

INHOUD

	Introductie	7
I	De vragen van Tinbergen	II
2	Zingende dino's?	20
3	Grip op geluid	26
4	Zang of roep?	37
5	Geluidsontwikkeling	45
6	Leren zingen	54
7	Een vloekende eend	66
8	Geluiden maken	77
9	Geluiden en soorten	91
10	Het lied van de dodo	100
11	Informeren en imponeren	III
12	Zang als kwaliteitskenmerk	117
13	Een bredere kijk op zang	133
14	Andere soorten	141
15	Alarmeren en noodkreten	153
16	Voedsel, contact en echolocatie	163
17	Gehoord worden	173
18	Talige vogels?	186
19	Muzikale vogels?	198
20	Tot slot	211
	Dankwoord	215
	Illustraties Elwin van der Kolk	217
	Verantwoording figuren	218
	Literatuur	219
	Index	241



INTRODUCTIE

Op het moment dat ik dit schrijf is het januari. Het is koud, nat en donker. Toch laten diverse vogels zich horen: een zingende roodborst, een ekster die alarm slaat... Er roept een koolmees, een gaai vliegt krijsend voorbij en er koert een Turkse tortel. Verschillende vogels, met verschillende geluiden. En dan moet het voorjaar met de uitbundige vogelzang nog beginnen.

Allerlei diergroepen maken geluiden: insecten, denk aan krekels en cicaden, amfibieën zoals kikkers en padden, maar ook sommige reptielen zoals krokodillen en zelfs vissen. En wij, mensen, zijn natuurlijk niet de enige zoogdiersoort met geluiden. Toch wordt er veel meer onderzoek naar de geluiden van vogels gedaan dan naar die van andere diergroepen. Voor een deel is dat om praktische redenen. De meeste vogels zijn overdag actief. Ze komen overal voor en laten zich beter waarnemen dan zoogdieren, die vaak nachtactief zijn of meer verborgen leven. Bovendien kunnen wij de meeste vogelgeluiden goed horen. Veel geluiden van insecten zijn voor ons te hoog of te zacht om waar te nemen, terwijl de meeste geluiden van vissen ons ontgaan omdat we die boven water niet horen. Daarom is het gemakkelijker om onderzoek aan vogels te doen dan aan andere diergroepen wanneer we meer willen begrijpen over het hoe en waarom van dierengeluiden. Maar dat is niet de enige reden waarom allerlei wetenschappers zich met vogelgeluiden bezighouden.

Het geluidenrepertoire van vogels is ook gevarieerder dan dat van veel andere diergroepen. Dat maakt vogels speciaal en roept tegelijk allerlei vragen op. Waarom is er zo'n variatie in geluiden? Hoe en wanneer is die variatie ontstaan? Waarom klinken die geluiden zoals ze klinken? Hoe

maken vogels hun geluiden? Vogelgeluiden dienen voor communicatie, maar waarover gaat die communicatie? En moeten ze die geluiden leren, of ontwikkelen die zich spontaan? Dit zijn allemaal vragen naar de biologische achtergrond van vogelgeluiden.

Charles Darwin zag al dat veel vogelgeluiden complexer en gevarieerder in klank zijn dan de geluiden van andere diergroepen en bovendien soms geleerd worden. Daarin zag hij gelijkenissen met menselijke taal. Daarnaast deden de klankvariatie en complexiteit van vogelgeluiden hem en anderen ook aan muziek denken. Vanwege zulke overeenkomsten zijn niet alleen biologen, maar ook andere wetenschappers zoals taalkundigen en muziekwetenschappers in vogelgeluiden geïnteresseerd.

WAAROVER GAAT DIT BOEK?

Dit boek is bedoeld voor iedereen die, net als ik, gefascineerd is door de variatie aan vogelgeluiden en nieuwsgierig is naar het hoe en waarom van die geluiden, en of er overeenkomsten zijn met onze menselijke taal, spraak en muziek. Ik zoek de antwoorden in de biologie, vanuit mijn achtergrond als gedragsbioloog. Voor een gedragsbioloog is het gedrag van dieren, zoals het maken van en reageren op geluiden, een biologische eigenschap, vergelijkbaar met andere biologische eigenschappen. Ik laat zien welke vragen gedragsbiologen over vogelgeluiden stellen, hoe ze die onderzoeken, wat voor inzichten dat heeft opgeleverd, en wat voor verrassingen ze hierbij zijn tegengekomen. Ik gebruik daarbij vooral voorbeelden uit onderzoek aan bekende Europese vogels, zoals vinken, mezen, nachtegalen en Turkse tortels, en gedomesticeerde soorten zoals kanaries, kippen en zebra-vinken.

Dit boek gaat alleen over de geluiden die vogels met hun ‘stem’ maken – hun vocale geluiden. Diverse vogels maken ook andere geluiden. Denk aan het roffelen van een specht of het klepperen van een ooievaar. Andere soorten maken geluiden met afwijkende veren in hun vleugels of staart. Zo maakt de watersnip het mekkerende geluid waaraan hij de volksnaam ‘hemelgeit’ dankt door tijdens het vliegen zijn staartveren te

spreiden. Maar de grootste complexiteit en variatie tussen en binnen soorten vinden we bij vocale geluiden.

Ik behandel in dit boek een uiteenlopende reeks onderwerpen, sommige uitvoeriger dan andere. Soms omdat er meer over bekend is, maar ook omdat bepaalde onderwerpen interessanter of meer bijzonder zijn dan andere. Natuurlijk weerspiegelt die keuze ook mijn eigen belangstelling en de vragen en vogelsoorten waaraan ik, samen met collega's en anderen van de Universiteit Leiden en elders, jarenlang onderzoek heb gedaan.

OVERZICHT

De hoofdstukken in dit boek vormen een aantal min of meer thematisch samenhangende secties. De eerste hoofdstukken geven een achtergrond voor onderwerpen die later aan bod komen. Ik begin met de verschillende vragen die gedragsbiologen stellen en hoe ze die onderzoeken. Daarbij geef ik aandacht aan het pionierswerk van één van de grondleggers van het vakgebied: de Nederlandse Nobelprijswinnaar Niko Tinbergen. Hierna volgt een beknopt overzicht van de evolutie en diversiteit van vogels. Daarin staat de vraag centraal wat we (kunnen) weten over de geluiden van de 'oervogel'.

Voor onderzoek is het nodig om geluiden vast te leggen en meetbaar te maken. Hoe dat kan, is het onderwerp van hoofdstuk 3, *Grip op geluid*. Daarna is het tijd om ons wat meer met de geluiden zelf en hun variatie bezig te houden. Zonder al op de betekenissen van allerlei geluiden in te gaan bespreek ik het vaak gemaakte onderscheid tussen 'zang' en 'roepgeluiden'. Het zal blijken dat dit onderscheid niet zo helder is als vaak wordt gedacht. En klopt het idee dat zang vooral een eigenschap van mannen is?

De volgende sectie, beginnend bij hoofdstuk 5, *Geluidsontwikkeling*, gaat over hoe de grote verscheidenheid aan geluiden tussen en binnen soorten zich tijdens het leven ontwikkelt en hoe geluiden gemaakt worden. Ik ga in op de vraag of we onderscheid kunnen maken tussen aangeboren en geleerde geluiden. Daarna volgen enkele hoofdstukken over vocaal leren. Dat is vooral bekend van zangvogels die het liedje van hun

eigen soort eerst moeten horen om het daarna zelf te kunnen zingen. Het is een proces dat parallellen heeft met het leren van spraak en taal bij de mens. Maar vocaal leren is niet beperkt tot zangvogels, zoals onder meer de verrassende (her)ontdekking van een vloekende eend laat zien. Ik bespreek vervolgens het unieke orgaan waarmee vogels geluiden maken – de syrinx. De variatie aan geluiden die sommige vogels kunnen maken is groter dan waar wij toe in staat zijn, onder meer door hun vermogen om in hun eentje tweestemmige geluiden te maken.

Veel vogelaars herkennen soorten aan hun zang of andere opvallende geluiden. Ook vogels gebruiken die geluiden om soortgenoten te herkennen. Maar hoe ontstaan de verschillen tussen soorten en vertellen die geluiden iets over de verwantschap tussen soorten? En kunnen we met deze kennis ook uitspraken doen over de geluiden van uitgestorven vogels, zoals de dodo? Met deze vragen begint vanaf hoofdstuk 9, *Geluiden en soorten*, een volgende serie hoofdstukken, waarin de communicatieve betekenis van geluiden centraal staat. Waarom maken vogels al die geluiden? Kunnen we verwachten dat vogels ‘eerlijk’ communiceren of sturen ze ook ‘desinformatie’ de wereld in? De meest opvallende en complexe geluiden maken vogels om partners aan te trekken en territoria af te bakenen. Ik bespreek de biologische achtergrond van die complexiteit, maar ook of vogels ze ‘mooi’ vinden of voor hun plezier maken. Hierna volgen vanaf hoofdstuk 15, *Alarmeren en noodkreten*, enkele hoofdstukken over de vorm en betekenis van diverse roepgeluiden – variërend van alarmgeluiden (die niet altijd blijken te dienen om soortgenoten te waarschuwen) en bedelgeluiden, tot enkele bijzondere geluiden, zoals voor echolocatie. Ter afsluiting van deze serie ga ik in op de invloed van de omgeving op de vormgeving van geluiden. Het is een actueel onderwerp in onze veranderende en steeds lawaaiiger wereld. Kunnen vogels zich nog wel hoorbaar maken?

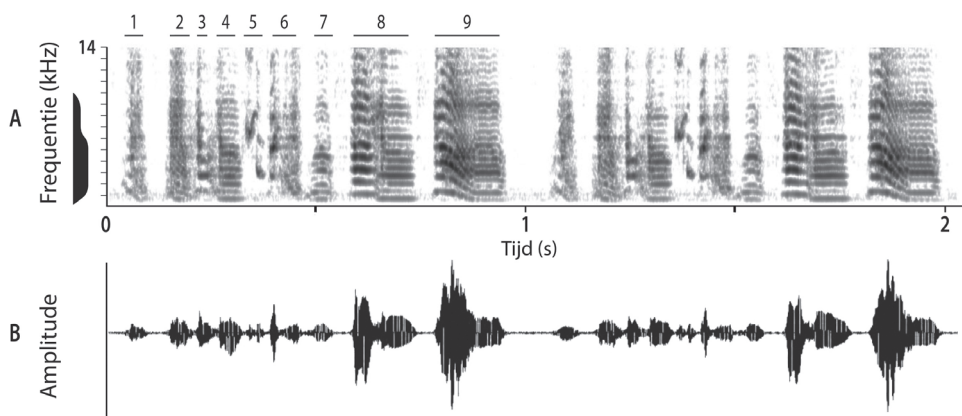
Na al deze hoofdstukken over de verscheidenheid aan geluiden, hun ontstaan en hun betekenissen kom ik vanaf hoofdstuk 18, *Talige vogels?*, terug op Darwins uitspraken over de overeenkomsten van vogelgeluiden met taal en muziek. Kunnen we vogelgeluiden met taal vergelijken? Zijn vogels muzikaal? En is het een goed idee om met hen te willen musiceren? Na deze hoofdstukken besluit ik het boek met een blik op de toekomst.

staat om zijn gevarieerde zang. Een volgende belangrijke stap was de ontwikkeling van de eerste recorders, waarmee geluid optisch op een filmtape werd vastgelegd. Daaraan hebben we te danken dat we de roep van de inmiddels uitgestorven Amerikaanse ivoorsnavelspecht nog kunnen beluisteren, in 1935 opgenomen door de Amerikaan Arthur Allen. De apparatuur daarvoor was toen nog wel zo omvangrijk dat die op een door een muildier getrokken kar vervoerd moest worden. Met de komst van geavanceerde en robuuste magnetische bandrecorders en goede microfoons in de jaren zestig kwam het opnemen van vogelgeluiden op grotere schaal op gang, maar de echte impuls was de ontwikkeling van handzame en makkelijk in het veld te gebruiken cassette-recorders eind jaren zeventig. Tegenwoordig is het, dankzij de brede beschikbaarheid van digitale apparatuur zoals mobiele telefoons, helemaal eenvoudig om geluiden vast te leggen.

VAN GELUID NAAR BEELD

Met alleen vastleggen van geluiden komen we niet veel verder. Voor onderzoek is het nodig om allerlei eigenschappen van geluiden meetbaar te maken zodat we ze kunnen analyseren en vergelijken. De mogelijkheden daarvoor ontstonden met de uitvinding van de geluidsspectrograaf, die geluid omzet in een grafisch, visueel patroon – een zogenoemd spectrogram of sonogram. De eerste geluidsspectrogrammen werden tijdens de Tweede Wereldoorlog voor militaire doeleinden ontwikkeld en pas in 1950 kwam de eerste spectrograaf voor ander gebruik beschikbaar. Een van de eerste onderzoekers die hiermee spectrogrammen van vogelgeluiden maakte was William Thorpe (1935-2020)³. Thorpe begon zijn loopbaan als entomoloog – insectenonderzoeker – en deed onder meer onderzoek naar de biologische bestrijding van insectenplagen. Gaandeweg raakte hij steeds meer geïnteresseerd in vogels en, mede geïnspireerd door het werk van Konrad Lorenz, hun gedrag en geluiden. Na zijn aanstelling bij de universiteit van Cambridge in Engeland werden vogels en hun geluiden een belangrijk onderwerp in zijn onderzoek.

Een spectrogram (figuur 3.1A) geeft het verloop van het geluid over de tijd weer. Het laat de op ieder moment aanwezige geluidsfrequenties



Figuur 3.1 Zebravinkzang

A – Iedere zebravinkman heeft zijn eigen liedje dat meestal 4-10 elementen heeft. Het spectrogram laat twee herhalingen zien van een liedje bestaande uit een reeks verschillende elementen (1 – 9). Horizontaal staat de tijd, verticaal de frequentie (toonhoogte) in kHz (1 kHz = 1000 Hz). Grijsstinten geven aan hoe het geluid over verschillende frequenties is verdeeld – hoe donkerder, hoe luider het geluid. Bij veel elementen is het geluid over meerdere frequenties verdeeld. Hoewel het spectrogram laat zien dat de frequenties tot boven de 14 kHz kunnen oplopen is het meeste geluid onder de 10 kHz geconcentreerd. Dat is ook ongeveer de bovengrens van het hoorvermogen van zebravinken. Hun gevoeligheid (links van de verticale as aangegeven) is het hoogste voor geluiden tussen de 0,4 en 7 kHz.

B – Variatie in geluidsterkte (amplitude), gemeten over alle aanwezige frequenties samen. Begin en einde van de afzonderlijke elementen zijn hierop goed te onderscheiden.

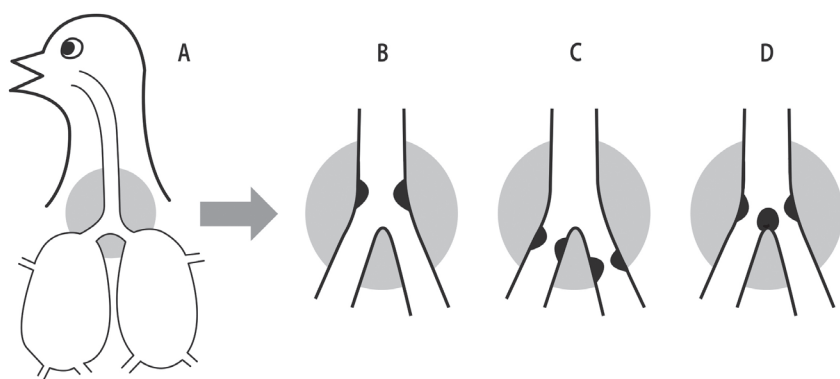
zien, uitgedrukt in Hertz (Hz) – de eenheid voor toonhoogte. Zo verschijnt een zuivere toon bij een bepaalde frequentie als een horizontale streep. Ook de fluittonen van sommige vogels zien er zo uit. Bij andere vogelgeluiden, zoals de zang van een zebravink, is het spectrum complexer en omvat een element soms meerdere frequenties. Daarin is soms weinig structuur aanwezig (zoals bij element 2, figuur 3.1), maar andere laten een ‘harmonisch’ spectrum zien. Daarbij zijn de verschillende aanwezige frequentiebanden meervouden (‘boventonen’) van de laagste frequentie (de ‘fundamentele frequentie’ of ‘grondtoon’) (bijv. elementen 4, 8 en 9, figuur 3.1). De frequenties van de meeste vogelgeluiden bevinden zich tussen de 100 en 10.000 Hz, wat vergelijkbaar is met de range van onze spraakklanken. Om de tijdstructuur en het verloop van de sterk-



Er zijn nauwelijks zoogdieren die zo'n variatie aan klanken kunnen maken en die zo snel kunnen afwisselen als wij dat doen. Hoe zit dat bij vogels? Diverse soorten lijken soms onbegrensd in hun vermogen om allerlei geluiden te maken. Dit was een van de redenen waarom Darwin vogelgeluiden, en vooral zangvogelzang, meer op gesproken taal vond lijken dan de geluiden van zoogdieren. Hoe maken vogels, ongeacht of het vocale leeders zijn of niet, die verscheidenheid aan geluiden?

DE SYRINX

De belangrijkste bron van onze spraakklanken en geluiden van andere zoogdieren zijn de stembanden in het strottenhoofd. Geluiden ontstaan wanneer we tijdens het uitademen onze stembanden in trilling brengen. Hierbij gaat de opening tussen de banden heel snel open en dicht. Deze trilling vertaalt zich in geluid. De 'stembanden' van vogels zijn de mem-



Figuur 8.1 Syrinxvarianten

A – De syrinx bevindt zich op, of in de buurt, van de plek waar de luchtpijp (trachea) en bronchiën samenkomen (zie tekst). De bronchiën zijn verbonden met de longen en met diverse luchtzakken aan de onder- en bovenkant van de longen. Hun verbindingen zijn schematisch aangegeven, evenals de luchtzak (grijs) die de syrinx omhult. B, C en D geven de locaties aan waar de membranen (zwart) kunnen zitten. B – Bij een tracheale syrinx zitten de klankvormende membranen in de trachea. Door spieren (niet aangegeven) kunnen ze tegen elkaar gedrukt worden. Hun trilling is de bron van het geluid. De luchtzak die de syrinx omhult draagt bij aan de klankvorming. C – Bij een bronchiale syrinx zitten de membranen in beide bronchiën waardoor er twee geluidsbronnen zijn. D – Een tracheobronchiale syrinx zit op de overgang van de trachea naar de bronchiën. Linker en rechterhelft kunnen beide verschillende geluiden maken.

branen in de syrinx. Dit orgaan bevindt zich aan de onderkant van de luchtpijp of in de primaire bronchiën, de twee pijpen die de linker- en rechterlong met de luchtpijp verbinden (figuur 8.1)^{1,2}. Het bestaat uit een aantal in vorm afwijkende been- en kraakbeenringen. Hiertussen bevinden zich de membranen en diverse spieren. Deze kunnen de positie en spanning van de membranen veranderen en deze, net als onze stembanden, in trilling brengen, samen met de luchtstroom door de syrinx.

De precieze locatie van de syrinx is niet bij alle soorten hetzelfde. Bij sommige soorten zit de syrinx in het onderste deel van de luchtpijp. Zo'n 'tracheale' syrinx (figuur 8.1) zien we onder meer bij duiven en hoenders. Andere soorten, zoals koekoeken en pinguïns, hebben een bronchiale syrinx. Daar zitten de afwijkende ringen en de membranen niet in de luchtpijp, maar in de primaire bronchiën. Ze hebben dus twee plek-

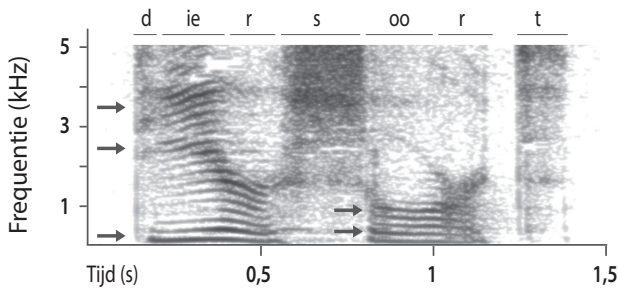
ken waar geluid gemaakt kan worden – in de linker- en/of de rechter-bronchus. Ten slotte is er nog een derde groep soorten waarbij de syrinx zich bevindt op de plek waar de luchtpijp zich in de twee bronchiën vertakt. Deze ‘tracheobroncheale’ syrinx is kenmerkend voor zangvogels, maar zien we ook bij eenden en ganzen. Omdat hierbij membranen in beide bronchiën zitten hebben ook deze soorten twee geluidsbronnen.

Niet alleen de precieze plek waar geluid wordt gemaakt verschilt tussen soorten, maar er is ook een enorme variatie in de detailstructuur van de syrinx, zoals in aantal, vorm en dikte van de membranen en de vervorming van trachea en bronchiën op de plaats waar de syrinx zich bevindt.^{1,2} Er is zelfs een groep schreeuwvogelsoorten, waaronder de miervogels, die door extra membranen in hun trachea een derde geluidsbron hebben.³

Zoals we zagen in hoofdstuk 2 hebben alle vogels een syrinx, behalve de Amerikaanse gieren, waar de syrinx in de loop van de evolutie is verdwenen. Toch maken ook deze gieren nog wel geluiden. Zoals wij sissen keelklanken kunnen maken zonder onze stembanden te gebruiken, kunnen deze gieren en sommige andere vogels dat ook. Denk aan het hissen van agressieve knobbelzwanen. Maar de overgrote meerderheid van alle vogelgeluiden hebben hun oorsprong in de trillende membranen van de syrinx.

KLANKPRODUCTIE

Bij ons hebben de stembanden een belangrijke rol bij het maken van klinkers, maar de verschillen tussen klinkers, bijvoorbeeld tussen de *ie* en de *oo*, zoals in het woord ‘diersoort’ (figuur 8.2) komen niet tot stand doordat de stembanden bij iedere klinker een andere trillingsfrequentie hebben. Integendeel, het trillingsspectrum van de stembanden ziet er voor iedere klinker hetzelfde uit. Het is op een spectrogram zichtbaar als een harmonisch spectrum van een fundamentele frequentie met boventonen, zoals we dat ook zagen bij sommige elementen in zebravinkzang (hoofdstuk 3, figuur 3.1). De hoogte van de fundamentele frequentie is afhankelijk van de grootte van de stembanden: grotere en zwaardere stembanden hebben een lagere trillingsfrequentie. De stem-



Figuur 8.2 Menselijke stem

Spectrogram van een vrouwenstem die ‘dier’ zegt. De klinkers *ie* en *oo* worden gekenmerkt door een harmonisch spectrum – zichtbaar als horizontale lijntjes. De fundamentele frequentie (de grondtoon) is voor beide klinkers ongeveer 200 Hz. De lijntjes daarboven zijn de boventonen. Door verschillen in de stand van mond en tong worden verschillende delen van het frequentiespectrum versterkt of gedempt. De pijlen geven de benadrukte frequentiegebieden aan – de ‘formanten’. Zij bepalen het klankverschil tussen *ie* en *oo*.

banden van mannen zijn in de regel zwaarder en groter dan die van vrouwen. Hun fundamentele frequentie ligt meestal tussen 90 en 150 Hz tegenover 150-250 Hz bij vrouwen. Dit draagt eraan bij dat de meeste mannenstemmen lager klinken dan vrouwenstemmen.

Ook bij vogels beïnvloedt de grootte van de syrinxmembranen de klank – grotere soorten maken lagere geluiden dan kleinere. Maar terwijl bij ons de trillingsfrequentie van onze stembanden, en daarmee de frequentie van het gemaakte geluid, maar beperkt varieert, is dat anders bij vogels. Met behulp van verschillende spieren kunnen ze trillingsnelheid en bewegingen van de syrinx variëren. Veel soorten hebben twee of drie paar spieren om de syrinx in verschillende vocalisatiestanden te zetten, maar bij zangvogels zijn het vijf tot zeven paar. Hierdoor kunnen de membranen van de syrinx meer gevarieerde bewegingen maken. Dit is een van de redenen waarom de geluiden van zangvogels vaak een grotere klankvariatie hebben dan die van andere vogelsoorten en waarom ze aan de bron al meer variatie aan geluiden kunnen maken dan wij en andere zoogdieren. Maar er zijn meer oorzaken voor de rijke variatie aan vogelgeluiden.