

Jaagstrategie van slechtvalken (*Falco Peregrine*) op spreeuwen (*Sturnus vulgaris*) - Een model

(Bachelorproject)

Dyon Veldhuis, d.veldhuis@student.rug.nl,
Interne Begeleider: Prof. Dr. L. C. (Rineke) Verbrugge*
Externe Begeleider: Prof. Dr. C. K. (Charlotte) Hemelrijk†

23 september 2011

Samenvatting

Het StarDisplay-model is een model van zwermgedrag bij spreeuwen. Met behulp van lokale regels, en krachten als stuwkracht en zwaartekracht wordt dit zwermgedrag gerealiseerd. In het model is er de mogelijkheid om een valk op de spreeuwen te laten jagen. De implementatie van de valk is echter erg simpel en niet erg realistisch. Daarom probeer ik met kennis uit de literatuur een meer biologisch plausibele jaagstrategie te implementeren, waarbij de focus ligt op het visuele systeem van de valk en de gevolgen van dit visuele systeem.

1 Inleiding

Op sommige plekken in de wereld kom je soms zwermen spreeuwen tegen. Ze vliegen vaak in grote groepen van soms wel duizenden spreeuwen. Om ervoor te zorgen dat de groep bijeen blijft is er een systeem nodig dat hiervoor zorgt. Het zwermgedrag van spreeuwen is gesimuleerd op de computer met een model genaamd StarDisplay.

1.1 Het StarDisplay-model

Het StarDisplay-model is gebaseerd op een aantal lokale regels tussen de spreeuwen en een aantal aspecten die specifiek zijn voor spreeuwen (Hildenbrandt, Carere, and Hemelrijk (2010)). Met behulp

van zo'n model komen we meer te weten over de manieren waarop het gedrag van spreeuwen mogelijk tot stand komt.

In dit model heeft elke spreeuw een aantal burens die invloed hebben op het vlieggedrag van de spreeuw. Zo ontstaat er emergent gedrag en ontstaan er complexe patronen. Dit model maakt gebruik van drie basisregels voor coördinatie, die lijken op de regels beschreven door Craig W. Reynolds (Reynolds (1987)), namelijk: 1) De vogels vliegen ongeveer met dezelfde snelheid dezelfde richting op ("Alignment"), 2) de vogels proberen niet te dicht bij elkaar te vliegen zodat ze niet op elkaar botsen ("Separation"), 3) de vogels proberen toch enigszins bij elkaar in de buurt te blijven vliegen ("Cohesion") (Hildenbrandt et al. (2010)). Een verschil met de regels beschreven door Reynolds is dat Reynolds in plaats van "alignment", "velocity matching" gebruikt.

Het StarDisplay-model gebruikt bovenop de drie basisregels voor coördinatie ook aspecten die specifiek zijn voor het gedrag van spreeuwen. Zo wordt er in het model ook rekening gehouden met: 1) de aerodynamiek van het vliegen en het rollen van de spreeuwen om hun lichaams-as als ze bijsturen, 2) het slaapgebied ("roosting area") van de spreeuwen, waar ze in de buurt van blijven, en 3) een laag vast aantal burens waarmee interactie plaats vindt (Hildenbrandt et al. (2010)).

1.2 De huidige valk in het model

In het StarDisplay-model zit tegenwoordig ook de mogelijkheid om een of meerdere gesimuleerde

*University of Groningen, Department of Artificial Intelligence

†University of Groningen, Department of Theoretical Biology

slechtvalken toe te voegen. De valk in het model is een soort spreek met aangepaste fysieke eigenschappen. Zo is het gewicht, de grootte, de hoeveelheid stuwkracht en de vliegsnelheid van de valk anders dan dat van een spreek in het model. Zie Tabel 1 voor de waarden van enkele parameters die verschillend zijn voor de valk ten opzichte van de spreek. Voor meer uitleg van de precieze betekenis van de parameters zie (Hildenbrandt et al. (2010)).

Tabel 1:
Standaard parameterwaarden voor de valk

| Parameter | Beschrijving | waarde |
|------------------------|--|--------|
| M | lichaamsgewicht | 0.9 kg |
| L | lichaamslengte | 0.4 m |
| w_c | gewichtsfactor onderlinge aantrekkingskracht | 1 N |
| w_a | gewichtsfactor uitlijningskracht | 0 N |
| C_d/C_l | luchtweerstand/stuwkracht-coëfficiënt | 0.2 |
| v_{max} | maximale vliegsnelheid | 30 m/s |
| v_{min} | minimale vliegsnelheid | 5 m/s |
| v_0 | standaard vliegsnelheid | 15 m/s |
| $\omega_{\beta_{in}}$ | rolcontrole | 5 |
| $\omega_{\beta_{out}}$ | rolcontrole | 1 |
| τ | terugkeerduur naar kruissnelheid | 2 |
| R_{max} | maximale scheidings radius | 1000 m |
| n_c | topologisch bereik | 6.5 |

De waarden van deze parameters voor de valk zijn verschillend met de waarden van de parameters voor de spreek uit Hildenbrandt et al. (2010)

Deze valken jagen door het kortste pad naar een groep spreek te vliegen en vervolgens richting de gemiddelde positie van enkele dichtstbijzijnde spreek te vliegen. Dit benaderen van een groep spreek gaat op dezelfde manier als de manier waarop spreek bij elkaar blijven. De positie van een aantal dichtstbijzijnde spreek wordt bepaald en de som van de genormaliseerde vectoren van de valk naar de spreek bepaalt in welke richting de valk zal vliegen (Voor meer informatie en formules zie: Hildenbrandt et al. (2010)).

Doordat de valk een aantal spreek benadert zal de valk vaak tussen een aantal spreek doervliegen. Dit is niet erg natuurlijk, en de kans om dicht bij een spreek te komen is dan ook niet erg groot.

1.3 De aanvalsstrategie van een valk

Om een slechtvalk te creëren die natuurlijker jaagt dan de huidige valk in het model, wordt er in deze bachelorscriptie onderscheid gemaakt tussen twee aspecten van het jagen van een slechtvalk, namelijk: 1) het benaderen van een groep spreek door de valk en, 2) het aanvallen van een spreek door de valk. Zo is het de vraag of een slechtvalk in een rechte lijn naar de dichtstbijzijnde spreek zal vliegen of dat dit vliegp pad door externe, fysieke omstandigheden en de werking van het visueel systeem van de valk complexer zal zijn. Het is ook de vraag op welk moment slechtvalken over zullen gaan op een aanval en hoe zo'n aanval uitgevoerd wordt.

De slechtvalk staat er om bekend dat hij op spreek jaagt en hier verschillende strategieën voor kan gebruiken. Er is onderscheid gemaakt tussen negen verschillende jaagstrategieën (Zoratto, Carere, Chiarotti, Santucci, and Alleva (2010)). Bovendien kunnen slechtvalken ook samen op een groep vogels jagen, waardoor de kans op succes verhoogd wordt (Cresswell and Quinn (2010)).

1.4 De verdedigingsstrategieën van spreek

Spreek gebruiken op hun beurt verschillende strategieën om de kans om gevangen te worden te verkleinen. Door in een groep te vliegen zorgen de spreek ervoor dat een roofvogel snel opgemerkt wordt ("many eyes theory"). Ook zorgen ze ervoor dat de pakkans kleiner wordt door in de groep complexe bewegingen te maken die de slechtvalk kunnen verwarren ("confusion theory"). Bovendien zorgen ze ervoor dat de individuele pakkans klein is door dicht op elkaar te gaan vliegen ("selfish herd theory") (Krause and Ruxton (2002)). In het StarDisplay-model zullen alleen de spreek die dicht genoeg aan de rand van een zwerm vliegen de roofvogel opmerken. De spreek die de valk detecteren zullen, als de valk in de buurt komt en richting hen komt, proberen zich zo ver mogelijk van het pad dat de valk vliegt te verwijderen.

1.5 Het visuele systeem

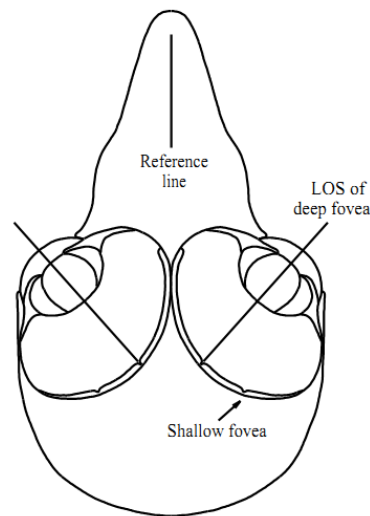
Om een onderscheid te kunnen maken tussen het benaderen van een zwerm spreeuwen en het aanvallen van spreeuwen zal er gekeken worden naar het visuele systeem van de slechtvalk. Hiervoor worden de volgende twee artikelen gebruikt: Tucker (2000) & Tucker, Tucker, Akers, and Enderson (2000).

Uit deze artikelen blijkt dat slechtvalken zelden een groep spreeuwen in een rechte lijn benaderen. Voor een verklaring hiervoor moet het visuele systeem van de slechtvalk beschouwd worden. Het is namelijk zo dat een slechtvalk twee soorten fovea (gele vlekken) heeft, de oppervlakkige fovea ("shallow fovea") en de diepe fovea ("deep fovea") (zie Figuur 1). Met de oppervlakkige fovea kan de slechtvalk objecten voor zich zien met twee ogen (binoculair), maar kan de valk objecten minder scherp zien. Doordat bij het gebruik van de oppervlakkige fovea de slechtvalk binoculair kan zien kan het goed diepte zien.

Met de diepe fovea kan de slechtvalk objecten zien die zich in een hoek van 45 graden in het horizontaal gezichtsveld van de slechtvalk bevinden. Deze objecten kan de slechtvalk maar met een oog bekijken, waardoor de slechtvalk slecht diepte kan zien. De slechtvalk kan echter veel scherper zien als het gebruik maakt van de diepe fovea dan wanneer het gebruik maakt van de oppervlakkige fovea. Daarom zal de slechtvalk bij het benaderen van een groep spreeuwen, de groep bijna altijd op zijn diepe fovea van een van zijn ogen laten vallen. Waardoor de valk niet de kortste route naar de groep spreeuwen zal vliegen.

1.6 Aanval

De valk zal bij het benaderen van een zwerm spreeuwen zijn diepe fovea gebruiken. Dit betekent dat de valk geen binoculair zicht zal hebben en dus maar één oog zal gebruiken. Aangezien het gezichtsveld van de diepe fovea zich rond de 45 graden in het horizontale vlak, vanaf de snavel van de valk bevindt, zal de valk zijn hoofd moeten draaien als het in een rechte lijn naar een spreeuwenzwerm wil vliegen en de zwerm in het oog wil houden. Dit veroorzaakt veel luchtweerstand, waardoor het sneller is om in een logaritmisch vliegp pad met zijn hoofd recht, richting de zwerm, te



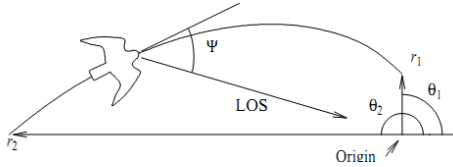
Figuur 1: Een frontale doorsnede door het foveale vlak door het hoofd van een ideale valk. Beide foveae en het midden van de pupil van elk oog liggen in het vlak. LOS staat voor "line of sight", wat gezichtsveld betekent. De figuur komt uit Tucker (2000), wat een aangepaste versie is van Wood (1917).

vliegen. Vanaf 0.15 keer de hemelsbrede afstand tot de prooi zal de valk afwijken van het logaritmische vliegp pad aangezien de valk anders alsnog zijn hoofd zou moeten draaien. Vanaf dit moment zal de slechtvalk recht op zijn doel afvliegen met zijn hoofd recht, gebruik makend van zijn oppervlakkige fovea (zie figuur 2). Tot zover de, voor deze bachelorscriptie, relevante informatie uit V.A. Tuckers' onderzoek.

Om vervolgens een spreeuw te vangen zal de slechtvalk een spreeuw aan moeten vallen. Wil de slechtvalk succes hebben, dan is het zaak dat deze zich richt op zwakke punten van de kolonie (Quinn and Cresswell (2004)). Factoren die de kans op ontsnapping van een spreeuw bepalen en in dit bachelorverslag in beschouwing worden genomen zijn:

- de afstand van de valk tot een spreeuw
- de positie van een spreeuw in een zwerm

Voor de afstand van de slechtvalk tot de spreeuw geldt dat, des te kleiner de afstand, des te minder tijd heeft de spreeuw om te ontsnappen.



Figuur 2: Een valk die het ideale pad van punt r_2, θ_2 naar de oorsprong vliegt terwijl het zijn hoofd recht houdt en zijn gezichtsveld richting de oorsprong gericht houdt. Het spiraalgedeelte van het pad vindt plaats tussen punten r_2, θ_2 en r_1, θ_1 . Vanaf punt r_1, θ_1 vliegt de valk recht op de oorsprong af. De figuur komt uit Tucker et al. (2000). Voor de complete formule zie dit artikel.

Voor de positie van een spreek in de zwerm geldt dat een spreek die in de periferie van de zwerm vliegt goed in het oog te houden is voor de valk. Ook zal de valk minder snel van prooi wisselen bij spreek die in de periferie van een zwerm vliegen omdat deze spreek vaak minder buren hebben dan spreek die in het midden van een zwerm vliegen. Bovendien blijkt uit onderzoek dat een slechtvalk een grotere kans op succes heeft als het op een enkele spreek jaagt (Zoratto et al. (2010)).

2 Methoden

2.1 Model

Er is gebruik gemaakt van het StarDisplay-model. In dit onderzoek zal een roofvogel naar een hoogte vliegen die 40 meter hoger is dan de vlieghoogte van de spreekzwermen. Dit zal gebeuren in een gebied in de vorm van een rechtopstaande cilinder waarbij de radius in het horizontale vlak 150 meter bedraagt. Dit is vergelijkbaar met de grootte van het slaapgebied van de spreekkolonie in Termini (Carere, Montanino, and Moreschini (2009)). De spreek en de valk zullen aangetrokken zijn tot dit gebied en zullen het maximaal heel even verlaten (Hildenbrandt et al. (2010)).

Zodra de roofvogel een hoogte die 40 meter hoger is dan de vlieghoogte van de spreekzwerm bereikt heeft zal de roofvogel naar een spreekzwerm vliegen. Als de afstand van de valk tot de spreekzwerm klein genoeg is, zal de slecht-

valk van een paar dichtstbijzijnde spreek in zijn gezichtsveld bepalen welke de minst gunstige ontsnappingspositie heeft. Dit doet de valk door te bepalen tot welke spreek hij de kortste afstand heeft en te bepalen welke spreek zich in de periferie van een zwerm bevinden. De spreek die zich dicht bij de valk en zich in de periferie van een zwerm bevinden zijn over het algemeen het meest kwetsbaar (Hamilton (1971)).

In de praktijk blijkt dat een slechtvalk bij een afstand van ongeveer 8 meter vanaf een object van beide visuele systemen evenveel gebruik maakt (Tucker (2000)). Is de valk dichter bij een object, dan zal het vooral zijn oppervlakkige fovea gaan gebruiken. Deze afstand zal verschillende waarden aannemen in dit bachelorproject en zal D_{kijk} genoemd worden.

Vanaf deze afstand tot een spreek zal de valk een spreek aanvallen. Zodra de valk een spreek in zijn gezichtsveld heeft met een afstand van 0.2 meter of minder, dan heeft de valk de spreek gevangen. Zolang de roofvogel binnen een afstand van D_{kijk} van een prooi is, de prooi in zicht is, en de valk de prooi nog niet gevangen heeft, zal het deze prooi blijven volgen. Dit benaderen en aanvallen zal de roofvogel minimaal 20 seconden lang blijven doen. Als de valk na deze 20 seconden nog steeds een spreek binnen D_{kijk} in zicht heeft zal de valk door blijven gaan met jagen tot de valk niet meer binnen deze afstand tot de spreek vliegt of tot de valk de spreek heeft gevangen. Daarna zal de valk weer omhoog vliegen en opnieuw een duikvlucht maken.

Het idee hierbij is dat de valk bij een afstand groter dan D_{kijk} tot een object zijn diepe fovea zal gebruiken en daarom minder goed diepte kan zien en dus waarschijnlijk minder goed een aanval op een enkele prooi kan inzetten. Daarom zal de valk een zwerm spreek benaderen. Als de afstand van de valk tot een object kleiner is dan D_{kijk} , zal de valk zijn oppervlakkige fovea gebruiken en goed diepte kunnen zien. Daarom zal de valk een enkele spreek proberen aan te vallen. Is er geen spreek meer in het gezichtsveld en binnen een afstand van D_{kijk} , dan zal de slechtvalk weer een groep benaderen. In het model zal de valk tijdens het gebruik van zijn diepe fovea een gezichtsveld van 270 graden hebben. Tijdens het gebruik van de oppervlakkige fovea zal de valk een gezichtsveld van 90 graden in totaal hebben. Dit is hoger dan de 30

graden in de literatuur, maar is in het model nodig om de spreuwen niet telkens uit het oog te verliezen. De valk in het model kan alleen recht vooruit kijken in tegenstelling tot echte valken.

2.2 Formules

In dit bachelorproject zullen er verschillende waarden voor de afstand waarbij een slechtvalk van visueel systeem wisselt, onderzocht worden. Daarvoor is de variabele D_{kijk} .

- D_{kijk} : De hemelsbrede afstand van een slechtvalk tot een object waarbij een slechtvalk van visueel systeem zal wisselen. In dit model zal de slechtvalk bij een afstand groter dan de waarde van D_{kijk} een groep spreuwen benaderen, om vervolgens bij een afstand kleiner of gelijk aan deze waarde een spreek aan te vallen. De valk blijft de spreek vervolgens aanvallen tot de valk een afstand groter dan D_{kijk} van de spreek verwijderd is.

Om een prooi te selecteren die de valk aan gaat vallen krijgen alle spreuwen, in het gezichtveld van de oppervlakkige fovea van de valk, met een afstand kleiner of gelijk aan D_{kijk} , een waarde tussen 0 en 1. De spreek met de hoogste waarde voor A_i zal worden aangevallen. De valk blijft de spreek vervolgens aanvallen tot de valk een afstand groter dan D_{kijk} van de spreek verwijderd is.

1. Aanvalswaarde:

$$A_i = W_1 * Fa_i + (1 - W_1) * Fb_i \quad (2.1)$$

Fa_i en Fb_i zijn twee factoren die beide invloed kunnen hebben op de prooikeuze. Om ervoor te zorgen dat er gevarieerd kan worden, in de invloed van Fa_i en Fb_i , in de prooikeuze, is er een gewicht in deze formule, namelijk W_1 .

De waarde van W_1 ligt tussen 0 en 1. Fa_i wordt vermenigvuldigd met dit gewicht. Fb_i wordt vermenigvuldigd met $1 - W_1$ om ervoor te zorgen dat de waarde van A_i in hetzelfde bereik ligt bij verschillende waarden van W_1 . Als W_1 de waarde 0 heeft, heeft alleen Fb_i invloed op de keuze van de aan te vallen spreek. Als W_1 de waarde 1 heeft, heeft alleen Fa_i invloed op de keuze van de aan te vallen spreek. Bij een W_1 met de waarde van 0.5

zijn Fa_i en Fb_i even invloedrijk. (2.1).

- A_i : Hoe aantrekkelijk het voor de slechtvalk is om een bepaalde spreek aan te vallen. De waarde van A_i ligt tussen 0 en 1. De spreek met de hoogste waarde zal aangevallen worden.
- W_1 : Een gewicht om de invloed van Fa_i en Fb_i voor de keuze van de aan te vallen spreek in te kunnen stellen.

Om de afstand van de slechtvalk tot een prooi van invloed te laten zijn op de prooikeuze is er de waarde Fa_i .

2. Afstandsfactor:

$$Fa_i = 1 - \frac{D_i}{D_{kijk}} \quad (2.2)$$

De waarde van Fa_i hangt af van D_i en D_{kijk} . D_i is de afstand van de valk tot een spreek. De waarde van Fa_i ligt tussen 0 en 1. Fa_i heeft de waarde 1 als D_i de waarde 0 heeft en Fa_i heeft de waarde 0 als D_i de waarde D_{kijk} heeft (2.2).

- Fa_i : De factor voor de hemelsbrede afstand tussen een slechtvalk en een prooi.
- D_i : De hemelsbrede afstand van de valk tot een bepaalde prooi.

Om ook de positie van een spreek in de zwerm van invloed te laten zijn op de prooikeuze van de valk is er de waarde Fb_i .

3. Positiefactor:

$$Fb_i = \begin{cases} \frac{B_i - B_d}{1 - B_d}, & \text{if } B_i \geq 0.35 \\ 0, & \text{if } B_i < 0.35 \end{cases} \quad (2.3)$$

De waarde van Fb_i hangt af van B_i en van B_d . De waarde van B_i geeft aan in welke mate een spreek in de periferie van een zwerm vliegt. Om B_i te bepalen worden de vectoren van een spreek richting 6-7 buurspreuwen berekend. De lengte van het gemiddelde van deze vectoren bepaalt of de spreek zich in de periferie van de zwerm bevindt. Als de spreek zich in de periferie van de zwerm bevindt zullen de meeste burenspreuwen zich aan een bepaalde kant van de spreek bevinden en zal de gemiddelde vector sterk een kant opwijzen. Vliegt de spreek in

het midden van een groep, dan zal de waarde van B_i in het model ongeveer 0 zijn. Vliegt de spreek aan de rand van een oneindig grote zwerm, dan zal de waarde van B_i in het model ongeveer 0.35 zijn. Daarom is 0.35 de drempelwaarde voor B_i . Voor de gehele formule zie: Hildenbrandt et al. (2010).

B_d is de drempelwaarde en heeft een waarde van 0.35. Als de waarde van B_i niet boven B_d komt dan krijgt Fb_i de waarde nul. Als de waarde van B_i wel boven B_d dan krijgt Fb_i een waarde die ligt tussen 0 en 1. Bij een B_i met waarde 1 is de waarde van Fb_i ook 1 en bij een B_i met de waarde gelijk aan B_d krijgt Fb_i de waarde 0 (2.3).

- Fb_i : De factor voor de positie van een spreek in de zwerm.
- B_i : De positie van een spreek in de zwerm. Dit getal ligt tussen B_d en 1
- B_d : De drempelwaarde vanaf wanneer een spreek beschouwd wordt als, in de periferie van een zwerm vliegend, in dit model 0.35.

2.3 Gemeten waarden

2.3.1 Definities

De volgende definities zullen in de volgende secties worden gebruikt:

- Jaagsequentie: Duur van elke jacht van de slechtvalk op de spreek.
- Aanval: Elke keer dat de aan te vallen spreek verandert.
- Succes: Elke keer dat de slechtvalk in het gezichtveld van de valk is en minder dan 0.2 meter van de valk verwijderd is.

2.3.2 Metingen

De volgende waarden worden bijgehouden in het model:

- Sequenties: Aantal jaagsequenties tijdens een run.
- Geen focus: Aantal keer dat de valk een prooi vangt terwijl de valk op een andere prooi aan het jagen was.

- Aanvallen: Aantal keer dat de valk een prooi probeert te vangen.
- Vangst: Aantal keer dat de slechtvalk succesvol is in het vangen van een prooi.
- Sequentietijd: Totale tijd besteed aan jaagsequenties door de valk.
- Aanvalstijd: Totale tijd dat een valk bezig is met prooien proberen te vangen.
- Groepsgrootte bij aanval: Aantal spreek in een zwerm op het moment dat de valk deze zwerm benadert.
- Groepsgrootte bij vangst: Aantal spreek in een zwerm op het moment dat de valk een spreek vangt.

2.4 Simulaties

Om de effecten van de implementatie van de ideeën V.A. Tucker te onderzoeken zullen er simulaties gedraaid worden. In deze simulatie zullen de waarden van de afstand waarop de slechtvalk overschakelt van visueel systeem (D_{kijk}) gevarieerd worden. Ook zal de invloed, van de positie van een spreek in de zwerm en de afstand van de valk tot een spreek (W_1), op de prooikeuze, aangepast worden. D_{kijk} varieert tussen 1 en 19 meter met tussenstappen van 1 meter en W_1 zal variëren van 0 tot 1 met tussenstappen van 0.2. Beide variabelen zullen tegen elkaar uitgezet worden en elke combinatie zal 5 minuten gesimuleerd worden. Dit zal vervolgens 10 keer gedaan worden, dus in totaal zal elke combinatie, van D_{kijk} uitgezet tegen W_1 , 50 minuten gesimuleerd worden. Als de pieken en dalen van 5 runs overeen lijken te komen met de pieken en dalen van de andere 5 runs zal het gemiddelde van de 10 runs als gemiddelde worden genomen. Uiteindelijk zal het aantal successen voor elke combinatie geteld worden.

De drie combinaties van waarden voor D_{kijk} en W_1 waarbij de meeste spreek per tijdseenheid gevangen worden, worden vervolgens gebruikt om te kijken wat de gevolgen van verschillende groepsgroottes van spreekzwermen zijn bij verschillende instellingen voor D_{kijk} en W_1 . Dit zal gedaan worden voor een aantal van 50 tot 4950 spreek in het model met tussenstappen van 50 spreek. Elk aantal spreek zal 5 minuten gesimuleerd

worden. Dit wordt vervolgens 4 keer gedaan, waardoor elk aantal spreuwen in het model 20 minuten gesimuleerd zal worden.

2.5 Analyse

Ten eerste zal er gekeken worden hoeveel spreuwen de valk in het model per tijdseenheid vangt. Aangezien de valk in het model geen andere taken verricht dan het jagen op spreuwen en zorgen dat het in een bepaald gebied blijft zal het aantal gevangen spreuwen niet biologisch plausibel zijn. Dit aantal zal echter wel iets zeggen over de jaagstrategie. Hoe hoger het aantal gevangen spreuwen hoe meer spreuwen een valk in een bepaalde tijd kan vangen en hoe korter het dus hoeft te jagen om voldoende voedsel binnen te krijgen.

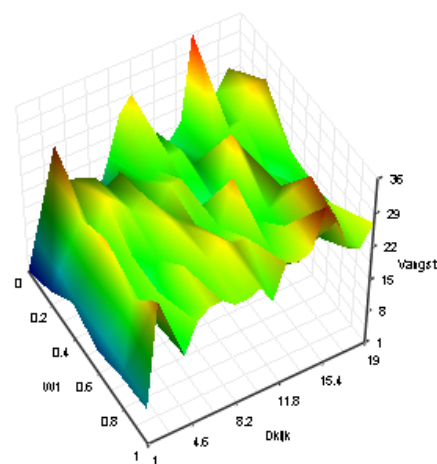
Om te kijken hoe effectief de valk in het model is zal er gekeken worden naar het aantal gevangen spreuwen per tijdseenheid jaagtijd en per aanvalsequentie.

Ook zal er gekeken worden naar de biologische plausibiliteit van het model door het te testen op twee biologische fenomenen. Het model wordt getest op het "dilution effect". Het "dilution effect" houdt in dat het voor de spreuwen voordelig is om in grote zwermen te vliegen omdat de kans per spreek om gevangen te worden hierdoor verkleind wordt. Dit zal worden uitgerekend door de kans per spreek om gevangen te worden te delen door het aantal spreuwen. Het model zal ook getest worden op het "confusion effect". Dit zal gedaan worden door het aantal wisselingen van prooi door de valk te analyseren.

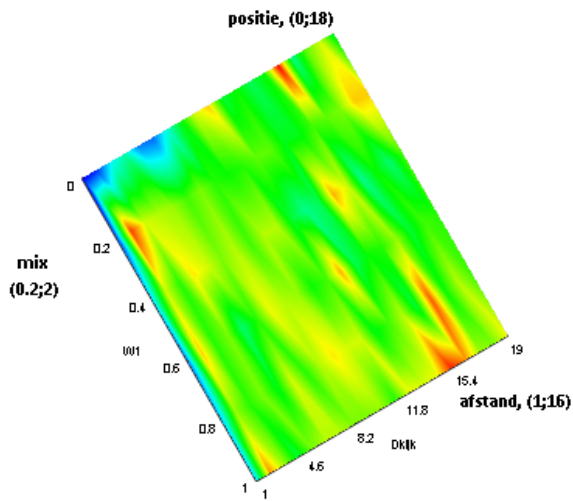
3 Resultaten

3.1 settings

Uit de simulaties, met verschillende instellingen voor de afstand tot een object waarop de valk van visueel systeem wisselt en dus aanvalt (D_{kijk}) en verschillende instellingen voor de voorwaarden voor de prooikeuze (W_1), zijn figuur 3 en 4 gemaakt. Bij de instelling waarbij de valk aan begint te vallen vanaf 18 meter van een spreek en daarbij de positie van een spreek in een zwerm als voorwaarde voor zijn prooikeuze geldt zit een piek. Deze instelling zal in de rest van het verslag aangeduid worden met "positie18". Ook bij de instelling waarbij de valk vanaf 2 meter van een spreek aan begint te vallen en de prooikeuze afhangt van zowel de positie van de spreek in de zwerm als van de afstand is er een piek te zien in het aantal gevangen spreuwen. Bij de prooikeuze is de positie van de spreek in een zwerm van grotere invloed dan de afstand van de valk tot een spreek. Deze instelling zal in de rest van het verslag aangeduid worden met "mix2".



Figuur 3: 3D-landschap waarbij het aantal gevangen spreuwen uitgezet is tegen D_{kijk} en W_1 .



Figuur 4: 3D-landschap waarbij het aantal gevangen spreeuwen uitgezet is tegen D_{kijk} en W_1 . De grafiek wordt gezien vanaf bovenaf. De drie coördinaten laten de plekken zien met welke instellingen de meeste spreeuwen worden gevangen.

Een derde piek is te zien bij de instelling waarbij de valk bij een afstand kleiner of gelijk aan 16 meter aan begint te vallen en de prooikeuze afhangt van de afstand van de valk tot een prooi. Deze instelling zal in de rest van het verslag aangeduid worden met "afstand16". Bij de prooikeuze geldt bovendien dat een prooi in het gezichtsveld van de valk moet zijn.

Voor valken met deze drie instellingen zal er vervolgens meer data verzameld worden.

3.2 succes

Naarmate het aantal spreeuwen in het model stijgt, vangt de valk meer spreeuwen(fig. 5).

Bij de instelling "positie18" worden er over het algemeen minder spreeuwen gevangen per jaagsequentie dan bij de andere twee geteste instellingen.

Hetzelfde geldt voor het aantal gevangen spreeuwen per 20 seconden dat de valk aan het jagen is (fig. 6) en voor het aantal spreeuwen dat de valk per jaagsequentie vangt (fig. 7).

3.3 dilution effect

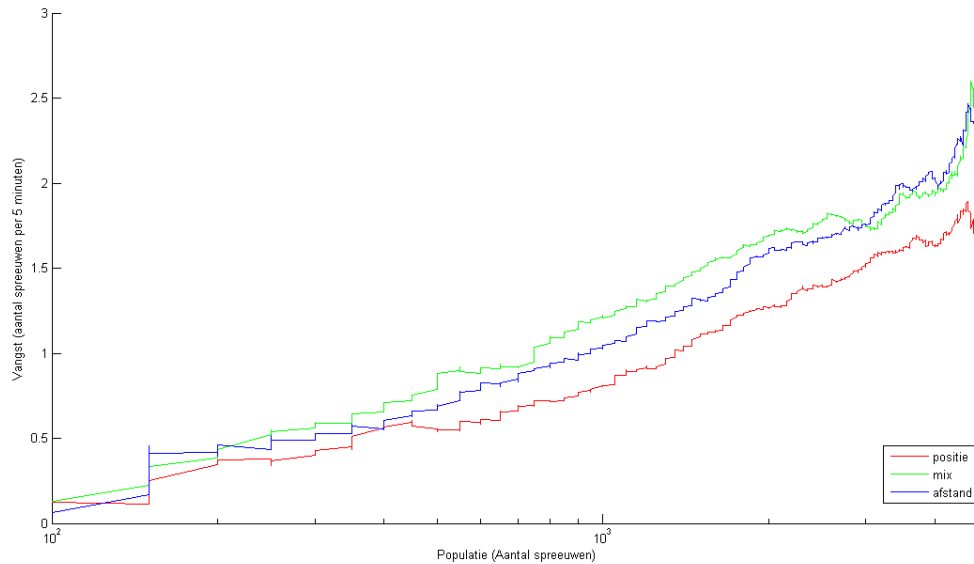
Naarmate het aantal spreeuwen in het model stijgt, wordt de kans per spreeuw om gevangen te worden kleiner(fig. 8).

3.4 confusion effect

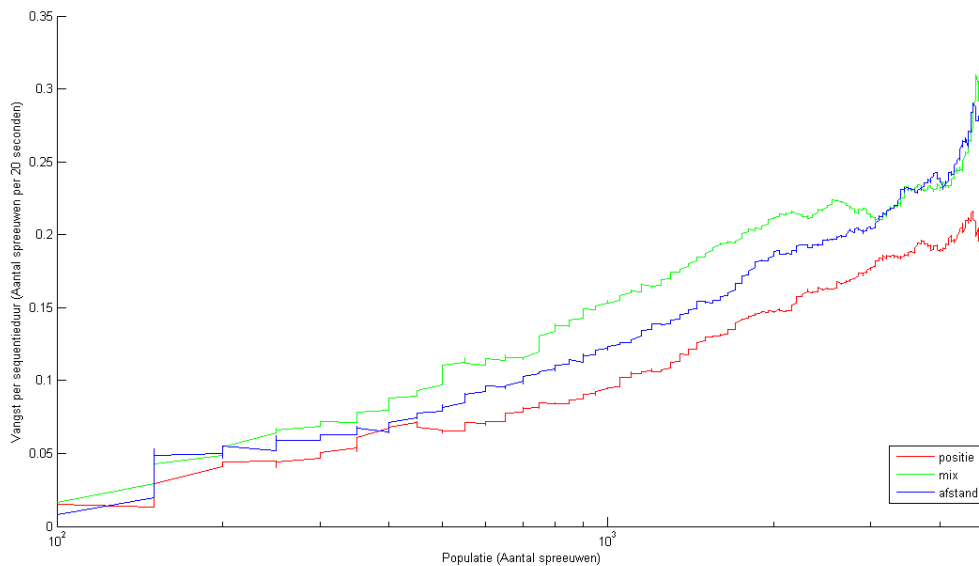
Bij 3000 spreeuwen of minder in het model geldt dat naarmate het aantal spreeuwen in het model stijgt, de valk tijdens het jagen vaker van prooi zal wisselen (fig. 9). Bij een aantal van 3000 spreeuwen in het model neemt de "verwarring" echter af bij de instelling waarbij de afstand van belang is bij de prooikeuze en de valk aanvalt vanaf 16 meter. Bij de andere twee geteste instellingen neemt de "verwarring" af vanaf ongeveer 4000 spreeuwen in het model.

Ook valt op dat het verwarringseffect, bij de instelling "afstand16", erg hoog is in vergelijking met de instelling "positie18" en in vergelijking met de instelling "mix2". Bij de instelling "mix2" is er wanneer er weinig spreeuwen in het model zijn, sprake van weinig prooiwisselingen en dus weinig zogenaamde verwarring bij de valk.

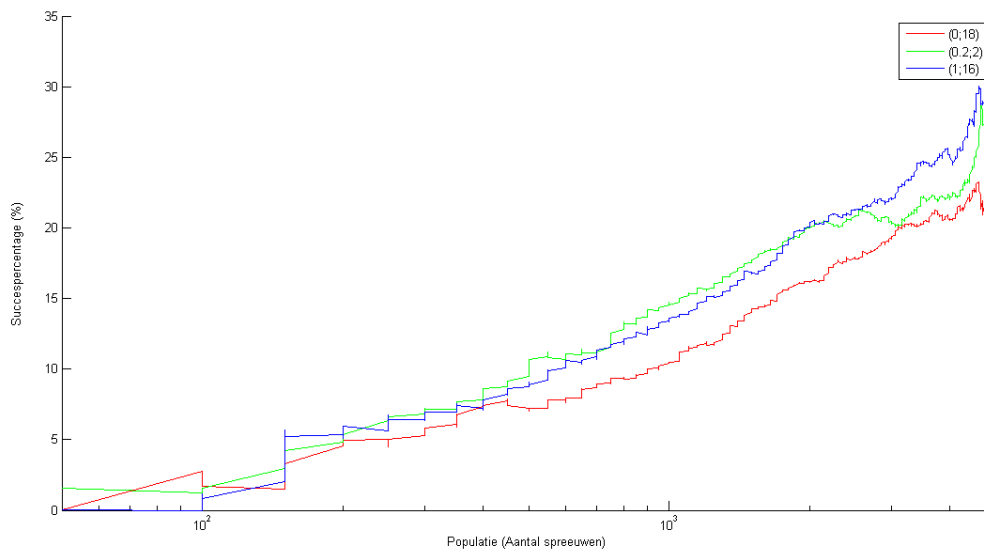
Zoals je in figuur 10 kunt zien zijn er bij de instelling "mix2" kortere jaagsequenties dan bij de andere twee instellingen. Dit komt waarschijnlijk doordat de valk binnen 2 meter van een spreeuw moet vliegen om deze aan te blijven vallen. Zodra de afstand tussen de valk en zijn prooi groter dan twee meter wordt, zal de valk opnieuw bepalen welke spreeuw het aan zal vallen. De duur van een jaagsequentie blijft redelijk gelijk bij verschillende populaties.



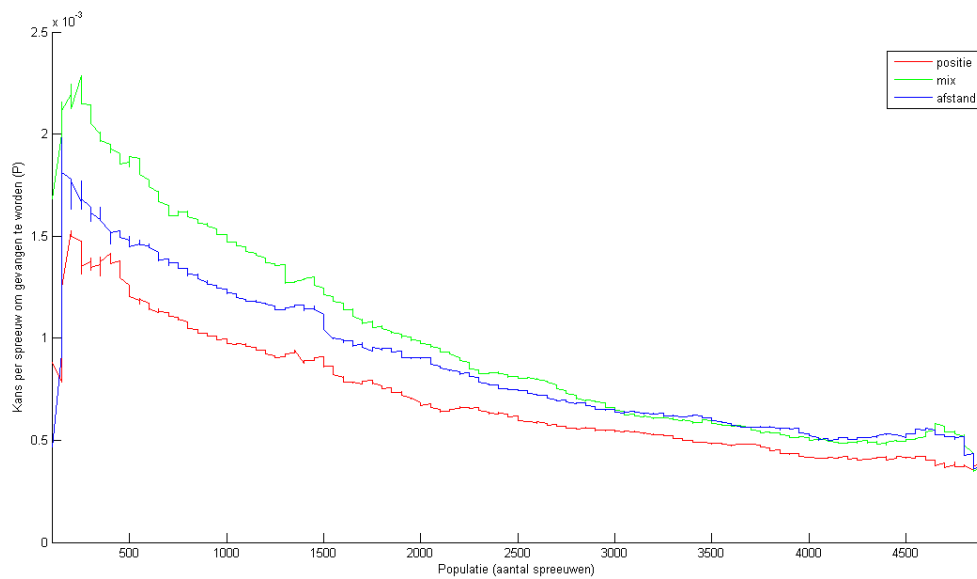
Figuur 5: Aantal succesvolle aanvallen van de valk per 5 minuten voor verschillende groottes van de spreuwenpopulatie. De drie instellingen: "positie", "mix" en "afstand" komen overeen met fig. 4. In de figuur is er voor de waarde van y een "moving average filter" met een grootte van 200 gebruikt.



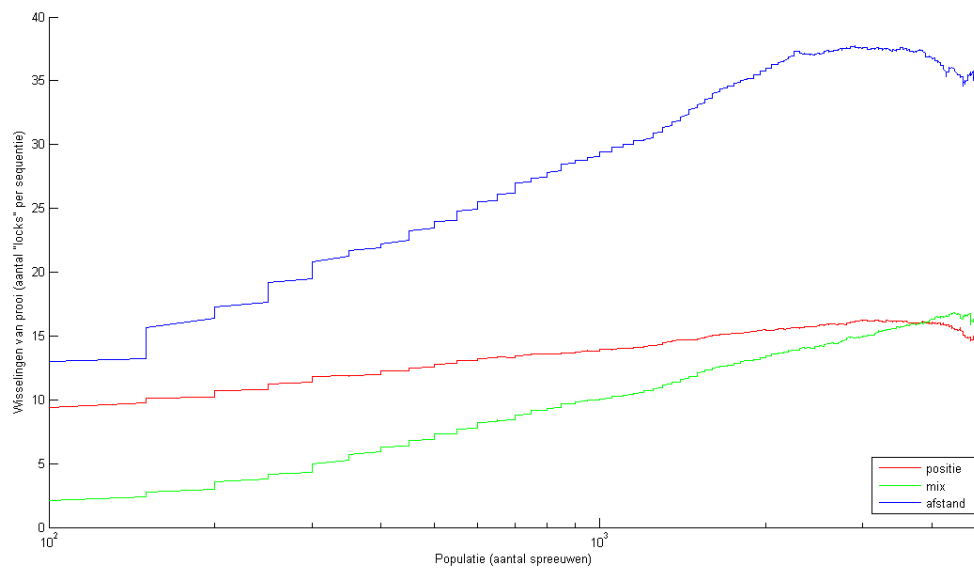
Figuur 6: Aantal succesvolle aanvallen van de valk per 20 seconden jagen voor verschillende groottes van de spreuwenpopulatie. De drie instellingen: "positie", "mix" en "afstand" komen overeen met fig. 4. In de figuur is er voor de waarde van y een "moving average filter" met een grootte van 200 gebruikt.



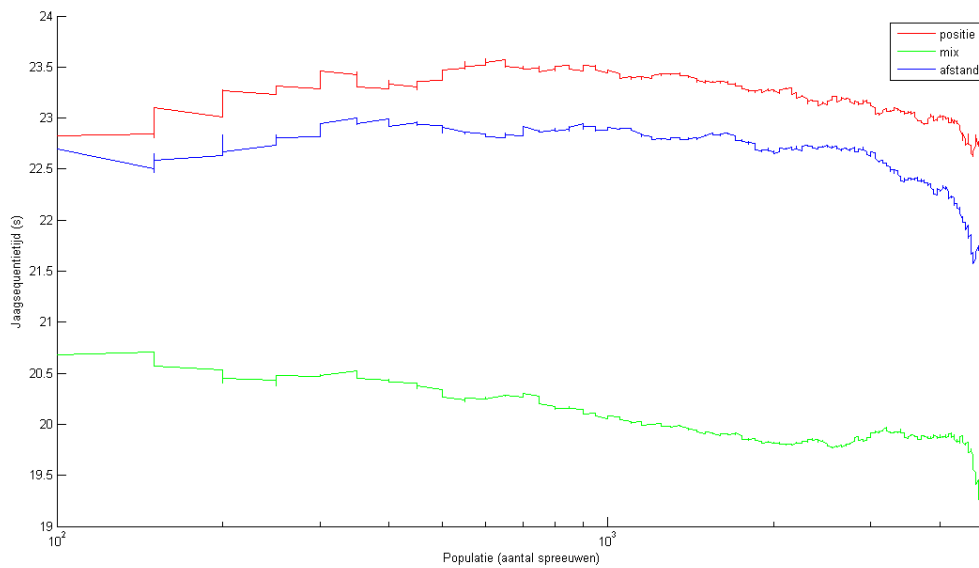
Figuur 7: Succespercentage van de valk voor verschillende groottes van de spreuwenpopulatie. Het succespercentage wordt berekend door de het aantal gevangen spreuwen in de simulatie te delen door het aantal, door de valk, uitgevoerde jaagsequenties en vervolgens te vermenigvuldigen met 100. De drie instellingen: "positie", "mix" en "afstand" komen overeen met fig. 4. In de figuur is er voor de waarde van y een "moving average filter" met een grootte van 200 gebruikt.



Figuur 8: Risicofactor voor spreuwen om gevangen te worden voor verschillende groottes van de spreuwenpopulatie. De risicofactor wordt berekend door het aantal gevangen spreuwen in de simulatie te delen door het aantal spreuwen in de populatie. De drie instellingen: "positie", "mix" en "afstand" komen overeen met fig. 4. In de figuur is er voor de waarde van y een "moving average filter" met een grootte van 200 gebruikt.



Figuur 9: Verwarringseffect voor de valk voor verschillende groottes van de spreuwenpopulatie. Het verwarringseffect wordt berekend door het aantal wisselingen van prooi per jaagsequentie te bepalen. Hoe meer wisselingen hoe groter het verwarringseffect. De drie instellingen: "positie", "mix" en "afstand" komen overeen met fig. 4. In de figuur is er voor de waarde van y een "moving average filter" met een grootte van 200 gebruikt.



Figuur 10: De gemiddelde duur van een jaagsequentie voor verschillende groottes van de spreuwenpopulatie. De drie instellingen: "positie", "mix" en "afstand" komen overeen met fig. 4. In de figuur is er voor de waarde van y een "moving average filter" met een grootte van 200 gebruikt.

4 Discussie

4.1 Overeenkomstige eigenschappen bij verschillende instellingen voor de valk

Uit de data blijkt dat de valk in het model veel teveel spreuwen per tijdseenheid vangt als je het vergelijkt met empirische data uit de natuur. Een slechtvalk eet ongeveer 70 gram voedsel per dag (<http://falconcam.travelers.com/falcon-faqs.html>). Dit komt ongeveer overeen met 2 spreuwen per dag. In het model neemt het aantal gevangen spreuwen toe naarmate het aantal spreuwen in het model toeneemt. De valk vangt bij een populatie van 4000 spreuwen tussen de 1.5 en 3 spreuwen per 5 minuten 5, oftewel tussen de 216 en 432 per 12 uur. Een belangrijke reden voor de extreem hoge vangst van de valk is het continue jagen van de valk, wat in de natuur natuurlijk niet voorkomt omdat de valk vermoeid zal raken en bovendien niet zoveel honger heeft dat het honderden spreuwen per dag zal eten. In de natuur zal de valk ('s avonds) ongeveer een half uur aan het jagen zijn.

Net als het aantal gevangen spreuwen neemt ook het aantal gevangen spreuwen van de valk per seconde dat de valk aan het jagen is en per jaagsequentie toe bij een toenemende populatie (figuur: 6 en 7. Bij een aantal van 2000 tot 5000 spreuwen in het model ligt het succespercentage per jaagsequentie tussen de 16.20% en de 30.03%. uit empirische data uit de natuur blijkt dat er bij een populatie van 20000 tot 50000 gemiddeld 23.1% van de jaagsequenties succesvol is (Zoratto et al. (2010)). Aangezien er in het model niet getest is met een populatie groter dan 4950 is het moeilijk te zeggen wat de verwachting is van het succespercentage voor 20000 tot 50000. Waarschijnlijk ligt dit percentage hoger dan de 23.1% die in de natuur geobserveerd was aangezien de waarde voor de verschillende geteste instellingen bij een populatie van 4600 al 23.22%, 26.91%, en 30.03% is.

In figuur 8 valt te zien dat de kans voor een spreek om gevangen te worden afneemt bij een hoger aantal spreuwen in het model. Dit komt overeen met het "dilution effect".

In figuur 9 valt te zien hoe vaak de valk van prooi wisselt per jaagsequentie. Dit representeert de verwarring die de valk ondervindt bij het jagen. Bij alle

drie de geteste instellingen, "positie18", "mix2" en "afstand16", is te zien dat de verwarring toeneemt bij een hoger aantal spreuwen in het model. Dit komt overeen met het "confusion effect". Als het aantal spreuwen in het model hoger is, is de kans groter dat de valk na het uit het oog verliezen van een spreek niet weer dezelfde spreek zal gaan focussen. Vanaf 2000, 3000 en 4000 spreuwen begint de verwarring echter weer minder te worden. Ik heb geen goede verklaring hiervoor kunnen vinden.

In figuur 10 is te zien dat de jaagtijd per sequentie niet zo heel erg verandert bij verschillende groepsgroottes en dus kan dit niet de oorzaak zijn voor het toenemende aantal wisselingen van prooi bij een toenemende populatie.

4.2 Verschillende eigenschappen bij verschillende instellingen voor de valk

Bij de instelling "positie18", vangt de valk minder spreuwen: per tijdseenheid (figuur 5), per tijdseenheid dat hij aan het jagen is (figuur 6) en per jaagsequentie (figuur 7) dan bij de instelling "mix2" en "positie16". Aangezien in het StarDisplay-model, de valk die de prooikeuze van de positie van een spreek in een zwerm laat afhangen, al vanaf 18 meter van de prooi vandaan begint met het aanvallen van een prooi, kan het zo zijn dat de spreek, die in het begin van de aanval nog in de periferie van een zwerm vloog, in het centrum van een zwerm vliegt tegen de tijd dat de valk in de buurt van de spreek is gekomen. Dit zou kunnen verklaren waarom de valk betere resultaten haalt wanneer de prooikeuze nog steeds voornamelijk van de positie van een spreek in een zwerm afhangt, maar ook een beetje van de afstand tot een spreek en wanneer de valk pas aanvalt vanaf een afstand van twee meter tot de spreek. De valk kiest dan namelijk pas veel later welke prooi in de periferie van een zwerm vliegt en de spreek heeft daarom minder tijd om van positie in de zwerm te veranderen. Het verschil in resultaat tussen de instelling "mix2" en de instelling "afstand16" is echter niet groot. Bij spreekpopulaties onder de 3000 spreuwen is het resultaat van de valk met instelling "mix2" het best. Bij spreekpopulaties van 3000 tot 4900 spreuwen is het resultaat van de valk met de instelling "afstand16" het best (figuur 5, 6 en 7).

Het valt op dat de valk met de instelling "afstand16" veel meer last heeft van het "confusion effect" dan de valk met de instellingen "positie18" en "mix2". Zodra een valk met deze instellingen een prooi uit het oog verliest, zal de dichtstbijzijnde spreeuw zijn nieuwe prooi worden. Als de valk echter erg dicht bij deze prooi in de buurt is en een andere vliegrichting heeft is het zijn prooi al snel uit het oog verloren en zal het weer een nieuwe kiezen. In dat opzicht is het voor de valk soms handiger om niet de prooi te kiezen waar hij zich het dichtst bij bevindt.

De valk met de instelling "mix" heeft gemiddeld kortere jaagsequenties. Dit zal komen doordat de valk al snel niet meer dicht genoeg bij een prooi is en opnieuw gaat beginnen met jagen.

Het visuele systeem van een valk werkt echter veel ingewikkelder dan zoals het nu geïmplementeerd is. Zo schudt een valk soms op en neer met z'n hoofd om beter in te kunnen schatten hoever een prooi van hem vandaan is. Ook schakelt een valk vaker dan 1 keer over van visueel systeem tijdens een jaagsequentie. Er is echter wel een afstand tot de prooi waarbij de valk voornamelijk zijn oppervlakkige fovea gebruikt.

5 Conclusie

Al met al biedt dit model een valk die vanuit het oogpunt van het visuele systeem van de slechtvalk redelijk plausibel is, met een verscheidenheid aan instellingen, waarbij eventueel meerdere valken met verschillend gedrag gesimuleerd kunnen worden. Het model verschilt van het visenmodel van Zheng (Zheng, Kashimori, Hoshino, Fujita, and Kambara (2005)), het visenmodel van Inada en Kawachi (Inada and Kawachi (2002)) en het model van Nishimura (Nishimura (2002)) aangezien het StarDisplay-model een drie-dimensionaal model is en de andere drie modellen tweedimensionaal zijn. Ook heeft dit model in tegenstelling tot het visenmodel van Zheng, maar net zoals het model van Nishimura, verschillende soorten instellingen voor de valk met betrekking tot de prooikeuze (het gewicht in de formules voor de prooikeuze in het StarDisplay-model, priority functions in het model van Nishimura).

Uit de geteste instellingen voor het jaaggedrag van de valk blijkt niet dat het succes van de valk

met betrekking tot het vangen van spreeuwen niet hoger ligt als de valk spreeuwen in de periferie van een zwerm aanvalt. Dit in tegenstelling tot in het model van Nishimura's onderzoek, waarin het aanvallen van een prooi in de periferie van een groep de beste strategie voor het vangen van prooien is (Nishimura (2002)). Bij een grote afstand waarop de valk, in het StarDisplay-model, aan begint te vallen vangt de valk zelfs minder spreeuwen als het spreeuwen in de periferie van een zwerm aanvalt dan als het de spreeuw aanvalt die het minst ver van hem verwijderd is.

Het "dilution-effect" is, net als in de natuur, aanwezig in het StarDisplay-model. Hoe groter de populatie spreeuwen is hoe kleiner de kans is voor een spreeuwenindividu dat het gevangen zal worden. Ook het "confusion-effect" is, net als in de natuur terug te zien in het model. Hoe groter de populatie spreeuwen is hoe vaker de valk van prooi zal wisselen en hierdoor kan de valk steeds net iets te laat zijn om te kunnen anticiperen op de bewegingen zijn huidige prooi.

Referenties

- C. Carere, S. Montanino, and F. et al Moreschini. Aerial flocking patterns of wintering starlings, *sturnus vulgaris*, under different predation risk. *Animal behaviour*, 77:101–107, 2009.
- W. Cresswell and J. L. Quinn. Attack frequency, attack success and choice of prey group size for two predators with contrasting hunting strategies. *Animal Behaviour*, 80:643–648, 2010.
- W. D. Hamilton. Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology*, 31:295–311, 1971.
- H. Hildenbrandt, C. Carere, and C. K. Hemelrijk. Self-organized aerial displays of thousands of starlings: a model. *Behavioral Ecology*, 21:1349–1359, 2010.
- Y. Inada and K. Kawachi. Order and flexibility in the motion of fish schools. *Journal of Theoretical Biology*, 214:371–387, 2002.
- J. Krause and G. D. Ruxton. *Living in Groups*. Oxford:Oxford University Press, 2002.

- S. I. Nishimura. A predators selection of an individual prey from a group. *Biosystems*, 65:25–35, 2002.
- J. L. Quinn and W. Cresswell. Predator hunting behaviour and prey vulnerability. *Journal of Animal Ecology*, 73:143–154, 2004.
- C. W. Reynolds. Flocks, herds, and schools: A distributed behavioral model. *Computer Graphics*, 21:25–34, 1987.
- V. A. Tucker. The deep fovea, sideways vision and spiral flight paths in raptors. *The Journal of Experimental Biology*, 203:3745–3754, 2000.
- V. A. Tucker, A. E. Tucker, K. Akers, and J. H. Enderson. Curved flight paths and sideways vision in peregrine falcons (*falco peregrinus*). *The Journal of Experimental Biology*, 203:3755–3763, 2000.
- C. A. Wood. *The Fundus Oculi of Birds Especially as Viewed by the Ophthalmoscope*. Chicago: The Lakeside Press., 1917.
- M. Zheng, Y. Kashimori, O. Hoshino, K. Fujita, and T. Kambara. Behavior pattern (innate action) of individuals in fish schools generating efficient collective evasion from predation. *Journal of Theoretical Biology*, 235:153–167, 2005.
- F. Zoratto, C. Carere, F. Chiarotti, D. Santucci, and E. Alleva. Aerial hunting behaviour and predation succes by peregrine falcons *falco peregrinus* on starling flocks *sturnus vulgaris*. *Journal of Avian Biology*, 41:427–433, 2010.