen ondermijnen de centrale conclusie niet, maar situeren haar. De uitkomst is geen algemene uitspraak over biologische complexiteit, maar een empirisch begrensde vaststelling: binnen dit ontwerp, onder deze configuraties en op dit gedragsniveau blijft prestatiebehoud persistent zonder verklaringsreductie.

8.3 Aanbevelingen voor vervolgonderzoek

De resultaten van dit proefschrift hebben verklaringspluraliteit niet geëlimineerd, maar begrensd binnen een specifiek variatiebereik en meetniveau. De in §8.2 besproken beperkingen — variatiebandbreedte, gedragsresolutie en populatiestructuur — fungeren daarmee niet alleen als relativering, maar ook als richting voor vervolgonderzoek.

Een eerste lijn betreft systematische verkenning van parametergrenzen. In het huidige ontwerp is gekozen voor graduele en proportionele variatie. Daardoor zijn mogelijke kritische omslagpunten niet bereikt. Toekomstig onderzoek kan expliciet nagaan of er parameterwaarden bestaan waarbij pluraliteit verschuift naar sterker modelonderscheid, of dat robuustheid ook onder verhoogde systeemdruk behouden blijft.

Een tweede lijn betreft verfijning van het meetniveau. Prestatie is hier gedragsmatig en relatief globaal geoperationaliseerd. Fijnmaziger trajectanalyse of real-time modellering van koerscorrecties kan uitwijzen of subtiele verschillen tussen aannamestructuren op hoger resolutieniveau zichtbaar worden — of dat ook daar meerdere beschrijvingen compatibel blijven.

Een derde lijn betreft analyse op individueel niveau. Indien individuele dieren consistent verschillende strategieconfiguraties hanteren, kan pluraliteit mede een populatie-effect zijn. Indien ook op individueel niveau meerdere beschrijvingen overeind blijven, wijst dit op diepere systeemmatige onderbepaaldheid.

Daarnaast kan onderzoek op andere beschrijvingsniveaus — fysiologisch, neuronaal of computationeel — de vraag beantwoorden of reductie beter zichtbaar wordt onder het gedragsniveau. Ten slotte kan een comparatieve benadering uitwijzen of het hier beschreven patroon domeinspecifiek is of breder voorkomt in complexe adaptieve systemen. Vervolgonderzoek richt zich daarmee niet primair op het aanwijzen van één dominant model, maar op het bepalen van de condities waaronder reductie afdwingbaar wordt — of juist niet.

8.4 Slotbeschouwing

Dit onderzoek heeft geen alles verklarend model opgeleverd en evenmin bestaande verklaringskaders gereduceerd. Het heeft wel laten zien onder welke condities robuust gedrag kan voortbestaan zonder dat verklarende transparantie proportioneel toeneemt. Binnen het onderzochte domein blijken stabiliteit en onderbepaaldheid gelijktijdige kenmerken van hetzelfde systeem. Deze vaststelling blijft empirisch begrensd tot de gehanteerde variatieconfiguraties en het gekozen gedragsniveau. De bredere implicatie betreft de verhouding tussen functioneren en begrijpen: betrouwbare prestaties impliceren niet noodzakelijk verklaringsreductie. In de epiloog wordt deze spanning verder doordacht, met verschuiving van het specifieke gedragsdomein naar algemene kenmerken van systemen waarin prestatie overtuigend is, terwijl verklaringen begrensd blijven.

Epiloog – Over prestatie, verklaring en systeemarchitectuur

I. ‘Epistemologische generalisatie’ ?. Dit proefschrift heeft zich op het eerste gezicht beperkt tot een gedragsbiologisch domein: classificatie en navigatie bij postduiven onder gecontroleerde variatie. Het centrale resultaat was nuchter geformuleerd. Prestatiebehoud bleek robuust, terwijl verklaringsreductie uitbleef. Onder systematische druk werden aannames begrensd, maar niet geëlimineerd. Pluraliteit bleek persistent. Wat in eerste instantie als een domein-specifieke bevinding kan worden gelezen, nodigt bij nadere beschouwing uit tot een bredere reflectie. De combinatie van drie kenmerken — redundante integratie van meerdere informatiebronnen, adaptieve herweging onder variatie, en stabiele gedragsmatige uitkomsten — lijkt een systeemtype te markeren waarin prestatie en verklarende transparantie niet noodzakelijk samenvallen. In dergelijke systemen is gedrag betrouwbaar en reproduceerbaar, maar blijft de interne organisatie slechts gedeeltelijk herleidbaar tot één enkel verklaringskader. Dat is geen tekortkoming van onderzoek, maar een aanwijzing dat de relatie tussen functioneren en begrijpen minder lineair is dan vaak wordt verondersteld. Reductie is niet principieel uitgesloten, maar blijkt in de praktijk begrensd door de wijze waarop het systeem is georganiseerd.

De postduif fungeert in dit proefschrift dan ook minder als object van verwondering dan als concreet voorbeeld van een architectuur waarin meerdere informatiekkanalen elkaar wederzijds kunnen compenseren en waarin adaptiviteit ontstaat uit blootstelling aan variatie. Prestatie wordt niet gedragen door één dominante as, maar door de interactie van heterogene bijdragen. Juist die heterogeniteit maakt het systeem robuust — en tegelijk resistent tegen eenvoudige verklaringsreductie. Dit spanningsveld is niet beperkt tot biologische systemen. Ook buiten het organische domein bestaan systemen waarvan prestaties overtuigend zijn, terwijl hun interne dynamiek slechts gedeeltelijk transparant is. In het bijzonder systemen die leren op basis van grootschalige blootstelling aan variatie en die hun functioneren baseren op statistische herweging van heterogene inputbronnen vertonen een vergelijkbare structuur: zij leveren stabiele uitkomsten zonder dat één enkel verklaringsmodel volledig toereikend is om hun gedrag te beschrijven.

De parallel is geen identiteit. Biologische en kunstmatige systemen verschillen in materiaal, evolutiegeschiedenis en implementatie. Toch delen zij een architectonisch kenmerk: robuuste prestaties kunnen voortkomen uit redundantie, grootschalige blootstelling en adaptieve integratie, zonder dat volledige interne uitlegbaarheid voorwaarde is voor functioneren. Dit roept een bredere epistemologische vraag op. Indien er systeemtypen bestaan waarin prestatiebehoud structureel samengaat met verklaringspluraliteit, dan kan onderbepaaldheid niet louter worden opgevat als een tijdelijk gebrek aan kennis. Zij kan in bepaalde gevallen een emergente eigenschap zijn van de architectuur zelf. De vraag verschuift dan van “welk model is het juiste?” naar “onder welke condities is reductie realistisch verwachtbaar?” Voor toekomstig systeemontwerp — biologisch geïnspireerd of artificieel — impliceert dit dat robuustheid en uitlegbaarheid niet vanzelfsprekend in elkaars verlengde liggen. Systemen die worden geoptimaliseerd voor adaptiviteit onder variatie kunnen verklaringsresistent blijken, juist doordat zij geen hiërarchisch enkelvoudige structuur bezitten. Dat is geen normatieve uitspraak over wenselijkheid, maar een analytische constatering over samenhang tussen architectuur en kenbaarheid.

De empirische studie van postduifgedrag heeft deze spanning zichtbaar gemaakt in een concreet natuurwetenschappelijk kader. Zij pretendeert niet een algemeen systeemtheoretisch model te leveren, maar zij biedt wel een gearticuleerd voorbeeld van hoe prestatie, adaptiviteit en onderbepaaldheid elkaar kunnen kruisen. In die zin fungeert het onderzochte domein als illustratie van een breder vraagstuk: hoe wij omgaan met systemen die betrouwbaar functioneren zonder dat zij

volledig in één verklarend raster passen. De hier gepresenteerde bevindingen laten zich daarom lezen als zowel een afronding als een opening. Zij sluiten het specifieke empirische onderzoek af, maar openen een bredere reflectie op de verhouding tussen gedrag, model en begrip — een reflectie die niet beperkt blijft tot de studie van postduiven, maar zich uitstrekt tot andere domeinen waarin prestaties overtuigen, terwijl verklaringen noodzakelijkerwijs meervoudig blijven

II. Exploratie. Wat in het voorgaande is beschreven als een spanningsveld tussen robuuste prestatie en blijvende verklaringspluraliteit beperkt zich niet tot biologische navigatiesystemen. In hedendaagse kunstmatige leersystemen, in het bijzonder systemen die functioneren op basis van grootschalige blootstelling aan heterogene datasets en statistische gewichtsaanpassing in zeer hoge-dimensionale parameterstructuren, manifesteert zich een vergelijkbare architectonische constellatie. Deze systemen worden niet geconstrueerd rond één enkel verklarend principe, maar ontwikkelen hun functioneren via iteratieve aanpassing op basis van grootschalige variatie. In hun meest vergaande vorm opereren zij op basis van wat als het 'AL' kan worden aangeduid: de verzameling van alle in digitale vorm beschikbare tekstuele, visuele en symbolische data die in trainingsprocedures wordt geïntegreerd. Juist deze allesomvattendheid impliceert dat het geen verzameling naast andere verzamelingen betreft, maar een structurele totaliteit van beschikbare digitale variatie waaruit het systeem statistische regulariteiten destilleert.

De prestaties van dergelijke systemen kunnen opvallend stabiel en adaptief zijn. Tegelijkertijd blijkt het moeilijk om hun interne configuratie te reduceren tot één exclusief verklaringsschema dat zowel volledig als noodzakelijk is. Pogingen tot uitlegbaarheid resulteren veelal in meerdere, onderling compatibele reconstructies van de interne werking, zonder dat één daarvan met recht als definitief kan worden aangemerkt. De spanning tussen functioneren en verklaren die in het biologische domein werd vastgesteld, lijkt hier opnieuw zichtbaar te worden, zij het in een andere materiële en technische context. De analogie met het in dit proefschrift onderzochte systeem betreft dan ook niet een overeenkomst in mechanisme, maar in architectuur. Zowel in het biologische als in het kunstmatige geval berust robuust gedrag op redundantie, gedistribueerde representatie en adaptieve herweging van signalen onder voortdurende blootstelling aan variatie. In beide gevallen kan stabiele output worden waargenomen, terwijl verschillende verklaringskaders compatibel blijven met het geobserveerde gedrag. Reductie tot één noodzakelijke verklaringssas blijkt niet afdwingbaar via analyse van output alleen. De interne organisatie kan slechts indirect worden gereconstrueerd, en die reconstructie blijft in zekere zin meervoudig. Dit suggereert dat onderbepaaldheid in dergelijke systemen niet eenvoudigweg moet worden opgevat als een tijdelijk gevolg van beperkte kennis, maar mogelijk samenhangt met hun architectonische opbouw. Waar redundantie en grootschalige variatie structureel zijn ingebed, ontstaat robuustheid niet ondanks, maar dankzij meervoudigheid. Verklaringsresistentie kan dan een neveneffect zijn van de wijze waarop stabiliteit wordt gegenereerd.

Voor het ontwerp van toekomstige kunstmatige systemen heeft dit implicaties. Indien robuuste prestaties voortkomen uit architecturale pluraliteit en grootschalige integratie van het AL, dan kan de eis van volledige interne transparantie op gespannen voet staan met adaptieve capaciteit. Dat betekent niet dat uitlegbaarheid overbodig is, maar wel dat zij wellicht niet kan worden gerealiseerd via volledige reductie tot één verklaringsslijn. Mogelijk vraagt zij om alternatieve vormen van karakterisering, waarin meerdere compatibele beschrijvingen naast elkaar kunnen bestaan zonder dat dit als epistemologisch falen wordt opgevat. De studie van postduiven biedt in dit licht geen normatief programma voor kunstmatige intelligentie, maar wel een empirisch gearticuleerd voorbeeld van een systeemtype waarin prestatie, redundantie en verklaringspluraliteit gelijktijdig optreden. Zij laat zien dat de relatie tussen functioneren en begrijpen niet noodzakelijk lineair is. Wanneer vergelijkbare spanningen zich voordoen in systemen die functioneren op basis van het AL, kunnen zij minder worden geïnterpreteerd als anomalie en meer als structurele consequentie van een specifieke vorm van architectuur

III. Interne representatie versus reconstructie achteraf. Een nadere precisering van deze parallel vereist een onderscheid dat in discussies over zowel biologische als kunstmatige systemen vaak impliciet blijft, maar epistemologisch cruciaal is: het onderscheid tussen reconstructie en representatie. Wanneer een systeem robuust functioneert, is het verleidelijk om te veronderstellen dat er intern een coherent, reconstrueerbaar model aanwezig is dat dit functioneren volledig verklaart. In veel gevallen berust onze wetenschappelijke verklaring echter op een reconstructie achteraf, een analytische herordening van waargenomen gedrag in termen van theoretische categorieën die voor de onderzoeker begrijpelijk zijn. Dat reconstructiemodel hoeft niet samen te vallen met de interne representatiestructuur die het systeem feitelijk hanteert.

In het geval van het hier onderzochte biologische systeem betekende dit dat meerdere aannamestructuren compatibel bleven met stabiele gedragsuitkomsten. De verklaringen die werden geformuleerd – bijvoorbeeld in termen van cue-integratie, hiërarchische prioritering of adaptieve herweging – functioneren als interpretatieve kaders die gedrag coherentie verlenen. Zij zijn methodologisch noodzakelijk, maar hun noodzakelijkheid voor de werking van het systeem zelf kan niet zonder meer worden aangenomen. Het gedrag kan stabiel zijn zonder dat het intern georganiseerd is volgens één expliciet reconstrueerbare logica. Een vergelijkbare spanning manifesteert zich bij kunstmatige systemen die worden getraind op basis van het AL. Wanneer dergelijke systemen consistente en semantisch overtuigende output produceren, ontstaat de neiging hun functioneren te beschrijven in termen van impliciete kennisstructuren of latente modellen. De verklaringen die vervolgens worden aangeboden – bijvoorbeeld in termen van vectorruimtes, activatiepatronen of gewichtsverdelingen – zijn pogingen om interne toestanden te reconstrueren in een voor mensen begrijpelijke taal. Maar ook hier geldt dat deze reconstructies niet noodzakelijk samenvallen met de wijze waarop het systeem zichzelf ‘organiseert’. De interne representatie is gedistribueerd, hoogdimensionaal en niet primair ontworpen voor transparantie. De uitleg is een projectie van buitenaf, niet een leesbare blauwdruk van binnenuit.

Het onderscheid tussen reconstructie en representatie maakt duidelijk waarom onderbepaaldheid niet eenvoudig kan worden opgevat als epistemologische tekortkoming. Wanneer meerdere reconstructies consistent zijn met waargenomen prestaties, hoeft dat niet te betekenen dat één van hen de “ware” interne organisatie mist; het kan ook betekenen dat de interne organisatie niet eenduidig correspondeert met één menselijk interpreteerbaar model. In systemen waarin redundantie en grootschalige blootstelling aan variatie centraal staan, kan functioneren voortkomen uit statistische stabiliteit en wederzijdse compensatie, zonder dat deze processen zich laten reduceren tot één hiërarchisch ordende representatie. Dit inzicht heeft implicaties voor de manier waarop kennis over zulke systemen wordt opgevat. Indien robuuste prestaties kunnen worden gegenereerd zonder dat er een transparant, coherent en exclusief model aan ten grondslag ligt, dan wordt begrijpelijkheid geen voorwaarde voor functioneren, maar een afzonderlijke epistemologische laag. De wetenschappelijke verklaring is dan geen directe venster op de interne logica, maar een benadering die gedrag in begrijpelijke termen structureert. Zij is noodzakelijk voor intersubjectieve communicatie en toetsing, maar niet noodzakelijk identiek aan de operationele architectuur van het systeem zelf.

In het licht van het voorgaande kan onderbepaaldheid worden heroverwogen als een mogelijk structureel gevolg van systeemarchitecturen die zijn gebouwd op redundantie, adaptieve herweging en integratie van het AL. Waar zulke architecturen dominant zijn, ontstaat stabiliteit niet door reductie tot één verklaringsas, maar door de interactie van meerdere bijdragen die elkaar gedeeltelijk overlappen en compenseren. Verklaring en functioneren bewegen zich dan in verschillende registers. Het proefschrift heeft deze spanning zichtbaar gemaakt binnen een natuurwetenschappelijk kader; de implicaties ervan reiken echter verder, zonder dat zij daarom minder nauwkeurig hoeven te worden geformuleerd.

Een laatste methodologische verduidelijking betreft de totstandkoming van dit proefschrift. De tekst en de empirische configuraties zijn ontwikkeld via iteratieve interactie met een kunstmatig taalsysteem, onder volledige inhoudelijke selectie, ordening en eindverantwoordelijkheid van de auteur. De in de voorgaande hoofdstukken gepresenteerde gegevens zijn geconstrueerd / gegenereerd binnen het beschreven onderzoeksontwerp en functioneren als analytisch instrument om de grenzen van verklaringsreductie systematisch te verkennen. Deze werkwijze staat niet los van de centrale thematiek van het onderzoek. Integendeel: de wijze van totstandkoming vormt zelf een illustratie van de verhouding tussen architectuur, prestatie en verklarende transparantie die in dit proefschrift is onderzocht.

Literatuurlijst.

- Angelaki, D. E., Gu, Y., & DeAngelis, G. C. (2009). Multisensory integration: Psychophysics, neurophysiology, and computation. *Current Opinion in Neurobiology*, 19(4), 452–458.
- Ashby, F. G., & Maddox, W. T. (2005). Human category learning. *Annual Review of Psychology*, 56, 149–178.
- Berg, M. E., et al. (2011). Categorization of multidimensional stimuli by pigeons. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 37(3), 331–344.
- Biro, D., Guilford, T., Dell’Omo, G., & Lipp, H.-P. (2004). Familiar route loyalty implies visual pilotage in homing pigeons. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(50), 17440–17443.
- Blough, D. S. (1975). Steady-state generalization and discrimination in pigeons. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 1, 3–15.
- Cheng, K., & Spetch, M. L. (2011). Mechanisms of landmark use in mammals and birds. In E. A. Wasserman & T. R. Zentall (Eds.), *The Oxford handbook of comparative cognition*. Oxford University Press.
- Cook, R. G. (Ed.). (2001). *Avian visual cognition*. Comparative Cognition Press.
- Cook, R. G., Katz, J. S., & Cavoto, B. R. (1997). Pigeon perception and discrimination of complex visual stimuli. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 23, 123–143.
- Directive 2010/63/EU of the European Parliament and of the Council of 22 September 2010 on the protection of animals used for scientific purposes.
- Edwards, C. A. (1987). Feature selection and categorization in pigeons. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 13(1), 39–47.
- Ernst, M. O., & Bühlhoff, H. H. (2004). Merging the senses into a robust percept. *Trends in Cognitive Sciences*, 8(4), 162–169.
- European Commission. (2020). *Working document on the implementation of Directive 2010/63/EU on the protection of animals used for scientific purposes*.
- Fetsch, C. R., Pouget, A., DeAngelis, G. C., & Angelaki, D. E. (2012). Neural correlates of reliability-based cue weighting during multisensory integration. *Nature Neuroscience*, 15(1), 146–154.
- Gagliardo, A. (2013). Forty years of olfactory navigation in birds. *Journal of Experimental Biology*, 216, 2165–2171.
- Gagliardo, A., et al. (2009). Homing in pigeons: The role of visual landmarks revisited. *Journal of Experimental Biology*, 212, 353–362.
- Gigerenzer, G., & Selten, R. (Eds.). (2001). *Bounded rationality: The adaptive toolbox*. MIT Press.
- Gigerenzer, G., Todd, P. M., & the ABC Research Group. (1999). *Simple heuristics that make us smart*. Oxford University Press.
- Guilford, T., & Biro, D. (2014). Route-following and landmark-based navigation in pigeons. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 369(1635), 20130048.

- Hempel, C. G. (1965). *Aspects of scientific explanation and other essays in the philosophy of science*. Free Press.
- Herrnstein, R. J., Loveland, D. H., & Cable, C. (1976). Natural concepts in pigeons. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 2(4), 285–302.
- Honig, W. K., & Stewart, K. E. (1988). Pigeons can discriminate locations presented in pictures. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 50, 215–231.
- Jacobs, L. F., & Schenk, F. (2003). Unpacking the cognitive map: The parallel map theory of hippocampal function. *Psychological Review*, 110(2), 285–315.
- Kitano, H. (2004). Biological robustness. *Nature Reviews Genetics*, 5, 826–837.
- Kramer, G. (1953). Wird die Sonnenhöhe bei der Heimfindeorientierung verwertet? *Journal für Ornithologie*, 94, 201–219.
- Kramer, G. (1953). Orientation of birds by the sun. *Nature*, 172, 417–419.
- Laudan, L. (1977). *Progress and its problems: Toward a theory of scientific growth*. University of California Press.
- Lazareva, O. F., & Wasserman, E. A. (2012). Categories and concepts in animals. In E. A. Wasserman & T. R. Zentall (Eds.), *The Oxford handbook of comparative cognition*. Oxford University Press.
- Lea, S. E. G., & Ryan, C. M. E. (1990). Feature analysis of pigeons' acquisition of concept discrimination. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 16, 132–143.
- Mayo, D. G. (2018). *Statistical inference as severe testing*. Cambridge University Press.
- Mayr, E. (1982). *The growth of biological thought: Diversity, evolution, and inheritance*. Harvard University Press.
- Mouritsen, H. (2018). Long-distance navigation and magnetoreception in migratory animals. *Nature*, 558, 50–59.
- Nosofsky, R. M. (1986). Attention, similarity, and the identification–categorization relationship. *Journal of Experimental Psychology: General*, 115, 39–57.
- Nosofsky, R. M. (1992). Exemplars, prototypes, and similarity rules. In A. F. Healy, S. M. Kosslyn, & R. M. Shiffrin (Eds.), *From learning theory to connectionist theory*. Erlbaum.
- Pearce, J. M. (1994). Similarity and discrimination: A selective review and a connectionist model. *Psychological Review*, 101, 587–607.
- Papi, F., Fiore, L., Fiaschi, V., & Benvenuti, S. (1972). Olfaction and homing in pigeons. *Monitore Zoologico Italiano*, 6, 85–95.
- Reed, S. K. (1972). Pattern recognition and categorization. *Cognitive Psychology*, 3, 382–407.
- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J. A., Folke, C., & Walker, B. (2001). Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 413, 591–596.
- Simon, H. A. (1956). Rational choice and the structure of the environment. *Psychological Review*, 63(2), 129–138.

- Smith, J. D., & Minda, J. P. (2000). Thirty categorization results in search of a model. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 26, 3–27.
- Stanford, P. K. (2006). *Exceeding our grasp: Science, history, and the problem of unconceived alternatives*. Oxford University Press.
- Tinbergen, N. (1963). On aims and methods of ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 20, 410–433.
- Turner, B. M., & Wasserman, E. A. (2023). Learning complex category structures. *Psychonomic Bulletin & Review*, 30, 1–19.
- Wallraff, H. G. (2005). *Avian navigation: Pigeon homing as a paradigm*. Springer.
- Wasserman, E. A., et al. (2014). Parallel acquisition of multiple categories by pigeons. *Journal of Experimental Psychology: Animal Learning and Cognition*, 40(3), 267–277.
- Watanabe, S. (1993). Object–picture equivalence in the pigeon. *Behavioural Processes*, 30, 1–13.
- Weisberg, M. (2007). Three kinds of idealization. *The Journal of Philosophy*, 104(12), 639–659.
- Wiltschko, R., & Wiltschko, W. (1972). Magnetic compass of European robins. *Science*, 176, 62–64.
- Wiltschko, R., & Wiltschko, W. (2005). Magnetic orientation and magnetoreception in birds. *Journal of Experimental Biology*, 208, 2589–2599.

Bijlage A: Ruwe data hoofdstuk 5.

(Dataset: 30 duiven × 5 condities = 150 proefvluchten.)

Toelichting bij bijlage A – Ruwe dataset DV2 (Homing onder afzonderlijke cue-variatie).

Deze bijlage bevat de volledige ruwe dataset waarop de analyses in Hoofdstuk 5 zijn gebaseerd. Dertig postduiven voerden ieder eenmaal de controleconditie en de vier condities met afzonderlijke cue-manipulatie uit. De dataset omvat daarmee 150 proefvluchten: dertig gekoppelde waarnemingen per conditie.

A.1 Codering en observatievenster. Alle duiven keerden uiteindelijk terug naar de thuislocatie. Episodes met Terugkeer = 0 betreffen aankomst buiten het vooraf vastgestelde observatievenster van 240 minuten. Voor deze episodes wordt geen terugkeertijd binnen het analytische venster gerapporteerd; zij blijven wel in de dataset opgenomen voor de berekening van tijdige terugkeer.

A.2 Prestatievariabelen. Per proefvlucht zijn vastgelegd: Episode-ID, datum, Duif-ID, conditiecode, vrijlatingsafstand, windsterkte, beschikbaarheid van de vier navigatiecues, tijdige terugkeer, terugkeertijd, initiële oriëntatie-afwijking en route-index. Iedere Duif-ID komt eenmaal voor binnen elk van de vijf condities. De biologische steekproef omvat daarmee dertig duiven; de 150 rijen zijn gekoppelde waarnemingen en geen 150 onafhankelijke dieren.

A.3 Afstandsopzet en gegevenscontrole. Iedere conditie bevat exact zes proefvluchten op elk van vijf vrijlatingsafstanden (86, 88, 90, 92 en 94 km). Daardoor bedraagt de afstandsrange per conditie 86–94 km en is de gemiddelde afstand steeds 90 km. De verdeling is over Duif-ID's en testdata geroteerd; tussen twee vluchten van dezelfde duif liggen minimaal elf dagen. De tabel is voor controleerbaarheid geordend op conditiecode en Duif-ID, terwijl de datums de gerandomiseerde uitvoeringsvolgorde weerspiegelen. Binnen alle vijf condities bestaat bij tijdige terugkeer een positief verband tussen afstand en terugkeertijd. Deze controles dienen uitsluitend ter beoordeling van de interne consistentie van de synthetische dataset.

Episode-ID	Datum	Duif-ID	Conditie	Afstand (km)	Wind (Bft)	Mag.	Olif.	Zon	Vfs.	Tijdig	Tijd (min)	Afwijking (°)	Route-index
E001	2025-09-01	D1	C0	86	2	1	1	1	1	1	65,6	13,4	0,870
E002	2025-09-01	D2	C0	86	2	1	1	1	1	1	65,9	12,5	0,866
E003	2025-09-01	D3	C0	86	2	1	1	1	1	1	65,2	6,8	0,881
E004	2025-09-01	D4	C0	86	2	1	1	1	1	1	65,9	9,2	0,881
E005	2025-09-01	D5	C0	86	2	1	1	1	1	1	66,1	10,0	0,864
E006	2025-09-01	D6	C0	86	2	1	1	1	1	1	68,0	11,1	0,863
E007	2025-09-26	D7	C0	88	3	1	1	1	1	1	69,2	11,1	0,859
E008	2025-09-26	D8	C0	88	3	1	1	1	1	1	69,1	14,2	0,859
E009	2025-09-26	D9	C0	88	3	1	1	1	1	1	68,4	9,4	0,868
E010	2025-09-26	D10	C0	88	3	1	1	1	1	1	71,9	12,9	0,860
E011	2025-09-26	D11	C0	88	3	1	1	1	1	1	68,2	9,1	0,881
E012	2025-09-26	D12	C0	88	3	1	1	1	1	1	69,0	12,6	0,870
E013	2025-10-22	D13	C0	90	4	1	1	1	1	1	72,2	12,2	0,859
E014	2025-10-22	D14	C0	90	4	1	1	1	1	1	71,8	11,1	0,862
E015	2025-10-22	D15	C0	90	4	1	1	1	1	1	72,4	10,1	0,876
E016	2025-10-22	D16	C0	90	4	1	1	1	1	1	72,9	10,2	0,868
E017	2025-10-22	D17	C0	90	4	1	1	1	1	1	74,4	15,8	0,849
E018	2025-10-22	D18	C0	90	4	1	1	1	1	1	72,6	15,6	0,849
E019	2025-09-19	D19	C0	92	3	1	1	1	1	1	71,4	13,1	0,855
E020	2025-09-19	D20	C0	92	3	1	1	1	1	1	72,4	9,9	0,872
E021	2025-09-19	D21	C0	92	3	1	1	1	1	1	73,4	13,9	0,868
E022	2025-09-19	D22	C0	92	3	1	1	1	1	1	73,8	12,4	0,861
E023	2025-09-19	D23	C0	92	3	1	1	1	1	1	70,1	6,5	0,886
E024	2025-09-19	D24	C0	92	3	1	1	1	1	1	71,6	9,4	0,867
E025	2025-10-15	D25	C0	94	4	1	1	1	1	1	75,1	11,1	0,862
E026	2025-10-15	D26	C0	94	4	1	1	1	1	1	73,0	10,8	0,870
E027	2025-10-15	D27	C0	94	4	1	1	1	1	1	74,3	9,1	0,871
E028	2025-10-15	D28	C0	94	4	1	1	1	1	1	72,0	7,1	0,880
E029	2025-10-15	D29	C0	94	4	1	1	1	1	1	75,3	15,6	0,848
E030	2025-10-15	D30	C0	94	4	1	1	1	1	1	76,3	13,9	0,853
E031	2025-10-06	D1	C1	88	2	0	1	1	1	1	70,7	18,0	0,831
E032	2025-10-06	D2	C1	88	2	0	1	1	1	1	70,0	16,7	0,837
E033	2025-10-06	D3	C1	88	2	0	1	1	1	1	70,6	16,8	0,839
E034	2025-10-06	D4	C1	88	2	0	1	1	1	1	69,7	11,2	0,853
E035	2025-10-06	D5	C1	88	2	0	1	1	1	1	70,9	15,7	0,830
E036	2025-10-06	D6	C1	88	2	0	1	1	1	1	73,2	14,5	0,825

Episode-ID	Datum	Duif-ID	Conditie	Afstand (km)	Wind (Bft)	Mag.	Olif.	Zon	Vfs.	Tijdig	Tijd (min)	Afwijking (°)	Route-index
E037	2025-09-03	D7	C1	90	4	0	1	1	1	1	73,5	13,3	0,833
E038	2025-09-03	D8	C1	90	4	0	1	1	1	1	73,7	14,8	0,827
E039	2025-09-03	D9	C1	90	4	0	1	1	1	1	72,2	17,1	0,824
E040	2025-09-03	D10	C1	90	4	0	1	1	1	1	76,1	17,7	0,822
E041	2025-09-03	D11	C1	90	4	0	1	1	1	1	76,8	18,4	0,807
E042	2025-09-03	D12	C1	90	4	0	1	1	1	1	75,4	18,4	0,817
E043	2025-09-29	D13	C1	92	2	0	1	1	1	1	72,6	13,8	0,837
E044	2025-09-29	D14	C1	92	2	0	1	1	1	1	76,0	14,7	0,832
E045	2025-09-29	D15	C1	92	2	0	1	1	1	1	80,0	21,0	0,813
E046	2025-09-29	D16	C1	92	2	0	1	1	1	1	77,4	16,7	0,827
E047	2025-09-29	D17	C1	92	2	0	1	1	1	1	79,4	17,6	0,812
E048	2025-09-29	D18	C1	92	2	0	1	1	1	1	73,9	13,6	0,840
E049	2025-10-24	D19	C1	94	3	0	1	1	1	1	74,7	14,4	0,833
E050	2025-10-24	D20	C1	94	3	0	1	1	1	1	77,5	14,9	0,833
E051	2025-10-24	D21	C1	94	3	0	1	1	1	1	78,3	17,2	0,824
E052	2025-10-24	D22	C1	94	3	0	1	1	1	1	79,2	16,8	0,815
E053	2025-10-24	D23	C1	94	3	0	1	1	1	0		37,8	0,690
E054	2025-10-24	D24	C1	94	3	0	1	1	1	1	75,2	14,7	0,842
E055	2025-09-22	D25	C1	86	2	0	1	1	1	1	70,9	14,6	0,834
E056	2025-09-22	D26	C1	86	2	0	1	1	1	1	70,9	16,3	0,826
E057	2025-09-22	D27	C1	86	2	0	1	1	1	1	70,5	14,9	0,829
E058	2025-09-22	D28	C1	86	2	0	1	1	1	1	68,5	17,1	0,835
E059	2025-09-22	D29	C1	86	2	0	1	1	1	1	69,6	15,9	0,825
E060	2025-09-22	D30	C1	86	2	0	1	1	1	1	72,2	18,6	0,820
E061	2025-09-12	D1	C2	90	3	1	0	1	1	1	79,9	29,5	0,755
E062	2025-09-12	D2	C2	90	3	1	0	1	1	1	82,6	34,0	0,744
E063	2025-09-12	D3	C2	90	3	1	0	1	1	1	80,5	28,5	0,753
E064	2025-09-12	D4	C2	90	3	1	0	1	1	0		52,2	0,617
E065	2025-09-12	D5	C2	90	3	1	0	1	1	1	79,2	26,0	0,760
E066	2025-09-12	D6	C2	90	3	1	0	1	1	1	80,9	27,3	0,759
E067	2025-10-08	D7	C2	92	4	1	0	1	1	1	85,5	31,5	0,740
E068	2025-10-08	D8	C2	92	4	1	0	1	1	1	87,7	36,4	0,719
E069	2025-10-08	D9	C2	92	4	1	0	1	1	1	79,9	23,0	0,771
E070	2025-10-08	D10	C2	92	4	1	0	1	1	1	88,1	31,6	0,742
E071	2025-10-08	D11	C2	92	4	1	0	1	1	1	85,7	31,0	0,740
E072	2025-10-08	D12	C2	92	4	1	0	1	1	0		51,1	0,622

Episode-ID	Datum	Duif-ID	Conditie	Afstand (km)	Wind (Bft)	Mag.	Olif.	Zon	Vfs.	Tijdig	Tijd (min)	Afwijking (°)	Route-index
E073	2025-09-05	D13	C2	94	3	1	0	1	1	1	84,6	29,8	0,748
E074	2025-09-05	D14	C2	94	3	1	0	1	1	1	86,0	31,8	0,746
E075	2025-09-05	D15	C2	94	3	1	0	1	1	1	87,9	26,0	0,753
E076	2025-09-05	D16	C2	94	3	1	0	1	1	1	87,6	30,1	0,745
E077	2025-09-05	D17	C2	94	3	1	0	1	1	1	86,9	29,1	0,760
E078	2025-09-05	D18	C2	94	3	1	0	1	1	1	86,8	33,1	0,741
E079	2025-10-01	D19	C2	86	4	1	0	1	1	1	75,6	30,4	0,755
E080	2025-10-01	D20	C2	86	4	1	0	1	1	1	79,2	28,6	0,756
E081	2025-10-01	D21	C2	86	4	1	0	1	1	0		43,0	0,636
E082	2025-10-01	D22	C2	86	4	1	0	1	1	1	78,3	26,7	0,756
E083	2025-10-01	D23	C2	86	4	1	0	1	1	1	76,5	25,7	0,761
E084	2025-10-01	D24	C2	86	4	1	0	1	1	1	76,4	24,0	0,765
E085	2025-10-27	D25	C2	88	2	1	0	1	1	1	79,6	26,5	0,763
E086	2025-10-27	D26	C2	88	2	1	0	1	1	1	77,7	26,9	0,760
E087	2025-10-27	D27	C2	88	2	1	0	1	1	1	77,2	26,0	0,767
E088	2025-10-27	D28	C2	88	2	1	0	1	1	1	78,3	25,9	0,753
E089	2025-10-27	D29	C2	88	2	1	0	1	1	1	81,2	35,4	0,736
E090	2025-10-27	D30	C2	88	2	1	0	1	1	1	81,1	29,9	0,748
E091	2025-10-17	D1	C3	92	3	1	1	0	1	1	76,3	20,4	0,797
E092	2025-10-17	D2	C3	92	3	1	1	0	1	1	76,2	16,9	0,810
E093	2025-10-17	D3	C3	92	3	1	1	0	1	1	76,2	18,2	0,810
E094	2025-10-17	D4	C3	92	3	1	1	0	1	1	79,6	20,7	0,798
E095	2025-10-17	D5	C3	92	3	1	1	0	1	1	76,7	18,9	0,805
E096	2025-10-17	D6	C3	92	3	1	1	0	1	1	81,0	24,1	0,783
E097	2025-09-15	D7	C3	94	2	1	1	0	1	0		39,8	0,670
E098	2025-09-15	D8	C3	94	2	1	1	0	1	1	81,6	23,2	0,780
E099	2025-09-15	D9	C3	94	2	1	1	0	1	1	79,0	20,0	0,800
E100	2025-09-15	D10	C3	94	2	1	1	0	1	1	81,7	20,9	0,793
E101	2025-09-15	D11	C3	94	2	1	1	0	1	1	77,5	13,3	0,818
E102	2025-09-15	D12	C3	94	2	1	1	0	1	1	78,4	20,7	0,804
E103	2025-10-10	D13	C3	86	3	1	1	0	1	1	72,0	20,9	0,808
E104	2025-10-10	D14	C3	86	3	1	1	0	1	1	73,7	22,2	0,793
E105	2025-10-10	D15	C3	86	3	1	1	0	1	1	73,4	18,3	0,807
E106	2025-10-10	D16	C3	86	3	1	1	0	1	1	76,4	23,4	0,790
E107	2025-10-10	D17	C3	86	3	1	1	0	1	1	76,5	24,4	0,789
E108	2025-10-10	D18	C3	86	3	1	1	0	1	1	74,3	22,1	0,792

Episode-ID	Datum	Duif-ID	Conditie	Afstand (km)	Wind (Bft)	Mag.	Olif.	Zon	Vfs.	Tijdig	Tijd (min)	Afwijking (°)	Route-index
E109	2025-09-08	D19	C3	88	2	1	1	0	1	1	74,1	23,3	0,789
E110	2025-09-08	D20	C3	88	2	1	1	0	1	1	75,0	19,4	0,801
E111	2025-09-08	D21	C3	88	2	1	1	0	1	1	76,5	25,1	0,785
E112	2025-09-08	D22	C3	88	2	1	1	0	1	1	77,4	22,9	0,775
E113	2025-09-08	D23	C3	88	2	1	1	0	1	1	75,1	17,0	0,799
E114	2025-09-08	D24	C3	88	2	1	1	0	1	1	75,0	21,6	0,794
E115	2025-10-03	D25	C3	90	3	1	1	0	1	1	77,9	19,8	0,802
E116	2025-10-03	D26	C3	90	3	1	1	0	1	0		40,5	0,655
E117	2025-10-03	D27	C3	90	3	1	1	0	1	1	75,2	16,8	0,812
E118	2025-10-03	D28	C3	90	3	1	1	0	1	1	76,3	20,7	0,796
E119	2025-10-03	D29	C3	90	3	1	1	0	1	1	77,5	23,7	0,785
E120	2025-10-03	D30	C3	90	3	1	1	0	1	1	81,1	25,1	0,779
E121	2025-09-24	D1	C4	94	4	1	1	1	0	1	80,8	24,4	0,781
E122	2025-09-24	D2	C4	94	4	1	1	1	0	1	82,4	25,5	0,772
E123	2025-09-24	D3	C4	94	4	1	1	1	0	0		43,4	0,647
E124	2025-09-24	D4	C4	94	4	1	1	1	0	1	84,0	26,1	0,770
E125	2025-09-24	D5	C4	94	4	1	1	1	0	1	81,7	22,2	0,780
E126	2025-09-24	D6	C4	94	4	1	1	1	0	1	81,8	23,1	0,784
E127	2025-10-20	D7	C4	86	2	1	1	1	0	1	76,3	24,0	0,769
E128	2025-10-20	D8	C4	86	2	1	1	1	0	1	77,9	28,9	0,746
E129	2025-10-20	D9	C4	86	2	1	1	1	0	1	73,1	23,9	0,773
E130	2025-10-20	D10	C4	86	2	1	1	1	0	1	75,6	23,2	0,784
E131	2025-10-20	D11	C4	86	2	1	1	1	0	1	77,6	23,8	0,766
E132	2025-10-20	D12	C4	86	2	1	1	1	0	1	74,2	26,0	0,779
E133	2025-09-17	D13	C4	88	4	1	1	1	0	1	77,6	25,3	0,767
E134	2025-09-17	D14	C4	88	4	1	1	1	0	0		47,0	0,624
E135	2025-09-17	D15	C4	88	4	1	1	1	0	1	79,0	23,6	0,780
E136	2025-09-17	D16	C4	88	4	1	1	1	0	1	81,5	27,4	0,763
E137	2025-09-17	D17	C4	88	4	1	1	1	0	1	78,8	23,6	0,774
E138	2025-09-17	D18	C4	88	4	1	1	1	0	1	78,6	25,5	0,769
E139	2025-10-13	D19	C4	90	2	1	1	1	0	1	77,2	25,7	0,767
E140	2025-10-13	D20	C4	90	2	1	1	1	0	1	79,9	26,0	0,768
E141	2025-10-13	D21	C4	90	2	1	1	1	0	1	81,3	29,2	0,765
E142	2025-10-13	D22	C4	90	2	1	1	1	0	1	80,4	29,3	0,762
E143	2025-10-13	D23	C4	90	2	1	1	1	0	1	78,5	22,3	0,777
E144	2025-10-13	D24	C4	90	2	1	1	1	0	1	79,7	25,9	0,765

Episode-ID	Datum	Duif-ID	Conditie	Afstand (km)	Wind (Bft)	Mag.	Olf.	Zon	Vls.	Tijdig	Tijd (min)	Afwijking (")	Route-index
E145	2025-09-10	D25	C4	92	4	1	1	1	0	1	82,4	23,3	0,780
E146	2025-09-10	D26	C4	92	4	1	1	1	0	1	81,6	24,9	0,767
E147	2025-09-10	D27	C4	92	4	1	1	1	0	0		51,6	0,624
E148	2025-09-10	D28	C4	92	4	1	1	1	0	1	80,7	24,1	0,771
E149	2025-09-10	D29	C4	92	4	1	1	1	0	1	79,9	24,2	0,774
E150	2025-09-10	D30	C4	92	4	1	1	1	0	1	83,0	24,2	0,770

Bijlage B: Ruwe data hoofdstuk 6.

(Dataset: 30 duiven × 5 condities = 150 proefvluchten.)

Toelichting bij bijlage B – Ruwe dataset DV3 (Homing onder cumulatieve variatie)

Deze bijlage bevat de volledige ruwe dataset waarop de analyses in Hoofdstuk 6 zijn gebaseerd. Dezelfde dertig postduiven als in Hoofdstuk 5 doorliepen ieder eenmaal de vijf configuraties met gecombineerde cue-reductie. De dataset omvat daarmee 150 proefvluchten: vijf gekoppelde waarnemingen per duif. De biologische steekproef bedraagt $N = 30$; de 150 rijen vormen geen 150 onafhankelijke dieren.

B.1 Codering en observatievenster. Alle duiven keerden uiteindelijk terug naar de thuislocatie. Episodes met Tijdig = 0 betreffen aankomst buiten het vooraf vastgestelde observatievenster van 240 minuten. Voor deze episodes wordt geen terugkeertijd binnen het analytische venster gerapporteerd; zij blijven wel integraal opgenomen voor de berekening van tijdige terugkeer. Er wordt geen fictieve terugkeertijd van 240 minuten toegekend.

B.2 Configuraties en prestatievariabelen. C5 tot en met C8 zijn tweevoudige cue-reducties (D2); C9 is een drievoudige cue-reductie (D3). Een waarde van 1 duidt op beschikbaarheid zonder experimentele manipulatie en een waarde van 0 op de gestandaardiseerde reductie. Per proefvlucht zijn vastgelegd: Episode-ID, datum, Duif-ID, conditie en reductieniveau, vrijlatingsafstand, windsterkte, cue-configuratie, tijdige terugkeer, terugkeertijd, initiële oriëntatie-afwijking en route-index. De Episode-ID sluit aan op Bijlage A en loopt van E151 tot en met E300.

B.3 Afstandopzet en uitvoeringsvolgorde. Iedere configuratie bevat exact zes proefvluchten op elk van vijf vrijlatingsafstanden (86, 88, 90, 92 en 94 km). De gemiddelde vrijlatingsafstand bedraagt daardoor steeds 90 km. Iedere duif vliegt elke afstand eenmaal en doorloopt iedere configuratie eenmaal. Tussen twee vluchten van dezelfde duif liggen minimaal elf dagen. De tabel is voor controleerbaarheid geordend op conditiecode en Duif-ID; de datums weerspiegelen de tegengebalanceerde uitvoeringsvolgorde.

B.4 Gegevenscontrole ten opzichte van C0. De controleconditie uit Bijlage A laat 100,0% tijdige terugkeer, een gemiddelde terugkeertijd van 70,9 minuten, een gemiddelde route-index van 0,866 en een gemiddelde initiële afwijking van $11,3^\circ$ zien. Voor D2 bedragen deze waarden respectievelijk 92,5%, 87,8 minuten, 0,691 en $35,0^\circ$; voor D3 86,7%, 100,9 minuten, 0,597 en $51,6^\circ$. Daarmee is de ordening $C0 > D2 > D3$ op alle vier prestatie-indicatoren aanwezig. Binnen iedere configuratie bestaat bij tijdige terugkeer een positief verband tussen vrijlatingsafstand en terugkeertijd; de afgeleide gemiddelde routesnelheid varieert beperkt. Deze controles dienen uitsluitend ter beoordeling van de interne consistentie van de synthetische dataset.

Episode-ID	Datum	Duif-ID	Cond./niveau	Afstand (km)	Wind (Bft)	Mag.	Olif.	Zon	Vfs.	Tijdig	Tijd (min)	Afwijking (°)	Route-index
E151	2025-11-03	D1	C5/D2	86	2	0	0	1	1	1	81,2	33,3	0,705
E152	2025-11-03	D2	C5/D2	86	2	0	0	1	1	1	82,0	32,3	0,697
E153	2025-11-03	D3	C5/D2	86	2	0	0	1	1	1	83,1	34,3	0,690
E154	2025-11-03	D4	C5/D2	86	2	0	0	1	1	0		48,1	0,597
E155	2025-11-03	D5	C5/D2	86	2	0	0	1	1	1	80,3	31,0	0,712
E156	2025-11-03	D6	C5/D2	86	2	0	0	1	1	1	83,4	27,7	0,706
E157	2025-11-28	D7	C5/D2	88	3	0	0	1	1	1	86,2	34,9	0,694
E158	2025-11-28	D8	C5/D2	88	3	0	0	1	1	1	85,3	36,9	0,695
E159	2025-11-28	D9	C5/D2	88	3	0	0	1	1	1	83,1	33,1	0,712
E160	2025-11-28	D10	C5/D2	88	3	0	0	1	1	1	87,7	34,5	0,696
E161	2025-11-28	D11	C5/D2	88	3	0	0	1	1	1	84,8	31,1	0,715
E162	2025-11-28	D12	C5/D2	88	3	0	0	1	1	0		51,9	0,590
E163	2025-12-24	D13	C5/D2	90	4	0	0	1	1	1	87,3	29,6	0,705
E164	2025-12-24	D14	C5/D2	90	4	0	0	1	1	1	90,8	37,7	0,694
E165	2025-12-24	D15	C5/D2	90	4	0	0	1	1	1	90,7	30,3	0,701
E166	2025-12-24	D16	C5/D2	90	4	0	0	1	1	1	90,6	32,2	0,696
E167	2025-12-24	D17	C5/D2	90	4	0	0	1	1	1	90,1	31,6	0,696
E168	2025-12-24	D18	C5/D2	90	4	0	0	1	1	1	88,5	31,7	0,701
E169	2025-11-21	D19	C5/D2	92	3	0	0	1	1	1	85,7	32,1	0,710
E170	2025-11-21	D20	C5/D2	92	3	0	0	1	1	1	89,8	32,1	0,708
E171	2025-11-21	D21	C5/D2	92	3	0	0	1	1	0		52,7	0,595
E172	2025-11-21	D22	C5/D2	92	3	0	0	1	1	1	91,2	33,8	0,693
E173	2025-11-21	D23	C5/D2	92	3	0	0	1	1	1	90,0	33,6	0,695
E174	2025-11-21	D24	C5/D2	92	3	0	0	1	1	1	88,5	31,6	0,702
E175	2025-12-17	D25	C5/D2	94	4	0	0	1	1	1	94,1	32,9	0,700
E176	2025-12-17	D26	C5/D2	94	4	0	0	1	1	1	92,0	32,1	0,699
E177	2025-12-17	D27	C5/D2	94	4	0	0	1	1	1	91,1	35,8	0,703
E178	2025-12-17	D28	C5/D2	94	4	0	0	1	1	1	90,5	31,6	0,704
E179	2025-12-17	D29	C5/D2	94	4	0	0	1	1	1	92,5	34,0	0,691
E180	2025-12-17	D30	C5/D2	94	4	0	0	1	1	1	93,2	35,1	0,700
E181	2025-12-08	D1	C6/D2	88	2	0	1	0	1	1	79,3	28,1	0,742
E182	2025-12-08	D2	C6/D2	88	2	0	1	0	1	1	78,3	28,4	0,749
E183	2025-12-08	D3	C6/D2	88	2	0	1	0	1	1	79,0	28,2	0,743
E184	2025-12-08	D4	C6/D2	88	2	0	1	0	1	1	81,8	31,8	0,731
E185	2025-12-08	D5	C6/D2	88	2	0	1	0	1	1	78,9	22,3	0,745
E186	2025-12-08	D6	C6/D2	88	2	0	1	0	1	1	80,0	28,0	0,742

Episode-ID	Datum	Duif-ID	Cond./niveau	Afstand (km)	Wind (Bft)	Mag.	Olif.	Zon	Vfs.	Tijdig	Tijd (min)	Afwijking (°)	Route-index
E187	2025-11-05	D7	C6/D2	90	4	0	1	0	1	1	84,2	28,3	0,728
E188	2025-11-05	D8	C6/D2	90	4	0	1	0	1	1	84,3	30,2	0,731
E189	2025-11-05	D9	C6/D2	90	4	0	1	0	1	1	81,8	25,8	0,743
E190	2025-11-05	D10	C6/D2	90	4	0	1	0	1	1	85,1	27,0	0,741
E191	2025-11-05	D11	C6/D2	90	4	0	1	0	1	1	83,7	25,6	0,749
E192	2025-11-05	D12	C6/D2	90	4	0	1	0	1	1	84,4	28,7	0,728
E193	2025-12-01	D13	C6/D2	92	2	0	1	0	1	1	82,7	23,8	0,744
E194	2025-12-01	D14	C6/D2	92	2	0	1	0	1	1	85,7	29,8	0,723
E195	2025-12-01	D15	C6/D2	92	2	0	1	0	1	1	86,3	26,2	0,748
E196	2025-12-01	D16	C6/D2	92	2	0	1	0	1	1	87,2	28,9	0,740
E197	2025-12-01	D17	C6/D2	92	2	0	1	0	1	1	86,5	27,1	0,744
E198	2025-12-01	D18	C6/D2	92	2	0	1	0	1	1	83,4	28,2	0,745
E199	2025-12-26	D19	C6/D2	94	3	0	1	0	1	1	84,6	27,7	0,744
E200	2025-12-26	D20	C6/D2	94	3	0	1	0	1	1	85,6	25,2	0,752
E201	2025-12-26	D21	C6/D2	94	3	0	1	0	1	1	89,3	28,2	0,726
E202	2025-12-26	D22	C6/D2	94	3	0	1	0	1	1	86,5	28,7	0,742
E203	2025-12-26	D23	C6/D2	94	3	0	1	0	1	0		44,0	0,632
E204	2025-12-26	D24	C6/D2	94	3	0	1	0	1	1	85,7	25,0	0,741
E205	2025-11-24	D25	C6/D2	86	2	0	1	0	1	1	79,0	26,7	0,752
E206	2025-11-24	D26	C6/D2	86	2	0	1	0	1	1	77,6	31,5	0,742
E207	2025-11-24	D27	C6/D2	86	2	0	1	0	1	1	79,0	30,1	0,741
E208	2025-11-24	D28	C6/D2	86	2	0	1	0	1	1	77,4	24,4	0,747
E209	2025-11-24	D29	C6/D2	86	2	0	1	0	1	1	78,3	28,7	0,741
E210	2025-11-24	D30	C6/D2	86	2	0	1	0	1	1	80,3	26,0	0,732
E211	2025-11-14	D1	C7/D2	90	3	1	0	0	1	1	87,9	40,0	0,676
E212	2025-11-14	D2	C7/D2	90	3	1	0	0	1	1	88,9	41,0	0,677
E213	2025-11-14	D3	C7/D2	90	3	1	0	0	1	0		60,0	0,556
E214	2025-11-14	D4	C7/D2	90	3	1	0	0	1	1	92,2	40,0	0,664
E215	2025-11-14	D5	C7/D2	90	3	1	0	0	1	1	91,0	36,5	0,669
E216	2025-11-14	D6	C7/D2	90	3	1	0	0	1	1	91,1	39,0	0,671
E217	2025-12-10	D7	C7/D2	92	4	1	0	0	1	1	95,7	41,5	0,664
E218	2025-12-10	D8	C7/D2	92	4	1	0	0	1	1	92,3	44,4	0,673
E219	2025-12-10	D9	C7/D2	92	4	1	0	0	1	1	92,4	35,3	0,665
E220	2025-12-10	D10	C7/D2	92	4	1	0	0	1	1	96,3	40,1	0,668
E221	2025-12-10	D11	C7/D2	92	4	1	0	0	1	1	95,2	39,0	0,673
E222	2025-12-10	D12	C7/D2	92	4	1	0	0	1	1	94,8	45,9	0,661

Episode-ID	Datum	Duif-ID	Cond./niveau	Afstand (km)	Wind (Bft)	Mag.	Olif.	Zon	Vfs.	Tijdig	Tijd (min)	Afwijking (°)	Route-index
E223	2025-11-07	D13	C7/D2	94	3	1	0	0	1	1	96,1	39,8	0,667
E224	2025-11-07	D14	C7/D2	94	3	1	0	0	1	0		55,4	0,555
E225	2025-11-07	D15	C7/D2	94	3	1	0	0	1	1	98,6	37,7	0,666
E226	2025-11-07	D16	C7/D2	94	3	1	0	0	1	1	99,5	39,2	0,662
E227	2025-11-07	D17	C7/D2	94	3	1	0	0	1	1	100,6	39,6	0,658
E228	2025-11-07	D18	C7/D2	94	3	1	0	0	1	1	97,5	40,0	0,658
E229	2025-12-03	D19	C7/D2	86	4	1	0	0	1	1	85,2	38,8	0,666
E230	2025-12-03	D20	C7/D2	86	4	1	0	0	1	1	89,6	40,8	0,666
E231	2025-12-03	D21	C7/D2	86	4	1	0	0	1	1	91,2	43,3	0,650
E232	2025-12-03	D22	C7/D2	86	4	1	0	0	1	1	88,9	38,4	0,666
E233	2025-12-03	D23	C7/D2	86	4	1	0	0	1	1	87,8	39,1	0,665
E234	2025-12-03	D24	C7/D2	86	4	1	0	0	1	1	86,1	38,8	0,673
E235	2025-12-29	D25	C7/D2	88	2	1	0	0	1	1	88,3	39,6	0,673
E236	2025-12-29	D26	C7/D2	88	2	1	0	0	1	1	89,2	43,3	0,661
E237	2025-12-29	D27	C7/D2	88	2	1	0	0	1	0		60,8	0,561
E238	2025-12-29	D28	C7/D2	88	2	1	0	0	1	1	88,0	40,0	0,670
E239	2025-12-29	D29	C7/D2	88	2	1	0	0	1	1	89,1	38,5	0,664
E240	2025-12-29	D30	C7/D2	88	2	1	0	0	1	1	93,2	39,7	0,655
E241	2025-12-19	D1	C8/D2	92	3	1	1	0	0	1	88,4	32,3	0,695
E242	2025-12-19	D2	C8/D2	92	3	1	1	0	0	1	88,1	32,6	0,702
E243	2025-12-19	D3	C8/D2	92	3	1	1	0	0	1	90,8	35,8	0,679
E244	2025-12-19	D4	C8/D2	92	3	1	1	0	0	1	92,4	37,7	0,683
E245	2025-12-19	D5	C8/D2	92	3	1	1	0	0	1	89,1	32,8	0,687
E246	2025-12-19	D6	C8/D2	92	3	1	1	0	0	1	90,4	33,5	0,694
E247	2025-11-17	D7	C8/D2	94	2	1	1	0	0	0		53,3	0,583
E248	2025-11-17	D8	C8/D2	94	2	1	1	0	0	1	93,2	37,3	0,682
E249	2025-11-17	D9	C8/D2	94	2	1	1	0	0	1	90,3	31,2	0,697
E250	2025-11-17	D10	C8/D2	94	2	1	1	0	0	1	95,8	31,8	0,687
E251	2025-11-17	D11	C8/D2	94	2	1	1	0	0	1	91,6	29,1	0,704
E252	2025-11-17	D12	C8/D2	94	2	1	1	0	0	1	93,0	35,1	0,682
E253	2025-12-12	D13	C8/D2	86	3	1	1	0	0	1	84,3	30,9	0,693
E254	2025-12-12	D14	C8/D2	86	3	1	1	0	0	1	86,2	35,0	0,680
E255	2025-12-12	D15	C8/D2	86	3	1	1	0	0	1	89,2	34,8	0,683
E256	2025-12-12	D16	C8/D2	86	3	1	1	0	0	1	87,9	35,9	0,691
E257	2025-12-12	D17	C8/D2	86	3	1	1	0	0	1	88,8	34,4	0,683
E258	2025-12-12	D18	C8/D2	86	3	1	1	0	0	1	85,0	34,5	0,685

Episode-ID	Datum	Duif-ID	Cond./niveau	Afstand (km)	Wind (Bft)	Mag.	Olif.	Zon	Vfs.	Tijdig	Tijd (min)	Afwijking (°)	Route-index
E259	2025-11-10	D19	C8/D2	88	2	1	1	0	0	1	83,2	33,2	0,692
E260	2025-11-10	D20	C8/D2	88	2	1	1	0	0	1	87,4	36,1	0,691
E261	2025-11-10	D21	C8/D2	88	2	1	1	0	0	1	89,9	36,2	0,668
E262	2025-11-10	D22	C8/D2	88	2	1	1	0	0	1	87,2	34,4	0,692
E263	2025-11-10	D23	C8/D2	88	2	1	1	0	0	1	86,7	33,6	0,690
E264	2025-11-10	D24	C8/D2	88	2	1	1	0	0	1	85,5	33,8	0,693
E265	2025-12-05	D25	C8/D2	90	3	1	1	0	0	1	88,7	29,5	0,701
E266	2025-12-05	D26	C8/D2	90	3	1	1	0	0	0		54,6	0,586
E267	2025-12-05	D27	C8/D2	90	3	1	1	0	0	1	90,5	34,5	0,672
E268	2025-12-05	D28	C8/D2	90	3	1	1	0	0	1	86,8	32,8	0,696
E269	2025-12-05	D29	C8/D2	90	3	1	1	0	0	1	88,3	35,7	0,689
E270	2025-12-05	D30	C8/D2	90	3	1	1	0	0	1	89,2	35,5	0,693
E271	2025-11-26	D1	C9/D3	94	4	0	0	0	1	1	102,2	47,4	0,616
E272	2025-11-26	D2	C9/D3	94	4	0	0	0	1	1	104,7	48,7	0,612
E273	2025-11-26	D3	C9/D3	94	4	0	0	0	1	1	106,1	48,2	0,603
E274	2025-11-26	D4	C9/D3	94	4	0	0	0	1	1	106,5	52,6	0,600
E275	2025-11-26	D5	C9/D3	94	4	0	0	0	1	1	103,3	45,9	0,615
E276	2025-11-26	D6	C9/D3	94	4	0	0	0	1	1	104,5	49,3	0,617
E277	2025-12-22	D7	C9/D3	86	2	0	0	0	1	0		71,8	0,508
E278	2025-12-22	D8	C9/D3	86	2	0	0	0	1	1	94,4	52,0	0,612
E279	2025-12-22	D9	C9/D3	86	2	0	0	0	1	1	92,1	45,4	0,626
E280	2025-12-22	D10	C9/D3	86	2	0	0	0	1	1	97,5	48,6	0,611
E281	2025-12-22	D11	C9/D3	86	2	0	0	0	1	1	96,7	48,2	0,609
E282	2025-12-22	D12	C9/D3	86	2	0	0	0	1	0		70,4	0,503
E283	2025-11-19	D13	C9/D3	88	4	0	0	0	1	1	97,3	47,1	0,611
E284	2025-11-19	D14	C9/D3	88	4	0	0	0	1	0		68,0	0,506
E285	2025-11-19	D15	C9/D3	88	4	0	0	0	1	1	102,2	50,1	0,607
E286	2025-11-19	D16	C9/D3	88	4	0	0	0	1	1	100,5	48,8	0,617
E287	2025-11-19	D17	C9/D3	88	4	0	0	0	1	1	101,2	49,0	0,612
E288	2025-11-19	D18	C9/D3	88	4	0	0	0	1	1	98,7	51,1	0,606
E289	2025-12-15	D19	C9/D3	90	2	0	0	0	1	1	98,5	46,4	0,603
E290	2025-12-15	D20	C9/D3	90	2	0	0	0	1	1	99,5	47,4	0,615
E291	2025-12-15	D21	C9/D3	90	2	0	0	0	1	0		71,2	0,502
E292	2025-12-15	D22	C9/D3	90	2	0	0	0	1	1	100,1	46,4	0,613
E293	2025-12-15	D23	C9/D3	90	2	0	0	0	1	1	100,9	50,7	0,600
E294	2025-12-15	D24	C9/D3	90	2	0	0	0	1	1	96,0	47,6	0,626

Episode-ID	Datum	Duif-ID	Cond./niveau	Afstand (km)	Wind (Bft)	Mag.	Olf.	Zon	Vfs.	Tijdig	Tijd (min)	Afwijking (°)	Route-index
E295	2025-11-12	D25	C9/D3	92	4	0	0	0	1	1	102,8	44,0	0,622
E296	2025-11-12	D26	C9/D3	92	4	0	0	0	1	1	104,2	51,8	0,604
E297	2025-11-12	D27	C9/D3	92	4	0	0	0	1	1	102,6	50,7	0,610
E298	2025-11-12	D28	C9/D3	92	4	0	0	0	1	1	99,7	47,9	0,620
E299	2025-11-12	D29	C9/D3	92	4	0	0	0	1	1	104,6	50,6	0,600
E300	2025-11-12	D30	C9/D3	92	4	0	0	0	1	1	105,6	49,9	0,609

