

GESCHIEDENIS VAN DE BIOAKOESTIEK

IN TECHNOLOGISCH PERSPECTIEF

Mensen leren kennen doe je via een goed gesprek. Het helpt ook ze mee te maken in goede en slechte tijden: wanneer ze je vriendelijk toespreken of toelachen, maar ook wanneer ze je uitschelden of juist bij je uithuilen. Dieren leren begrijpen werkt net zo. Je moet goed naar ze luisteren wanneer ze met elkaar communiceren. En ze nauwkeurig observeren in verschillende situaties. Het onderzoeken van geluiden en communicatie bij dieren valt onder de gedragsbiologie, een wetenschappelijke discipline die in belangrijke mate heeft geprofiteerd van een aantal technische revoluties op het gebied van opnemen, weergeven en verwerken van geluid. Het zijn echter niet alleen de wetenschappers maar ook de liefhebbers die profiteerden. Door de voortdurende ontwikkelingen op het gebied van akoestische software en internet zijn deze twee typen geluidsjagers steeds moeilijker van elkaar te onderscheiden. Vaak waren het vogels die boeiden of inspireerden, maar er werd en wordt ook geluisterd naar zoogdieren (te land, ter zee, en in de lucht), kikkers, en zelfs vissen.

Als onderzoeker én liefhebber zal ik in dit artikel een beperkt overzicht geven van een aantal technische ontwikkelingen en belangrijke ontdekkingen in mijn vakgebied. Ik zal daarbij eerst stilstaan bij historische figuren als Daines Barrington, Charles Darwin, en onze nationale trots Niko Tinbergen, om daarna min of meer chronologisch richting de huidige stand van de wetenschap te gaan. Af en toe doe ik daarbij de nodige uitstapjes naar het buitenland, maar heb geprobeerd om juist de inspanningen binnen Nederland aandacht te geven. Ten slotte zal ik het 'akoestisch landschap' rondom de 'ivoren toren' van de wetenschappers schetsen via een korte beschrijving van interessante activiteiten met betrekking tot natuur- en dierengeluiden bij bibliotheken, hobbyverenigingen en websitefanaten. (Zie ook kleurenkatern III, 15.)

In den beginne: onderzoek met het oor

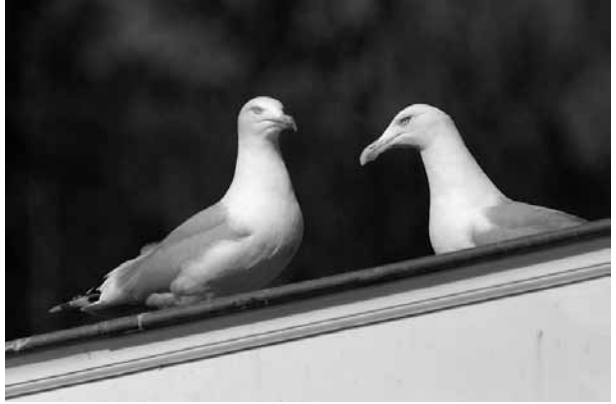
Gedragsbiologische pioniers in het onderzoek aan vogeltaal

De Engelsman Daines Barrington (1727-1800) moet een van de eersten zijn geweest die meer zocht achter het gefluit en geriedel van vogels. Hij publiceerde al in 1773 over *Experiments and Observations on the Singing of Birds*. Barrington was op de eerste plaats een liefhebber van de muzikale schoonheid van klanken uit de natuur en maakte bijvoorbeeld hitlijsten van de volgens hem mooiste zingende vogelsoorten. Zoals bij velen stonden ook bij hem de nachtegaal (*Luscinia megarhynchos*) en merel (*Turdus merula*) bovenaan de lijst. Hij was echter ook een denker en kwam er zo achter dat zangvogels hun liedjes leren door elkaar te imiteren. Deze bevinding was gebaseerd op zijn observatie dat zingende vogels in gevangenschap zich niet altijd tot hun eigen soort beperken. Iedereen heeft wel eens een papegaai in gevangenschap ‘koppie-krauw’ horen zeggen. Weinig mensen zullen echter daarbij bedacht hebben dat deze vogels dan waarschijnlijk ook onder natuurlijke omstandigheden in het regenwoud elkaar imiteren. Barrington wel, en hij dacht verder na of dat een rol kan spelen bij sociale interacties of gevolgen kan hebben voor patronen in geografische variatie. Zo ontdekte hij het fenomeen van vogeldialecten doordat hem was opgevallen dat vinken (*Fringilla coelebs*) niet overal hetzelfde zingen, terwijl liedjes van vogels in eenzelfde buurt juist veel op elkaar lijken.

Bijna een eeuw later, in 1872, is het Charles Darwin (1809-1882) in zijn wereldberoemde *The origin of species by means of natural selection* die een belangrijk evolutionair perspectief toevoegt aan ons begrip van de enorme diversiteit aan dierengeluiden. Door observatie en argumentatie komt hij er achter dat niet alleen morfologische of fysiologische eigenschappen van dieren onderhevig zijn aan selectie, maar dat ook gedragingen zoals het maken van geluid evolueren. Zijn inzichten in natuurlijke selectie bij in het wild levende dieren worden helder toegelicht met voorbeelden van kunstmatige selectie door de mens bij gedomesticeerde dieren. Zo rapporteert hij over het relatief simpele koeren van de wilde rotsduif (*Colomba livia*) en hoe afstammelingen van deze wilde vogelsoort tot verschillende rassen zijn gekweekt met alleszeggende namen als ‘trompetters’ en ‘lachers’. Generatie op generatie selecteren van doffers met de langste of snelste koeren heeft het soort-eigen geluid bij deze rassen veranderd naar de akoestische smaak van de duivenmelker.

Weer een eeuw later, in 1973, mocht de van oorsprong Leidse gedragsbioloog Niko Tinbergen (1907-1988), samen met Konrad Lorenz (1903-1989) en Karl von Frisch (1886-1982), een Nobelprijs ontvangen. De prijs kreeg hij met name voor zijn pionierswerk met experimentele aanpak in het veld. En voor zijn benadrukken dat gedrag onderzocht kan worden vanuit verschillende en elkaar aanvullende gezichtspunten: veroorzaking, ontwikkeling, functie en evolutie. In het midden van de jaren vijftig publiceerde Tinbergen diverse studies

aan meeuwen, onder andere over de balts van de zilvermeeuw (*Larus argentatus*) die daarbij het nodige akoestisch geweld in de strijd gooit. Het werk aan meeuwen en de aanpak van Tinbergen kreeg navolging aan de Universiteit van Groningen. Zo waren er studies in de jaren '80 naar de functie van geluidssignalen bij de dwergmeeuw (*Larus minutus*) en de evolutie van deze communicatieve geluiden bij verschillende soorten meeuwen. Vervolgstudies onderzochten de ontwikkeling en mechanistische, hormonale basis voor akoestische variatie in de meeuwengeluiden. Het roepen van deze met de zee geassocieerde vogels komt tegenwoordig jammer genoeg vaak negatief in het nieuws. In steden als Leiden, Haarlem en Den Haag, maar ook in Zeebrugge en Oostende zijn de vogels stadsbroeders geworden (afb. 1); de vocale ondersteuning van de paarvorming en balts wordt niet door alle inwoners positief gewaardeerd.



1 Zilvermeeuwen op het dak in Leiden. Foto: Herman Berkhoudt

Onderzoek met het oor: ti-ta of ti-ti-ta?

Zoals uit het bovenstaande blijkt begon het onderzoek aan dierengeluiden met luisteren en met beschrijvingen van gewoon met het oor waarneembare variatie. Van vage beoordelingen als 'hetzelfde' of 'verschillend' ging men over op meer gedetailleerde beschrijvingen in woorden, zoals bijvoorbeeld 'tsie-tsie-tsiuuuuuh' voor de geelgors (*Emberiza citrinella*) en 'tie-tru-wie, trie-trie-trie' voor de boomkruiper (*Certhia brachydactyla*). Ook gebruikte men tekeningetjes met hoge en lage streepjes of slangetjes en zelfs notenschrift om de variaties in geluid vast te leggen en soortverschillen uit te drukken. Deze methodes zijn echter snel ontoereikend om op meer gedetailleerd niveau variatie binnen een soort te beschrijven. Dit wil echter niet zeggen dat er zonder technische hulpmiddelen geen interessante dingen bestudeerd konden worden.

Met het tellen of categoriseren van eenvoudige eigenschappen kun je ook aardige ontdekkingen doen. Zo vond er tussen 1947 en 1950 in Finland bijvoorbeeld een grootschalig onderzoek plaats, volledig gebaseerd op observaties met het oor, naar zangvariatie bij de koolmees (*Parus major*). In een groot gebied werd voor de lokale mezen vastgesteld met hoeveel noten er gezongen werd in de voor de soort typisch herhaalde liedjes, zoals: ti-ta, ti-ta, ti-ta of ti-ti-ta, ti-ti-ta, ti-ti-ta. Zulke twee-notige en drie-notige liedjes vertegenwoordigden toen respectievelijk twintig procent en zeventig procent van alle gescoorde koolmeesliedjes in het onderzochte gebied. Het onderzoek werd herhaald in 1981 en toen

bleek dat het aandeel van twee-notige en drie-notige liedjes dramatisch verschoven was naar respectievelijk tachtig procent en vijf procent. De onderzoekers suggereerden dat de afname in aantal noten op de zang van de koolmees mischien was toe te schrijven aan het toenemende verkeerslawaaai omdat ze juist in verstedelijkte gebieden de meer simpele liedjes vonden.

Zo'n zestig jaar na de verzameling van die eerste historische koolmezen-data-set in Finland zijn aan de Universiteit van Leiden inderdaad interessante relaties ontdekt tussen vogelzang en verkeerslawaaai, maar werden de specifieke suggesties ontkracht. De onderzoekers hadden daarbij echter geavanceerde verlengstukken voor het oor ter beschikking, waarmee geluid kon worden opgenomen en in alle details verwerkt en gemeten. Studente Margriet Peet ontdekte zo met technische hulpmiddelen dat liedjes die met het oor als twee-notig of drie-notig gehoord werden soms uit een hoger aantal onderscheidbare geluidselementen kon bestaan. Deze verhoogde temporele resolutie zou ook door vogels opgepikt kunnen worden en zou dus van belang kunnen zijn in de onderlinge communicatie. De gesuggereerde oorzakelijke relatie: hoe meer verkeerslawaaai hoe minder noten op de zang, werd later ontkracht door een dataset van meer dan vierduizend liedjes – opgenomen in tien steden en tien bossen door heel Noordwest Europa. Het bleek dat het gemiddeld aantal noten van liedjes in lawaaaiige steden en relatief stille bossen exact hetzelfde was. (Zie ook kleurenkatern III, 18.)

Technologische uitvindingen en biologische ontdekkingen

De technische revolutie en opslagmedia

De verlengstukken voor het oor vonden hun oorsprong meer dan een eeuw geleden. De technische revolutie die het bioakoestisch onderzoek enorm zou gaan beïnvloeden was namelijk het gevolg van een aantal belangrijke ontdekkingen aan het eind van de negentiende eeuw zoals de telefoon, de microfoon en de grammofoon. De telegraaf bestond destijds al tientallen jaren en was geschikt om de relatief simpele morse-code te versturen. Er werd echter ook druk gewerkt aan de zogenaamde harmonische telegraaf waarbij meerdere signalen van verschillende toonhoogte over dezelfde draad gestuurd konden worden. Meerdere mensen op verschillende plekken op de wereld waren op hetzelfde ontdekkingsspoor actief, maar het is uiteindelijk de Schot Alexander Graham Bell (1847-1922) die het eerste telefoongesprek ooit voert in 1876. Kort daarna wordt de microfoon uitgevonden door de Engelsman David Edward Hughes (1831-1900). Beide apparaten zetten geluidsgolven om in elektrische golven: akoestische energie in elektrische spanning. Bij het éne gaat het om een dubbele omzetting van geluid naar elektriciteit en weer terug naar geluid om over afstand met elkaar te kunnen praten. Bij het andere gaat het om geluid op

te nemen en vast te leggen om op een later tijdstip weer met de grammofoon te kunnen beluisteren.

Het belang van de microfoon voor het bioakoestisch onderzoek zal duidelijk zijn. Een gehoord geluid is verdwenen en niet meer te vergelijken of te meten. Een opgenomen geluid kan indien goed geconserveerd tot in het oneindige worden afgespeeld en beluisterd. Deze vooruitgang betekende dat patronen op allerlei schaal konden worden onderzocht: soortverschillen, geografische dialecten, of akoestische variaties gecorreleerd met grootte, geslacht of motivatie. Het grote verzamelen kon beginnen. In eerste instantie

werd geluid opgeslagen in was op zogenaamde wasrollen en op langspeelplaten, totdat de magnetische bandrecorders hun intrede deden. Vanaf begin jaren '60 tot eind jaren '80 was de Nagra bandrecorder het Zwitserse zwaargewicht dat letterlijk de toon aangaf op dit gebied. Het eerste model werkte nog met een grammofoonveer die met een hendel aan de buitenkant opgewonden moest worden. De opnamekwaliteit van latere modellen is nog steeds onomstreden, maar het begrip draagbaar is sinds die tijd wel behoorlijk veranderd.

Een Nagra woog inclusief batterijen bijna zeven kilo, zodat het prachtige en tegelijk monsterlijke apparaat zwaar aan de schouderband trok (afb. 2). Philips kwam in 1962 met de audiocassettes voor meer handzame recorders, die met name populair werden bij het grote publiek, maar ook bij een redelijk aandeel van de veldbiologen en hobby-geluidsjagers. Rond het begin van de jaren '90 beginnen echter de digitale opslagmedia hun intrede te doen. De minidisc en DAT-recorder kennen een korte opmars, met name door hun kleine formaat. Het zijn uiteindelijk de harde-schijf-recorders die de laatste tien jaar de markt volledig hebben overgenomen, zoals nu bijvoorbeeld de Marantz PMD660 die net een halve kilo weegt. Het blijft bij het verzamelen van veldopnames in verre oorden zaak om goed de batterijvoorraad in het oog te houden, maar kwaliteit en gebruikersgemak gaan tegenwoordig voor een schappelijk prijsje in de borstzak. Daarnaast wordt het onderzoekers steeds makkelijker gemaakt door bijvoorbeeld de productie van watervaste combinaties van opname-apparatuur en software waarmee op programmeerbare tijden op een vaste lokatie opnames gemaakt kunnen worden in afwezigheid van de onderzoeker (afb. 2).



2 Technische ontwikkelingen in de veldbiologie. Links: Donald Borror in 1970 zoals hij op jacht ging naar de zang van Noord-Amerikaanse gorzen en lijsters met een Nagra bandrecorder en een microfoon met parabool. Rechts: de Leidse onderzoeker Wouter Halfwerk in 2009 in Drenthe met een Song Meter (van Wildlife Acoustics), waarmee hij automatisch op programmeerbare tijden geluiden opneemt van een zingende koolmeesman buiten de nestkast en tegelijkertijd van een roepende koolmeesvrouw binnen de nestkast. Foto's: Borror Laboratory of Bioacoustics en Hans Slabbekoorn

Roepende vissen: geen visserslatijn

Niet alleen voor boven water maar ook voor onder water zijn er luistertechnieken ontwikkeld. Kort nadat in 1912 de 'Titanic' is gezonken wordt er flink geïnvesteerd om via echolokatie met sonar en hydrofoons ijsbergen te traceren. Ook werd zogenaamde passieve affluisterapparatuur al ingezet in de Eerste Wereldoorlog om de activiteit van onderzeeboten te detecteren. Een hydrofoon is een microfoon voor onder water die gevoelig is voor drukvariaties in het water en deze omzet in elektrische signalen. Als er geen hydrofoon voorhanden is dan willen mensen ook nog wel eens een condoom schuiven over een niet-water-vaste microfoon. Ook voor deze toepassing geldt dat een condoom twee keer gebruiken een verkeerde zuinigheid is. Tijdens mijn promotieonderzoek wilde ik vaststellen of de Afrikaanse zebzacichlides (*Pundamillia nyererei*, afb. 3) van een collega geluid maakten tijdens de balts en verknoeide zo een Sennheiser richtmicrofoon uit de dure MKH-serie.

Mijn geklungel met een richtmicrofoon onder water had echter wel bevestigd wat veel mensen waarschijnlijk niet hadden verwacht: de mannen van deze kleurrijke vissen produceerden inderdaad geluid tijdens de baltsrituelen die de vrouwen moeten overhalen hen als vader van hun toekomstige kroost te kiezen. Destijds was bij een aantal wetenschappers al wel bekend dat veel vissen geluiden maken en sommige vissers wisten ook al dat het aan de lijn boven water halen van enkele vissoorten een luidruchtige gebeurtenis kan zijn, en dat is geen visserslatijn. Sommige baarsachtigen en meervallen maken in zo'n noodsituatie knorrende en krakende geluiden die soms door een schrikreactie van de visser een ontsnapping in gang kunnen zetten.

Vissen maken niet alleen geluid, ze horen het ook. Water is door de hogere dichtheid een veel beter medium dan lucht voor de voortplanting van geluid. Geluidstrillingen en bewegingen in het water verplaatsen zich gemakkelijk en kunnen door vissen goed worden waargenomen. Vanaf midden jaren '70 tot midden jaren '90 werd in Nederland door Niko Schellart aan de Universiteit van Amsterdam onderzoek gedaan naar richtinghoren bij vissen en naar de

detectie van trillingen in het water met behulp van het zogenaamde zijlijn-systeem. Vissen kunnen op deze manier prooi detecteren of juist roofvissen en op vis jagende vogels horen of voelen aankomen. Ook kunnen ze zich waarschijnlijk redelijk goed oriënteren met behulp van alle geluiden in de omgeving, veroorzaakt door golfslag en stroming of door andere waterdieren. Onder water is het vaak donker en troebel en het zicht reikt meestal



3 Twee vissoorten die met geluid communiceren tijdens seksuele interacties: de kleurrijke Afrikaanse zebzacichlide (links), en de rotspoelslijmvis van de Azoren (rechts). Foto's: Kees Hofker en Niels Bouton

niet verder dan een paar meter. Het gehoor is daarom meestal een superieur middel om onder water de weg te vinden naar paaigronden of schuilplaatsen. Nieuw onderzoek moet gaan uitwijzen of de hoeveelheid lawaai die wij mensen tegenwoordig onder water produceren met boten, pompen en bouw- of baggerwerkzaamheden een negatieve invloed heeft op de effectiviteit van deze akoestische functie en het welbevinden van vis.

De laatste jaren heeft ook Leiden een onderzoekslijn aan visgeluiden. Zo is hier bijvoorbeeld, geholpen door hydrofoon en digitale recorder, aangetoond dat mannen van de rotspoelslijmvis (*Parablennius parvicornis*, afb. 3) op de Azoren geluiden maken als ze een vrouw op bezoek krijgen. De mannen verdedigen een burcht waarin bezoekende vrouwen eieren af kunnen zetten als de man van voldoende kwaliteit wordt bevonden. Bij vissen zijn de vrouwen meestal vooral geïnteresseerd in grootte, want grote vissen zijn oud en hebben dus waarschijnlijk geschikte genen om lang te overleven. Ook is zo'n man vaak beter in het beschermen van het broed tegen concurrenten en eierrovers. De burcht van de man is echter donker en de mogelijkheden om de man visueel op waarde te schatten zijn beperkt. Studente Karen de Jonge vond uit dat de toonhoogte van de geluiden gecorreleerd is met de grootte van de vis. Grote mannen hebben lage stemmen en bieden een vissenvrouw dus de nodige informatie voor haar beslissing om al dan niet eieren af te zetten.

Het onhoorbare hoorbaar gemaakt

Vissen horen meestal het beste in de lage tonen, zo tussen de 50 en 300 Hz, al zijn er uitzonderingen naar boven en naar beneden (en van de meeste soorten weten we het nog niet zo precies). Wij mensen horen meer toonhoogtes, maar ook geen geluiden van onder de 20 Hz of van boven de 20 duizend Hz. Er zijn echter wel zulke lage infrasonen geluiden en zulke hoge ultrasone geluiden en veel dieren kunnen ze wél horen. Terwijl de meeste vogels het beste horen tussen 200 Hz en 10 duizend Hz, kunnen bijvoorbeeld olifanten en baleinwalvissen infrasonen geluid horen. De gevoeligheid voor ultrasoongeluid van knaagdieren kan tot 90 duizend Hz oplopen, die van sommige soorten vleermuizen tot 110 duizend Hz, terwijl er dolfijnen zijn die nog geluid van 150 duizend Hz kunnen horen.

Door een opgenomen geluid te verhogen of te verlagen in toonhoogte zorgt de technologie ervoor dat ook wij mee kunnen luisteren op die voor ons extreme frequenties. De vleermuis-detector is waarschijnlijk de bekendste toepassing waarbij onhoorbaar in het donker langsvliegende dieren gedetecteerd kunnen worden aan de hand van hun ultrasone geluiden. Soort-specifieke toonhoogte en vorm van het signaal maken het mogelijk ook de soort vast te stellen. Veel vleermuizen maken zowel sociale roepjes waarmee ze onderling communiceren als klikachtige geluiden die ze gebruiken voor echolokatie. Hiermee kunnen ze in volledige duisternis op basis van de terugkerende echo's van hun



4 Een groep orka's bij Spanje. Foto: Annemieke Podt

eigen geluiden de omgeving op het gehoor verkennen of in de vlucht de exacte lokatie vaststellen van een eveneens vliegende prooi.

Vleermuizen delen hun gevoeligheid voor ultrasone geluiden en het gebruik daarvan voor echolokatie met zeezoogdieren. Ook onder water horen mensen geen ultrasone geluiden en zelfs de geluiden tussen 20 en 20 duizend Hz bereiken ons oor meestal niet omdat geluid moeilijk wordt doorgegeven tussen water en lucht. Hierdoor hebben mensen meestal ten onrechte het idee dat het onder water stil is. Het is er zelfs vaak een behoorlijk lawaai, zeker als je een hydrofoon in het water stopt bij een groep roepende orka's (*Orcinus orca*, afb. 4). Deze veelal sociaal levende dieren hebben een enorm repertoire aan roep- en fluittonen en maken gebruik van echolokatie om al jagend vis op te sporen. Zeezoogdieren en ook de orka's kunnen elkaar vocaal imiteren, net als zangvogels en papegaaien. Ze leren van dieren in dezelfde familiegroep of uit de hoorbare buurt en zo ontstaan er ook onder water dialecten.

En niet alleen wat ze roepen maar ook of ze veel of weinig roepen kan geografische variatie vertonen. Dit laatste lijkt te maken te hebben met welke prooi er wordt bejaagd door deze 'killer whales'. Verschillende groepen orka's hebben verschillende eetgewoonten: de visetende orka's bij Spanje of Noorwegen maken veel gebruik van geluid, terwijl de orka's die bijvoorbeeld langs de kust van Alaska op zehonden jagen veel minder luidruchtig zijn. Dit verschil is te begrijpen als je bedenkt dat vissen meestal toch geen hoge geluiden kunnen

horen, terwijl veel zeezoogdieren hun oren juist prima kunnen gebruiken in de hoge frequenties waarop orka's roepen.

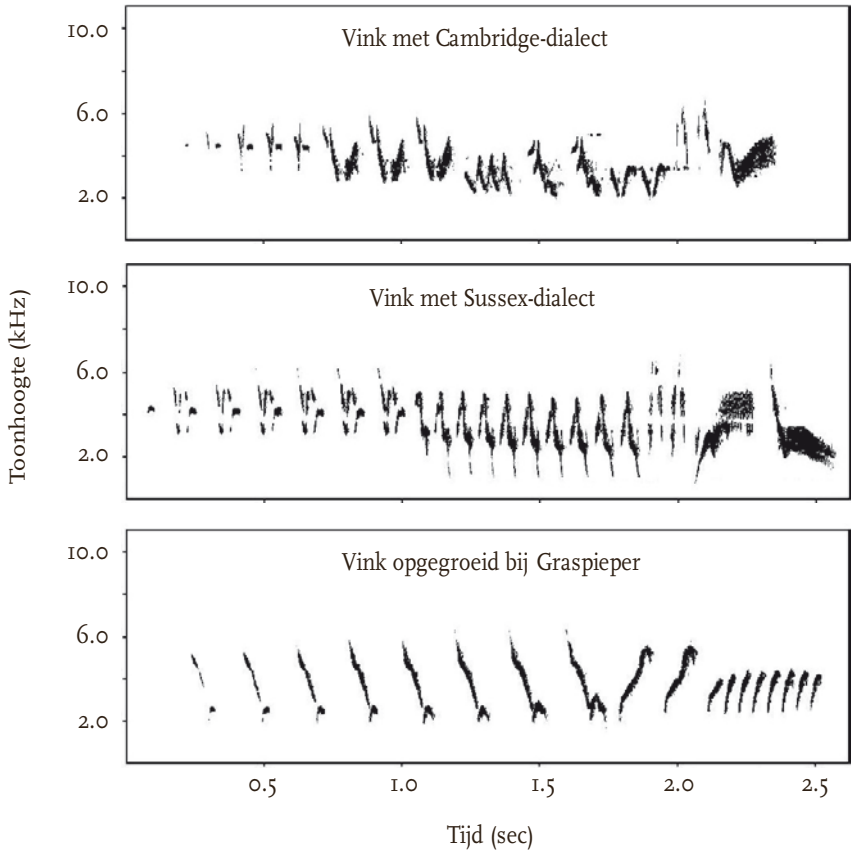
Baleinwalvissen gebruiken hele lage tonen voor de onderlinge communicatie over grote afstanden en zijn daar dan ook zoals gezegd juist gevoelig voor. Net als bij vissen kunnen zulke lage signalen en andere biologisch relevante geluiden gemaskeerd worden door lawaai van menselijk activiteiten. Met name de toegenomen en continue scheepvaart met zeecontainers over de oceanen heeft de afgelopen eeuw voor dramatische veranderingen gezorgd. Van sommige laagroepende walvissoorten wordt beweerd dat de afstand waarover individuen met elkaar kunnen communiceren de afgelopen honderd jaar is verkleind van duizend naar tien kilometer. Het is ook weer niet zo dat walvissen en dolfinen die van veel hogere frequenties gebruikmaken geen last hebben van menselijke activiteiten. Vooral de spitsnuitdolfijnen (*Ziphiidae*) worden nogal eens het slachtoffer van het gebruik van sonar. Als ze zich te dicht in de buurt van een militair geluidsexperiment bevinden kunnen beschadigingen aan het oor optreden. Ook zijn massale strandingen toegeschreven aan het te snel overbruggen van een groot diepteverschil bij een vluchtreactie voor de harde geluiden, vergelijkbaar met caissonziekte bij duikers.

Het hoorbare zichtbaar gemaakt

De microfoon was in combinatie met de evolutie van draagbare opslagmedia belangrijk voor de latere ontwikkelingen in de bioakoestiek. Maar ook de telefoon was een link naar een belangrijke technologische vernieuwing. Rond 1940 werd er door de Amerikaanse *Bell Telephone Laboratories* onderzocht of spraak zichtbaar gemaakt kon worden met als doel doven een mogelijkheid tot telefoneren te bieden. Het aflezen van zinnen op de door de zogenaamde sonograaf geproduceerde sonogrammen bleek echter veel te lastig en het apparaat is nooit met die functie op de markt gekomen. Er bleek echter wel militaire interesse, want ook tijdens de Tweede Wereldoorlog werd er veel met hydrofoons op de geluiden van onderzeeërs gejaagd. Met behulp van de sonograaf kon niet alleen de aanwezigheid van een boot worden gedetecteerd, maar ook de identiteit worden vastgesteld door middel van boot-eigen geluidskarakteristieken.

Gezien de militaire toepassing was de sonograaf 'top secret' tot na de oorlog. Ook de eerste sonograaf die uit Amerika naar Europa kwam werd voor militaire doeleinden gebruikt – door het *Admiralty Research Laboratory* in Londen. Echter, de tweede sonograaf op Europese bodem kwam in 1950 in handen van de bioloog William Thorpe en zijn student Peter Marler aan de Universiteit van Cambridge. Samen met Amerikanen als Nicholas Collias en Donald Borror waren zij de pioniers tijdens deze technische revolutie op het gebied van de visuele beschrijving van dierengeluiden. Thorpe en Marler zetten samen de toon voor een nieuw tijdperk van bioakoestisch onderzoek. Thorpe bevestigde veel van de observaties aan zangvogels van Barrington, met harde gegevens over zang leren

5 Sonogrammen van twee verschillende vinkendialecten en van een liedje van een vink die zijn volwassen zang heeft ontwikkeld zonder ooit soortgenoten te hebben horen zingen, maar wel een graspieper (*Anthus pratensis*). De vinken zijn opgenomen door William Thorpe in 1954 en opgeslagen in het National Sound Archive van de British Library in London.



en geografische variatie (afb. 5). Marler vervolgde met vele studies aan vogels en apen en is meer dan een halve eeuw actief gebleven in de bioakoestiek. Hij heeft nadrukkelijk zijn stempel gezet op allerlei stromingen die akoestische studies combineren met ecologie, ontwikkelingsbiologie en neurobiologie.

De kracht van de sonograaf voor het onderzoek zat hem in het mogelijk maken van visuele inspectie. Niet alleen kon geluid nu oneindig worden afgespeeld en beluisterd, maar het werd zichtbaar gemaakt op grafiekpapier en daarmee kwamen alle akoestische subtiliteiten in spectrale en temporele fluctuaties ineens aan het licht. Donald Berror zag zo bijvoorbeeld dat vogels soms tweestemmig zijn en twee onafhankelijk van elkaar variërende geluiden kunnen produceren. Later werd ontdekt dat ze dit kunnen omdat het orgaan waarmee geluid geproduceerd wordt (de syrinx) op de splitsing van luchtpijp naar longen een gepaarde structuur heeft. Links en rechts kunnen er door het uitpersen van lucht en het in trilling brengen van membranen geluiden ontstaan die vaak verschillen in toonhoogte en kunnen alterneren of overlappen in de tijd.

De kracht van de sonograaf zat hem zeker ook in het objectief meetbaar maken van geluid. De eerste sonogrammen werkten met een pennetje dat automa-

tisch en synchroon met een weer te geven geluidsopname over een rol grafiekpapier gleeed. Temporele en spectrale contouren van liedjes en roepjes werden zichtbaar door het nauwkeurige krassen van de pen in reactie op variaties in toonhoogte en amplitude. Tegenwoordig zijn er tal van software-programma's beschikbaar die van een opgeslagen geluidsbestand met één druk op de knop mooie digitale plaatjes maken. Voorheen met de lineaal en tegenwoordig met de cursor is zo dus heel gedetailleerd de duur en de toonhoogte van ieder geluidselementje te meten. Ook kan nu de computer een heel aantal spectrale en temporele metingen automatisch verrichten. Deze automatisering maakt het mogelijk om grote hoeveelheden geluiden te analyseren. Ook zorgt het ervoor dat het niet meer uitmaakt wie de dataset verwerkt: bij dezelfde grafische instellingen zullen ook de metingen altijd dezelfde zijn.

Ondervragingstechnieken in het veld

Kort na het eerste telefoongesprek van Bell in 1876 wordt de grammofoon ontwikkeld door Thomas Alva Edison (1847-1931), een Amerikaan van gedeeltelijk Nederlandse afkomst. De grammofoon brengt geluiden, opgeslagen in de groeven van wasrol of langspeelplaat, weer tot leven. Een naald tast de door geluid vormgegeven groeven af waarna de trillingen via een membraan uit een hoorn weer te beluisteren zijn. Het duurt nog tot 1924 voordat er speakers worden gemaakt die een membraan in trilling brengen via een elektrische stroom in een spoel en een magnetisch veld. Nadat in 1958 ook de eerste echte luidsprekerbox is verschenen zijn er vele generaties en variaties ontwikkeld voor het reproduceren van geluid in auto's, onder water, via home-cinema sets, maar ook via draagbare speakersets voor in het veld.

De mogelijkheid om geluid af te spelen in het veld met een mobiel speaker-systeem of gettoblaster maakte een interessante experimentele aanpak mogelijk voor gedragsbiologen (afb. 6). Geluid in afwezigheid van de vogel maakte bijvoorbeeld het testen van de functie van vogelzang mogelijk. Direct al vanaf begin jaren zestig werden speakers ingezet om in het veld te onderzoeken of vogels zich laten foppen en reageren op eerder opgenomen zang van soortgenoten. In de jaren '70 en '80 wordt via diverse studies de rol van zang in zowel het verdedigen van een territorium als het aantrekken van vrouwelijke partners experimenteel bevestigd. Opnieuw waren het koolmezen die geschikt werden bevonden om dit fenomeen, dat voor veel soorten opgaat, wetenschappelijk te bevestigen.

In een veelgeciteerd experiment werden koppels mezen tijdelijk weggevangen uit hun territorium en vervangen door een speaker. Territoria waar koolmezenzang werd afgespeeld werden minder snel ingenomen door nieuwe koppels dan territoria waar een ander voor de mezen niet relevant geluid uit de speaker klonk (de controle). Alleen de zang, zelfs in afwezigheid van de vogels zelf, bleek dus afdoende om concurrenten op gepaste afstand te houden. Ook

6 Met een afspelerexperiment in het veld kan bijvoorbeeld de rol van geluid worden onderzocht in het geval van een territoriaal conflict met een onbekende indringer. Met het afspelen van twee verschillende varianten gescheiden in de tijd kan een verschil in reactie in een serie territoria bevestigen dat de akoestische variatie gehoord wordt en ook betekenis heeft onder natuurlijke omstandigheden



Cartoon: Mart Ottenheim

bleek uit deze aanpak dat het niet alleen uitmaakt *dat* er gezongen wordt maar ook *wat* er gezongen wordt. Zang was een betere afweer als er niet een herhaling van steeds dezelfde vocale variant werd afgespeeld maar een repertoire van meerdere verschillende liedjes te horen was.

Op een soortgelijke manier werd met behulp van de afspeler techniek de invloed van mannelijke zang op het verhogen van de aantrekkingskracht voor het andere geslacht vastgesteld bij de bonte vliegenvanger (*Ficedula hypoleuca*). De mannen van deze zwart-witte trekvogel komen eerder terug van hun winterverblijven dan de vrouwen. Na de nodige vocale interacties met concurrenten, vestigen de mannen zich op de plek van hun voorkeur in afwachting van de mogelijke seksuele partners voor het reproductieve seizoen. In een experiment werden opgezette mannelijke vogels gebruikt waarvan de aantrekkingskracht werd getoetst mét en zonder een door een speaker afgespeelde vliegenvangerzang. De vogel met zang trok eerder en meer de aandacht van overvliegende vrouwen die de potentiële partner waarschijnlijk puur op basis van het geluid hadden gedetecteerd en herkend.

Ook bij het aantrekken van vrouwen geldt dat het er niet alleen om gaat *dat* er gezongen wordt maar ook om *wat* er gezongen wordt. Het mooiste voorbeeld dat dit illustreert is gedaan aan Zweedse grote karekieten (*Acrocephalus arundinaceus*). Het gaat hierbij opnieuw om een trekvogelsoort waarbij de mannen als eerste uit Afrika terugkomen om een strategisch plekje in het riet in te nemen.

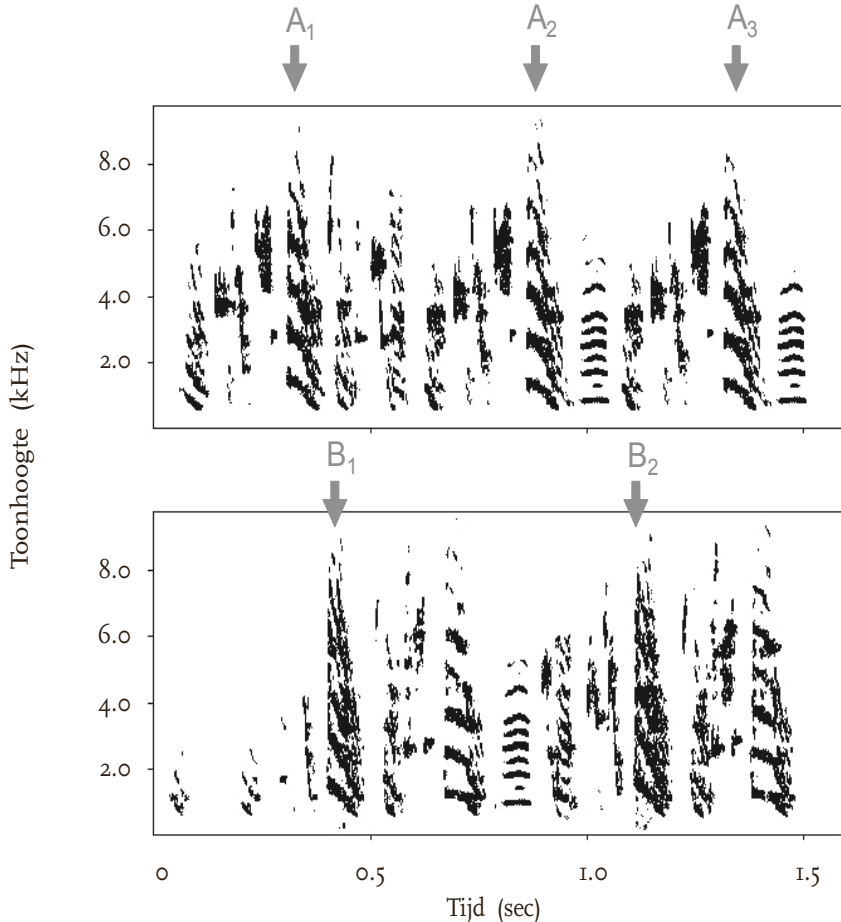
Daarna gooien ook zij alle vocale capaciteit die ze hebben in de strijd om seksuele partners aan te trekken. De betreffende onderzoekers volgden de vrouwen na terugkomst met zenders en kwamen er achter dat ze niet vallen op de eerste de beste man. De gezenderde vrouwen hielden zich vaak eerst een paar dagen op in het éne territorium en daarna een paar dagen bij een ander. Zo oriënteerden ze zich soms wel bij drie of vier mannen om ten slotte terug te gaan naar bijvoorbeeld de als eerste of tweede bezochte karekietman. Het bleek echter dat de mannen met de grootste repertoires van verschillende geluidselementen in de zang als eerste gekozen werden. Vrouwen die later waren aangekomen, en wellicht niet de eerste keus konden krijgen, zorgden er wel voor dat ook mannen met een klein repertoire tenslotte aan de vrouw kwamen. Vaderschapsanalyses wezen echter uit dat niet alle vrouwelijke karekieten zich bij het paren tot de sociale partner beperkt hadden. Interessant genoeg werd aangetoond dat vrouwen die vreemd waren gegaan dit doorgaans hadden gedaan met een buurman met een groter repertoire dan dat van hun eigen man.

Leren en discrimineren bij zebrevinken

Het combineren van afspeelmogelijkheden met computer-gestuurde blootstelling en registratie levert nog meer nieuwe experimentele mogelijkheden op, met name voor onderzoek in het laboratorium. Zebrevinken (*Taeniopygia guttata*) zijn al tientallen jaren dé soort om onderzoek aan te verrichten op het gebied van zang leren. Ze zijn een goed modelsysteem omdat ze makkelijk gezond te houden zijn en zich snel reproduceren in kooien. Deze Australische vogelsoort uit de woestijn wordt al meer dan tweehonderd jaar in gevangenschap gekweekt. Zebrevinken zijn zeer geschikt voor zangonderzoek omdat ze net als andere zangvogels (en mensen) een gevoelige periode kennen waarin ze makkelijker geluiden oppikken dan op latere leeftijd. Jonge vogels van deze soort kopiëren het makkelijkste liedjes van soortgenoten tussen dag dertig en dag zestig nadat ze uit het ei zijn gekropen. In deze periode maken de jonge vogels zelf nauwelijks nog geluiden die zang genoemd kunnen worden, maar het gehoorde wordt opgeslagen en na een periode van oefenen en bijslippen gaan hun volwassen liedjes op een sonogram de vorm aannemen van hun zangvoorbeeld (afb. 7).

Onderzoek in zogenaamde ‘Skinnerboxen’ maakte het mogelijk de voorkeur van vrouwelijke zebrevinken voor mannelijke zang te testen. De Skinnerbox of operante kamer is een uitvinding uit het eind van de jaren '30 van de Amerikaanse psycholoog Burrhus Frederic Skinner (1904-1990). De operante kamer is veel toegepast in de farmacie met ratten (*Rattus norvegicus*), maar is in dit geval gewoon een kooi waarin een vogel heen en weer kan vliegen en met een pik op een verlichte knop een eerder opgenomen liedje zelf kan laten afspelen (afb. 8). Met één knop links en één knop rechts kan zo een keuze tussen twee verschillende liedjes worden aangeboden, zonder dat andere eigenschappen

7 Twee sonogrammen van de complexe zang van de zebrevink. Het bovenste liedje is van een vogel die volwassen was en wiens zang te horen is geweest toen de vogel van het onderste liedje aan het opgroeien was. Het ladderachtige zangelement van de 'zangleraar', dat drie maal wordt herhaald (A_1 - A_3), is gekopieerd door de 'leerling' en twee maal opgenomen in zijn liedje (B_1 en B_2). Bij nauwkeurige inspectie blijken diverse andere elementen ook overgenomen te zijn via deze culturele overerving.



zoals grootte of verenpracht een rol kunnen spelen aangezien de zingende vogel zelf afwezig is. De vogels horen de liedjes graag, dus de onderzoeker hoeft meestal zelf niet veel te doen tijdens een experiment. Na een korte exploratieperiode ontdekken de vogels meestal zelf hoe ze een soortgenoot te horen kunnen krijgen. De Leidse onderzoekster Katharina Riebel vond zo uit dat de meeste vrouwen een duidelijke voorkeur hebben voor een bepaald liedje dat ze kennen van een vogel uit hun sociale omgeving, en dat ze daar ook standvastig in zijn. Bij herhaald testen, met maanden tussentijd, pikten ze steeds het meeste voor dezelfde zang. Dit betekent, ook al zingen de vrouwen zelf niet, dat ze net als de mannen de liedjes leren. De in het geheugen opgeslagen akoestische kenmerken hebben zo invloed op hun voorkeur voor mannelijke zang die een rol speelt bij de balts en de partnerkeuze.

Volgens evolutionaire theorie zouden vrouwelijke voorkeuren voor mannelijke eigenschappen een voordeel in reproductief succes moeten opleveren voor de kieskeurige vogels. Dit zou kunnen als er in de zang informatie zit over goede

eigenschappen van de man, over bijvoorbeeld zijn huidige conditie of zijn genetische kwaliteiten. Welke informatie er ook op de één of andere manier in de akoestische variatie zou zitten, men zou verwachten dat wanneer vrouwen kwaliteit herkennen ze altijd voor de beste man zouden kiezen. Recent deden Marie-Jeanne Holveck en Katharina daarom een hele leuke ontdekking die wel wat stof deed opwaaien. Ze hadden jonge zebra-vinken in grote of kleine legfels laten opgroeien en kregen daarmee mannen en vrouwen van verschillende 'kwaliteit'. Vogels opgegroeid met veel nestgenoten hadden waarschijnlijk een lastiger jeugd gehad en werden wel gezond volwassen, maar bleven wat achter in de groei vergeleken bij de vogels met weinig nestgenoten. Bij voorkeurstesten in de Skinnerboxen bleek dat vrouwen een voorkeur hadden voor



8 Een mannelijke zebra-vink (*Taenopygia guttata*) bij een pik-knop in een Skinnerbox. Met een pik op de knop kan de vogel een liedje van een soortgenoot laten afspelen. Deze set-up kent vele toepassingen, maar bij een keuze tussen twee knoppen die ieder een ander liedje afspelen kan er een akoestische voorkeur van de vogel worden getest. Foto: Herman Berkhoudt

liedjes van mannen met eenzelfde achtergrond als zichzelf. Vrouwen van hoge kwaliteit kozen dus voor de beste mannen, maar die van mindere kwaliteit kozen – ogenschijnlijk tegen de bestaande theorie in – voor mindere mannen van hun eigen stand. Een mogelijke verklaring is dat onder natuurlijke omstandigheden vrouwen die een sterke man willen de concurrentie aan moeten met sterke vrouwen en dat, afhankelijk van hun eigen conditie, ze soms wel eens beter af kunnen zijn door lager in te zetten. Op deze manier ontstaat er dus een soort akoestisch gestuurd klassensysteem bij de partnerkeuze van zebra-vinken.

Alarmkuchen in het regenwoud

Afspeelexperimenten worden niet alleen binnen en buiten bij vogels gedaan, maar ook bijvoorbeeld bij kikkers en vissen, en bij zoogdieren zoals leeuwen (*Panthera leo*) en olifanten (*Loxodonta africana*). Zo maakten afspeelexperimenten het ook mogelijk om interessante gegevens te verzamelen over akoestische communicatie bij apen. Serge Wich, een onderzoeker van de Universiteit Utrecht, onderzocht de geluiden van Thomas bladapen (*Presbytis thomasi*) in Indonesië. Het zijn prachtige slanke apen met een grijze en witte vacht, zwarte handen en voeten, en een zwart-witte tekening op de kop (afb. 9). De dieren leven soms alleen, maar meestal in kleine groepen met één volwassen man en enkele vrouwen met één of twee jongen onder de drie jaar. Ze leven in het dichte Sumatraanse regenwoud waar ook nog tijgers (*Panthera tigris*) rondlopen op zoek naar prooi. Regelmatig komen de bladapen omlaag uit de bomen op zoek naar sappig jong blad aan kleine boompjes. Ook gaan ze vaak op zoek



9 Een vrouwelijke Thomas bladaap (*Presbytis thomasi*) in het regenwoud van Sumatra, individueel herkenbaar en voor het onderzoek 'Bellehélène' genaamd. Foto: Liesbeth Sterck

naar mieren op boomstronken en slakjes in de modder van kleine waterstroompjes. Het zijn vooral de vrouwen die voor het zoeken naar de dierlijke voedselbronnen soms lang op de bosbodem verkeren. De man van de groep zit dan met verhoogde alertheid op een hoge tak zenuwachtig in het rond te turen. Bij het minste geringste onraad begint hij te kuchen en snellen de moeders van zijn nageslacht met grote sprongen de bomen in.

Het lijkt erop dat de kuchende alarmroep van de bladapen echt gericht is aan de groepsleden. Uit experimenten met een tijgervel bleek dat alleen-levende individuen geen alarm riepen, terwijl leden van een groep dat wel doen. De volwassen man is hierbij het meest actief en het blijkt dat hij net zo lang doorgaat met roepen totdat ieder groepslid ook een kuchje heeft gegeven. Deze observatie in het dichte gebladerte suggereert dat hij zijn groepsleden goed aan de stem herkent, en pas stopt als hij de zekerheid heeft dat iedereen van het mogelijke gevaar op de hoogte is. De volwassen man heeft ook een territoriale roep waarbij een serie luidere kuchgeluiden steeds harder en sneller klinkt, tot de afrondende climax die nog het meest lijkt op een manisch gelach. De Utrechtse onderzoekers waren met afspeelexperimenten in staat te

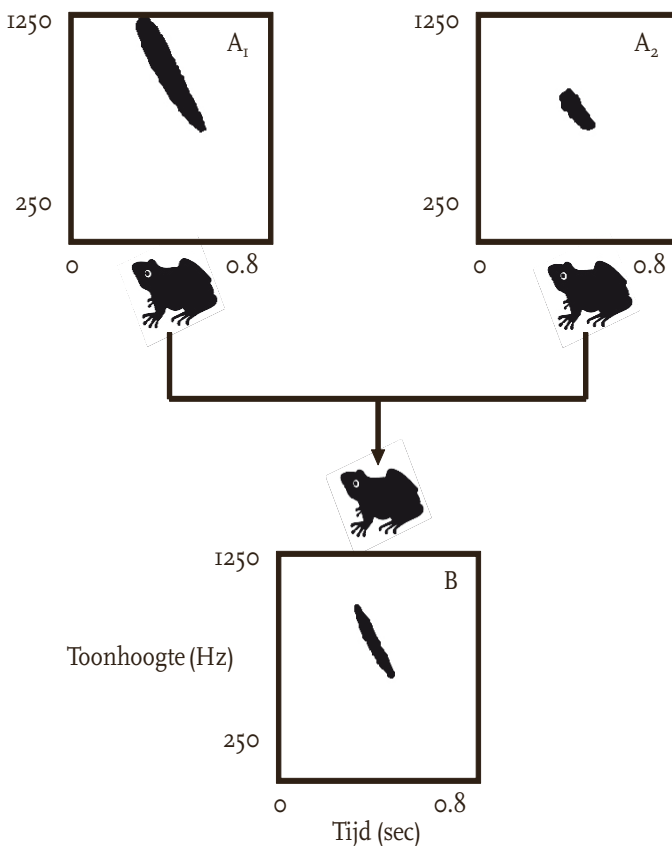
laten zien dat ook buurmannen elkaars stem herkennen. De geteste apenmannen reageerden feller op de roep van een vreemde man dan op de roep van een bekende buurman. Een buurman die zelf een groep vrouwen heeft en zich doorgaans beperkt tot voedsel zoeken in een aangrenzend stuk bos is waarschijnlijk geen sterke bedreiging. Echter, een onbekende man die uit het niets opduikt en een overduidelijk territoriaal signaal afgeeft, vraagt om een felle reactie.

Digitaal knutselen met kwaken en koeren

Naast het automatisch geluiden opnemen op programmeerbare tijden of het simpelweg afspelen van geluiden zoals ze opgenomen zijn, is er tegenwoordig steeds meer mogelijk. De ontwikkelingen op het gebied van geluidsverwerkende software zoals Audacity, SIGNAL, Avisoft, Praat, SoundEdit, Luscinia of Raven zorgen ervoor dat er met nauwkeurige manipulatie nieuwe vragen

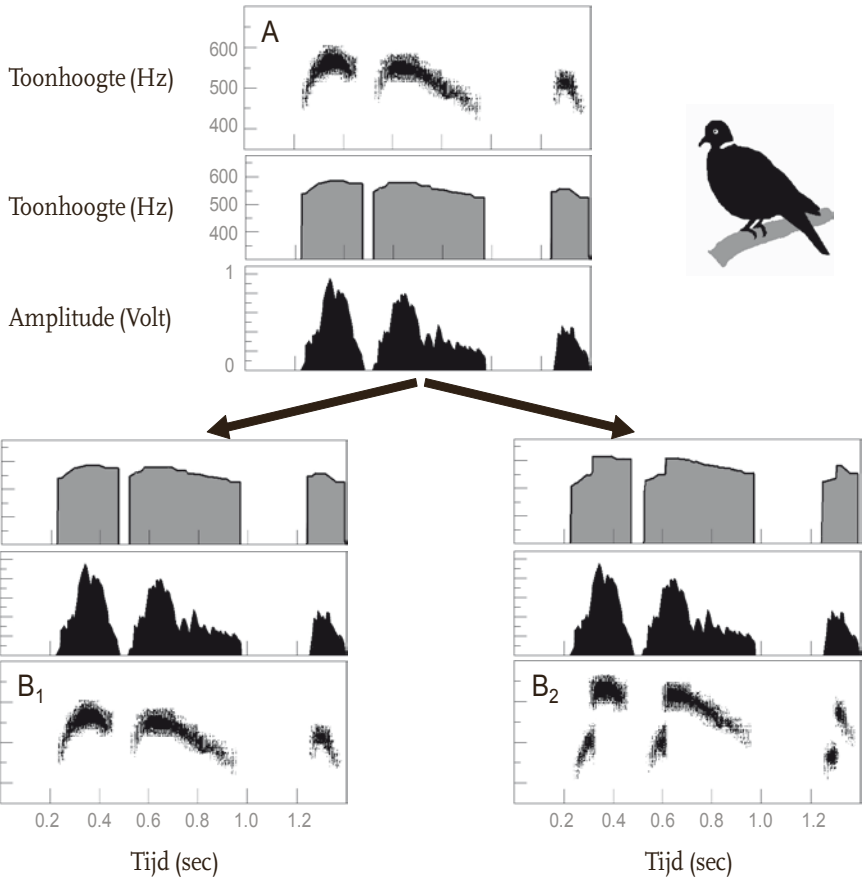
beantwoord kunnen worden. De Amerikaanse onderzoeker Michael Ryan bijvoorbeeld gebruikte de mogelijkheden van akoestische software in een poging het verleden te reconstrueren.

Gedragsonderzoekers die het evolutionaire verleden willen onderzoeken hebben een groot probleem: gedrag fossileert slecht en is bij opgravingen alleen indirect af te leiden uit morfologie of context. Ook voor geluid geldt dat er niets meer nagalmt uit wat geweest is in het evolutionaire verleden. Wel is het mogelijk om door vergelijkend onderzoek aan verwante diersoorten te proberen vast te stellen hoe vooroudersoorten waarschijnlijk geklonken moeten hebben. Ryan onderzocht de evolutie van kwaakgeluiden van Tungarakikkers door met behulp van de akoestische variatie van nu nog levende soorten het gekwaak te reconstrueren van vooroudersoorten zoals dat ooit geklonken zou moeten hebben. Hij deed dit door aan te nemen dat twee opgesplitste soorten evenveel zijn veranderd sinds de tijd dat ze nog een enkele soort waren en door een exacte akoestische intermediair te genereren (afb. 10). Hij kreeg op deze manier de kans om nu levende soorten bloot te stellen aan geluiden uit het evolutionaire verleden. Dit maakt het mogelijk om niet alleen nieuwe inzichten te krijgen in de evolutie van signalen, maar ook in de evolutie van de perceptie van die signalen.



10 Akoestische reconstructie van een kikkerkwaak uit het verleden. Uit opnames van de soort-eigen geluiden van twee nauw-ervante kikkersoorten (A₁ en A₂) is het hypothetische geluid (B) van de gemeenschappelijke vooroudersoort gemaakt door een intermediair van alle spectrale en temporele eigenschappen te genereren.

11 Overzicht van het digitaal manipuleren van een opname van een koer van de Turkse tortelduif. De drie-elementige koer die is weergegeven in sonogram A wordt ontleed en opgeslagen in twee bestanden met informatie over de variatie in de tijd voor respectievelijk de toonhoogte en de amplitude. Vervolgens wordt er van het toonhoogtebestand een onveranderde versie bewaard (links) en een veranderde versie gemaakt (rechts) waarin bijvoorbeeld een discrete sprong omhoog wordt aangebracht. Vervolgens worden met de beide toonhoogtebestanden en het originele amplitudebestand weer twee koeren gegenereerd: een onveranderde versie (B_1) en een veranderde versie (B_2).



Ook bij vogels levert digitaal knutselen met geluid, zoals bij de kikkers, aardige nieuwe mogelijkheden op. In het kader van mijn promotieonderzoek bestudeerde ik tussen 1994 en 1998 Turkse tortelduiven (*Streptopelia decaocto*) in Oegstgeest. Uit onderzoek van Mechteld Ballintijn aan duiven in volières was gebleken dat het voorkomen van een sprongetje in toonhoogte, een zogenaamde frequentie-modulatie, binnen de drie koerelementen (roe-koe-koe) gecorreleerd was met het gewicht. Hoe zwaarder de doffer hoe meer elementen in zijn serie koeren gemoduleerd zijn. Met behulp van afspreekexperimenten in natuurlijke territoria in de straten van Oegstgeest simuleerde ik indringers en onderzocht daarmee of deze akoestische variatie in het gekoer ook betekenis had voor de duiven zelf.

Voor het afspelen gebruikte ik opnames waarvan ik telkens twee varianten maakte (afb. 11). Deze varianten verschilden in het wel of niet hebben van een frequentie-modulatie, terwijl ze verder exact hetzelfde waren. Dit kon ik bewerkstelligen door een opgenomen koer te ontleed en weer op twee verschillende manieren in elkaar te zetten: een keer met een kunstmatige toonhoogte-sprong en een keer ongewijzigd. Van de geluidsopnames werden twee

bestanden gemaakt: een bestand met alle amplitude-fluctuaties in de tijd en een bestand met alle spectrale variatie in de tijd. Ik begon altijd met ongemoduleerde koeren en bracht dan zelf een toonhoogtesprong aan in het bestand met spectrale informatie. Daarna combineerde ik amplitude weer met toonhoogte tot nieuwe geluiden: één keer met het gewijzigde en één keer met het ongewijzigde toonhoogteverloop. Beide nieuwe koeren waren zo dus even kunstmatig en verschilden alleen in de eigenschap waarvan ik de betekenis wilde onderzoeken.

Kunstmatig of niet, de territoriale tortelduiven traptten net zo goed in mijn simulatie van een indringer met deze gemanipuleerde koeren als met natuurlijke opnames. De doffers keken meestal onmiddellijk op en verlieten dan vrij snel hun zitplek om richting geluid op zoek te gaan naar de vermeende concurrent. Al schreeuwend maakten ze dan twee, drie vluchten, soms tot vlak over de speaker die op de grond of op een muurtje was gezet. Op een tak in een boompje nabij de speaker, of weer terug op hun vertrouwde schoorsteen, kwam het daarna meestal tot een intense koersessie. Door een serie van zestien verschillende territoria op deze manier te testen voor een verschil in territoriale activiteiten kwam ik er achter dat de frequentie-modulaties tot een significant sterkere reactie leiden. Dit betekent dus dat de vogels de vocale variatie detecteren en dat de variatie in een natuurlijke context ook een dusdanig andere betekenis heeft dat er een andere reactie noodzakelijk is. Mijn interpretatie was dat koeren van een zwaarder individu in een territoriaal conflict het signaleren van een sterke tegenstander zou kunnen betekenen. En een groter gevaar om het territorium te verliezen vraagt om een grotere inspanning, want een doffer zonder territorium kan geen vrouw aantrekken, geen nest bouwen en krijgt dus geen nakomelingen.

Mobiele telefonie in het onderzoek

Ten slotte wil ik nog kort even stilstaan bij een relatief recente ontwikkeling in de telefonie. Sinds de jaren '90 gaan de ontwikkelingen in de mobiele telefonie namelijk snel en inmiddels hebben mobieltjes ook invloed op het veldonderzoek van gedragsbiologen. Natuurlijk is er de betere bereikbaarheid van onderzoekers tijdens langdurige opnamesessies of zoektochten door donkere bossen in verre oorden – maar er zijn ook onverwachte effecten. Allereerst lijken de overal klinkende 'beltonen' voor sommige dieren niet onopgemerkt te blijven. Eéns in de zoveel tijd komt er wel weer een burenruzie in het nieuws, al dan niet op waarheid berustend, maar toegeschreven aan een grappige verwarring door imiterende vogels. Het irritante gebel uit de tuin van de burens blijkt dan bijvoorbeeld niet het mobieltje van de buurman zelf te zijn, maar een merel (*Turdus merula*) die een perfecte imitatie in zijn zangrepertoire heeft opgenomen. De Leidse onderzoeker Erwin Ripmeester onderzocht merelzang in stad en bos, en vond inderdaad soms zeer goede imitaties van door mensen gemaakte geluiden. Zoals de piepende tonen die klinken als waarschuwing bij een achter-

uitrijdend voertuig, maar ook imitaties van het gehinnik van een paard (*Equus caballus*), of het langsgieren van een gierzwaluw (*Apus apus*). Waarom merels dit doen is nog niet met zekerheid te zeggen, al is het mogelijk dat een opvallend repertoire herkenning door burens makkelijker maakt of dat vrouwen op zoek naar een partner onder de indruk raken. (Zie ook kleurenkatern III, 17.)

Recent is ook een voorbeeld gepubliceerd van een heel andere rol voor mobiele telefoons in bioakoestisch onderzoek. De Nokia N80 GSM werd gebruikt voor opnames en afspelen van geluiden van twee soorten uilen. De Amerikaanse onderzoekers ervoeren dat met de opnames was vast te stellen dat uilen van de te onderzoeken soort aanwezig waren en ook dat de afgespeelde geluidskwaliteit voldoende was voor een territoriale reactie. Op basis hiervan argumenteerden zij dat met een in het veld geïnstalleerd netwerk van mobiele telefoons het inventariseren van grote gebieden met beperkte menskracht mogelijk wordt. Op kleinere schaal zijn er ook al wat geavanceerdere studies die met een serie zogenaamde passieve luisterstations in een bos een archief aanmaken van de geluiden die er klinken zonder dat een mens ze gehoord hoeft te hebben. Zo'n opname-archief kan belangrijke inzichten bieden in de verspreiding in ruimte en tijd van vocaal actieve diersoorten. De stillere soorten blijven hiermee natuurlijk wel nog buiten beeld c.q. gehoor.

Het akoestisch landschap rondom de ivoren toren

Van opnemen en onderzoeken naar uitzenden en archiveren

Niet alleen gedragsonderzoekers exploreren het medium geluid. Vele groeperingen houden zich bezig met het verzamelen en opslaan van geluidsoptnames uit de natuur. Anderen zorgen er weer voor dat we dit over elkaar te weten komen. Dierengeluiden zijn namelijk bij uitstek geschikt om bijvoorbeeld onderwerpen bij radioprogramma's te illustreren of op te vrolijken. De brede interesse voor dieren en natuur maakt dat er op de radio zeer regelmatig aandacht is voor de bioakoestiek. De *Natural History Unit* van BBC's radio 4 bijvoorbeeld zond een indrukwekkende serie uit: *THE SOUNDS OF LIFE* – over allerlei aspecten en ontwikkelingen op het gebied van geluid uit en in de natuur. Afgelopen zomer was er een Engelse digitale radiozender die zelfs non-stop opnames van vogelzang uitzond. Het betrof een twintig jaar oude opname uit een tuin in Wiltshire vlakbij Bristol. De uitzending was bedoeld als tijdelijk, maar werd erg populair en is uiteindelijk anderhalf jaar lang uitgezonden. Ook in Nederland zijn er programma's zoals *CAFÉ SONORE* en natuurlijk *VROEGE VOGELS* waarin de combinatie van geluid en natuur vaak aan bod komt via bijvoorbeeld uitgebreide aandacht voor een instituut als het *Nationaal Natuurgeluiden Archief*.

Internationaal gezien zijn er over de hele wereld grote geluidscollecties te vinden, zoals de *Borror Laboratory for Bioacoustics* (BLB) van de Ohio State Uni-

versity. Deze collectie is ontstaan uit de eerste opnames van de eerdergenoemde pionier Donald Borror. Zijn allereerste geregistreerde opname is er een uit 1948 van een blauwe gaai (*Cyanocitta cristata*). Het archief heeft niet alleen vogelgeluiden opgeslagen maar ook veel materiaal van bijvoorbeeld kikkers en insecten. In 2001 is de hele collectie gedigitaliseerd en kan sindsdien online worden doorzocht en beluisterd. Ze hebben inmiddels meer dan 35 duizend opnames van meer dan vijftienhonderd soorten dieren. Ook de collectie van de vermaarde ornitholoog Luis Baptista uit San Francisco is hier recentelijk naartoe verhuisd.

Een andere beroemde geluidsbibliotheek bevindt zich in Ithaca, New York: de *Macaulay Library* die een gelijksoortige doelstelling heeft om geluiden te archiveren voor onderzoek, onderwijs, natuurbescherming, gebruik voor radio of televisie, en commerciële projecten. Deze bibliotheek is verbonden aan het *Laboratory of Ornithology* van Cornell University en herbergt ook veel videomateriaal van diergedrag én heeft een heel actieve en uitgebreide aanwezigheid op het internet. Ze adverteren de grootste ter wereld te zijn – wat waarschijnlijk ook zo is – met onder andere meer dan 160 duizend opnames van bijna zeventig procent van alle (rond de tienduizend) vogelsoorten die op aarde voorkomen. De grootste Europese bibliotheek met dierengeluiden bevindt zich in Londen: de *British Library Sound Archive Wildlife Section* (BLOWS). Ook hier bevinden zich op dit moment zo'n 160 duizend opnames van vogels, vleermuizen, reptielen, amfibieën en vissen – en ook akoestische landschappen en natuurfenomenen zoals donderslagen, golfslag, stromende rivieren en stormachtig weer. De collectie werd eerst op magnetische banden opgeslagen. In 1997 is men echter overgegaan op cd's, om ten slotte in 2007 over te gaan op digitale opslag van ongecomprimeerde wav-bestanden. Opnames die nog niet via internet toegankelijk zijn kunnen op lokatie in Londen gratis beluisterd worden of op aanvraag en tegen betaling toegestuurd worden.

Vogelfanaten op geluidenjacht

Naast deze officiële instanties zijn er ook andere instellingen die aan verzamelen en beschikbaar stellen doen. *Xeno canto* is een indrukwekkend voorbeeld van een website met zogenaamde open-toegang, waar iedereen opgenomen vogelgeluiden op kan zetten en beluisteren. Het initiatief van beide Nederlanders Bob Planqué en Willem-Pier Vellinga is een groot succes. Sinds 2005 onderhouden zij de site en zijn er veel geluiden toegevoegd, én hebben er veel ontwikkelingen plaatsgevonden in de vormgeving en de mogelijkheden voor visualisatie. Na vier en een half jaar zijn er nu ruim vierhonderd mensen geweest die meer dan 38 duizend opnames van zesduizend vogelsoorten op de site hebben gezet. In eerste instantie was het enorm diverse Zuid-Amerika de doelregio, waarvan inmiddels voor bijna 85% van de voorkomende vogelsoorten een geluidsoptname is aangeleverd. Voor Europa, Azië en Afrika is echter ook de accumulatie van opnames in volle gang, met geluiden uit afgelegen plek-

ken als de Fiji eilanden, Spitsbergen en Papua Nieuw Guinea. Het aantrekken van nieuwe mensen die opnames aanleveren geeft op het internet blijkbaar een sneeuwbal-effect. Binnenkort gaat er bijvoorbeeld met financiële steun van de Van Tienhoven Stichting tot Internationale Natuurbescherming weer een grote hoeveelheid opnames toegevoegd worden uit Indonesië, verzameld door Bas van Balen. Deze vogelspecialist uit het veld reist al sinds 1979 op de eilandengroep in Zuidoost-Azië, voor zijn promotieonderzoek (tot 1999), voor natuurbeschermingsorganisaties en als reisleader.

Naast de indrukwekkende aanwas in aantallen en geografische spreiding is de *Xeno canto* website ook nog om andere redenen interessant. De site is expliciet geografisch van opzet: ieder geluid is gelinkt aan de lokatie van opname en ook als zodanig zichtbaar op de bijgeleverde kaarten, met dank aan Google Maps. Met een klik op de kaart kan er een sonogram zichtbaar worden gemaakt en gezocht worden naar alle opnames van een soort of van een lokatie. Men kan zelf kaartjes genereren met een indicatie van de verspreiding van een soort op basis van de beschikbare opnames. Ook kan men de gebruikelijke overlap met andere soorten analyseren om te kijken of er een soort te verwachten is op de plek waar men naartoe gaat, zelfs als er nog geen opname uit de betreffende regio is aangeleverd. De bedenkers van deze set-up laten het niet bij passief afwachten of er opnames van ontbrekende soorten of onbekende gebieden worden aangemeld. Ze gaan zelf ook het veld in of sturen gericht mensen met *Xeno canto*-apparatuur achter de vogels aan. (Zie ook kleurenkatern III, 16.)

Een soortgelijke groep vogelfanaten heeft in 2000 *The Sound Approach* gesticht. Mark Constantine, samen met Arnoud van den Berg en Magnus Robb (afb. 12) – tegenwoordig woonachtig in respectievelijk Engeland, Nederland en Portugal – hebben als doel om een zo compleet mogelijk geluidsarchief van de West-Palearticische vogels op te bouwen. Dit betreft dus vogels uit Europa, het Midden-Oosten en Noord-Afrika. Anders dan bij de meeste bibliotheken en *Xeno canto* is bij deze groep het primaire doel actief geluiden te verzamelen. Ze streven naar het verkrijgen van de mooiste opnames die een zo goed mogelijk

12 Magnus Robb op jacht voor *The Sound Approach* in Yakutië in Rusland (links) in juli 2004 voor het opnemen van onder andere de bruine boszanger (*Phylloscopus fuscatus*) en de Siberische lijster (*Zoothera sibirica*) en op Santo Antão, het meest westelijke eiland van Afrika dat onderdeel uitmaakt van de Kaapverdische eilanden (rechts) in februari 2007 om 's nachts de lokale kleine pijlstormvogels (*Puffinus boydi*) op te nemen. Foto's: Andrey Anyuphriev en Ilse Schrama



beeld geven van de variatie tussen soorten, met opnames van beide geslachten en op verschillende leeftijden. Alle opnames worden zo goed mogelijk gedocumenteerd met informatie over plaats, tijd en omstandigheden. Naast het opbouwen van een archief brengen ze hun schatten ook aan de man (maar in toenemende mate ook aan de vrouw) door boeken met cd's zoals *The Sound Approach to birding* en *Petrels night and day*. Er bestaan inmiddels ook plannen voor een uilenboek en het veldwerk daarvoor leidde recentelijk tot het ontdekken van het eerste gedocumenteerde broedgeval van een bruine visuil (*Ketupa zeylonensis*) in het West-Palearctische gebied. Ondertussen telt de verzameling van *The Sound Approach* 39 duizend opnames van ongeveer dertienhonderd vogelsoorten.

Geluidenfanaten op vogeljacht

Naast de mensen die geluid gebruiken om te genieten van vogels of van de natuur in het algemeen, zijn er ook mensen die het omgekeerde lijken te doen: de natuur gebruiken om te genieten van het luisteren naar en werken met geluid. In 1956 werd in Nederland bijvoorbeeld de 'Nederlandse Vereniging van Geluidsjagers' (nvg) opgericht voor leden die het op creatieve wijze opnemen en bewerken van geluid als gemeenschappelijke interesse hadden. Zij houden zich bezig met het maken van documentaires en hoorspelen, het vastleggen van muziek, maar ook met het opnemen van geluiden in de natuur. Doordat de groep in de loop der tijd ook steeds meer met beeldmateriaal ging werken is de naam in 1965 veranderd in 'Nederlandse Vereniging voor Geluid- & beeldregistratie'. Onderdeel van de activiteiten is een nationale geluidenwedstrijd, waarbij de internationaal erkende Categorie D beschreven staat als: 'Geluiden uit de natuur. Opnames van stemmen, geluiden, gehuil en spraak van dieren of geluiden van de elementen (water, wind, vuur, aarde)'.

Een gerelateerde vereniging is de 'Club voor Natuurgeluiden Registratie' (CNR). De club is in 1987 opgericht en bracht onlangs ter gelegenheid van haar twintigjarig bestaan een jubileum-cd uit over 'De natuur in al haar rijkdom aan geluiden'. Op hun website beveelt Wil Heemskerk, voorzitter van de CNR, de cd speciaal aan voor natuurliefhebbers. De geluiden op de cd betreffen bijvoorbeeld (in zijn woorden): 'het zachte ruisen van de wind in de dennentoppen, kreetjes van voorbijtrekkende mezen, het gesjirp van krekels tussen het dorre gras en het getik van regendruppels op de jonge beukenbladeren en is aangenaam en ontspannend om naar te luisteren'. Hij argumenteert dat het registreren van geluid misschien nog wel moeilijker is dan dat van beeld en dat het een behoorlijk technisch inzicht vereist om bijvoorbeeld bij de nabewerking van opnames met speciale filterprogramma's storende ruis scène na scène te verwijderen.

Ik bezocht de club een aantal jaar terug in het sfeervolle huisje diep in het bos bij Epe, waar de CNR-mannen met ook enkele vrouwen jaarlijks bij elkaar

komen. Er wordt daar naar elkaars verhalen uit het veld geluisterd, en soms naar een bioakoestisch onderzoeker, maar het gaat ze toch vooral om het genieten van de geweldige opnames die ze hebben verzameld en bewerkt. Ik zal me de aanblik bij binnenkomst altijd blijven herinneren: een houtkachel in het midden van de duistere ruimte en her en der groepjes met de koppen bij elkaar gestoken mensen. Met en zonder koptelefoon werd er geluisterd naar de akoestische trofeeën uit het veld. Ik hoorde overal geluiden vandaan komen: hier een kolonie sterns, daar het blaffen van een ree, en ook dacht ik ergens achter vandaan vleermuizen te herkennen. Via de CNR-website is een aardig beeld te krijgen van de bonte pluimage der leden. Je kunt er natuurlijk vooral naar veel mooie dingen luisteren, zoals bijvoorbeeld via de site van Peter Smith over 'spirituele kunst & ontspanningsmuziek'. Ik heb ook veel plezier beleefd aan een heldere uiteenzetting (met opnames) van het hardnekkige mysterie van 's nachts overvliegende ransuilen die meerkoet-achtige geluiden zouden maken.

Tot besluit: kennis in technologisch perspectief

In dit beperkte overzicht van gedragsbiologische bevindingen is natuurlijk veel moois overgeslagen. Ik heb echter geprobeerd een aantal sprekende voorbeelden aan te halen die laten zien wat de technologische vooruitgang heeft gebracht in deze wetenschappelijke discipline. Door de tekst over te laten lopen van bioakoestische bevindingen in een schets van hobby-activiteiten op het gebied van geluiden verzamelen en beluisteren, hoop ik een goed beeld te hebben gegeven van zowel gedragsbiologische inzichten als de bioakoestische interesse bij een groot publiek. Natuurlijk smullen de kranten en andere media vooral van onderwerpen die gaan over akoestische signalen in de context van seks of seksuele partners. En die zijn er vaak genoeg. Er zijn echter sowieso veel mensen geïnteresseerd in de taal der dieren en vaak niet in de laatste plaats doordat het soms kan leiden tot meer inzichten in communicatieve aspecten bij onszelf. Het zal ook duidelijk zijn dat er niet alleen binnen universitaire muren mensen zijn met veel kennis van zaken waar het veldbiologische en geluidstechnische aspecten betreft, – en dat er aan het vastleggen en onderzoeken van het akoestische erfgoed van onze aarde met vereende krachten wordt gewerkt.

Natuurlijk weten we meestal vrij weinig van geluiden in archieven bij bibliotheken, of van liedjes die opgeladen worden op *Xeno canto*. Hoe groot was de vis? Hoe oud was de kikker? Wat was de vogel aan het doen? Is de opname een goede afspiegeling van het repertoire? Nee, voor het beantwoorden van specifieke vragen, waarbij zulke informatie van belang is, zullen onderzoekers nog steeds zelf het veld in moeten gaan, gewapend met microfoon. Ze moeten dan, gezien de statistische eisen aan wetenschappelijke uitspraken, meestal gaan voor veel opnames van dezelfde soort, met veel herhalingen van zoveel mogelijk verschillende individuen. Mooie opnames zijn daarbij ondergeschikt aan

meetbare opnames waarover voldoende informatie beschikbaar is. Echter, het accumulerend archief heeft natuurlijk een enorme waarde in het registreren van bestaande biodiversiteit en het vastleggen van geografische variaties die hobbyisten kunnen bekoren en wetenschappers kunnen inspireren.

Ook spelen bibliotheken, websites en boeken een belangrijke rol in het verbreiden van de bewustwording van natuurlijke rijkdommen – en dat we er iets aan kunnen en moeten doen om die te behouden. Ik zie hier ook een rol voor de wetenschappers die kunnen laten zien dat buiten niet alleen van de esthetiek valt te genieten. Ook begrip en kennis kunnen het plezier van een rondje wandelen of het opnemen van een akoestische gebeurtenis enorm vergroten. Schoonheid en biologische kennis vullen elkaar vaak prachtig aan in de argumentatie om een diersoort, een populatie of een stukje natuur te beschermen. Het is daarnaast belangrijk om uit te dragen dat genieten van dieren en natuur kan op een niet-invasieve manier. Luisteren, opnemen en thuis beluisteren en bewerken kan meestal zonder enige inbreuk op de integriteit van de betreffende dieren en zonder natuurlijke gedragingen te verstoren. Doel is natuurlijk juist vaak de natuurlijke gedragingen zo goed mogelijk vast te leggen en niet de artificiële invloed van de aanwezigheid van mensen.

Voor het gedragsbiologische onderzoek op het gebied van de taal der dieren verwacht ik ook in de toekomst steeds weer progressie door uitbereiding van mogelijkheden met technologische vindingen en vernieuwingen. Er wordt bijvoorbeeld nu op vele plekken van de wereld geluisterd en opgenomen op enorm lange digitale bestanden. Onder water en boven water worden zo interessante geluiden opgenomen die wel door slimme programma's automatisch opgespoord moeten kunnen worden tussen alle andere minder interessante geluiden. Microfoons en hydrofoons worden ook steeds kleiner en kunnen in veel gevallen met een zogenaamde data-logger (die gegevens opslaat) of zender (die gegevens doorstuurt) op een dier worden aangebracht. Zo kan tegenwoordig van dichtbij meegeluisterd worden naar walvissen tijdens diepe duiken in de oceaan of naar zangvogels op nachtelijke trektochten. Interacties in afwezigheid van mensen kunnen zo worden geregistreerd en wellicht worden voorzien van exacte GPS-coördinaten van het dier zelf en soortgenoten die zich in de buurt bevinden.

Voor iedere wetenschapper is het belangrijk de kansen te zien van de moderne technische mogelijkheden. Het is echter ook belangrijk om niet de intuïtie voor het aansnijden van belangrijke vraagstukken te laten ondersneeuwen door de aandacht voor technieken. De populariteit van technologische vernieuwingen en de kracht ervan voor het verkopen van je onderzoek is vaak groot. Het kan ertoe leiden dat de maatschappelijke mode verschuift naar een voorkeur voor het financieren van technologische hoogstandjes die slechts weinige wetenschappelijke progressie opleveren. Het is daarom zaak naast het technologisch perspectief oog te houden voor een gedegen methodologische aanpak en creatieve stappen die echt leiden tot meer kennis. Dit kan gaan om meer 'kennis

om de kennis' voor de fundamentele wetenschap of om meer 'toepasbare kennis' voor het beantwoorden van maatschappelijke problemen op het gebied van bijvoorbeeld natuurbescherming of dierenwelzijn.

Verder lezen en luisteren

Carel ten Cate kwam in het begin van de jaren '90 vanuit Groningen naar Leiden en vulde zijn leerstoel in de Gedragsbiologie sindsdien bijna volledig in met bioakoestisch onderzoek. Veel van de besproken inzichten in dit artikel zijn gebaseerd op studies uit zijn groep binnen het Instituut Biologie Leiden (IBL). Als drie-eenheid, samen met Katharina Riebel en ikzelf, probeert deze vakgroep het rijke gedragsbiologische verleden van Leiden eer aan te doen met goed en attractief onderzoek en onderwijs. Bij deze nodig ik potentiële studenten dan ook hartelijk uit om deel te nemen aan het wetenschappelijke proces aan de Leidse Universiteit. Andere geïnteresseerden verwijs ik graag naar publicaties in boeken, op cd's of op het internet waarin wij of collega's rapporteren over onze fascinatie voor zowel het te weten komen van het onbekende als het genieten van de diversiteit en betekenis van de vocale pracht in de natuur.

Constantine M. & The Sound Approach, *The Sound Approach to birding. A guide to understand bird sound*. The Sound Approach, Dorset UK 2006.

(Engels boek vol met sonogrammen en uitvoerige toelichting. Met twee begeleidende cd's waarop alle bijbehorende vogelgeluiden).

Dijk, José van & Karin Bijsterveld (red.), *TMG/Tijdschrift voor Mediageschiedenis*, 6/2003-2, thema-nummer 'Geluid'.

(Met bijdragen over nieuwe geluiden, futuristische geluiden, geluid als kunst, geluid en hoorspel, headset culture, luistercultuur, geluidsjagen en consuming).

Friend, T., *Animal Talk. Breaking the codes of Animal Language*. Free Press, New York 2004.

(Een leuk Engels boek over onderzoekers en onderzoek aan de taal der dieren).

Kleukers, R., E. van Nieuwerkerken, B. Odé, L. Willemsse & W. van Wingerden, *De sprinkhanen en krekels van Nederland* (Orthoptera). Nationaal Natuurhistorisch Museum/ KNNV Uitg. 2004 [1997].

(Bevat een cd met geluiden van alle zingende soorten sprinkhanen en krekels van de Benelux).

Marler, P. & H. Slabbekoorn, *Nature's Music. The Science of Birdsong*. Academic Press/Elsevier, San Diego 2004.

(Een uitgebreid boek in het Engels over de stand van de wetenschap in 2004 met bijdragen van veel experts uit de hele wereld. Er staan veel sonogrammen in van de bestudeerde geluiden (vogelzang, afspeelstimuli, en achtergrondlawaai). Veel geluiden zijn ook te beluisteren op twee bijgeleverde cd's.)

Roché, J.C. & B. Jollivet, *Guide sonore des Mammifères d'Europe/Akoestische gids van de Europese zoogdieren*, Sittelle, France 2000.

(Een Franse akoestische publicatie van een dubbel-cd met op de eerste cd geluidsopnames van 46 diersoorten (van muis en eekhoorn tot wolf en beer) en op de tweede cd mooie akoestische sfeerimpressies).

Tetzlaff, I., *Froschlurche/Kikkers*. Ample, Deutschland 2007.

(Een Duitse akoestische publicatie van een cd met een boekje waarin foto's en sonogrammen met uitleg van alle 14 soorten kikkers die voorkomen in Duitsland).

Vos, D. de & L. de Meersman, *Wat zingt daar?* KNNV Uitg., Zeist 2007.

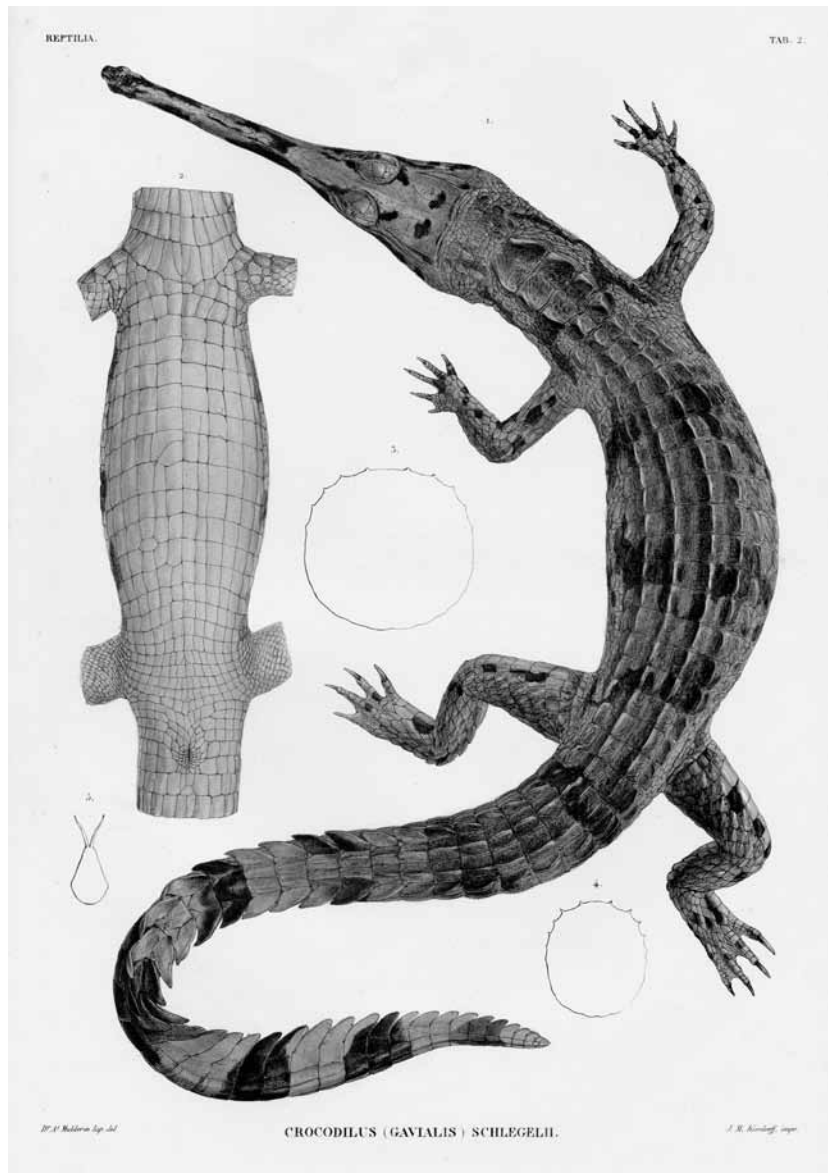
(Een veldgids voor Nederland met voor iedere vogelsoort een sonogram en een illustratie waaruit kan worden afgelezen wanneer in het jaar en wanneer op de dag de soort het meest actief is met zingen. Van alle opgenomen soorten is op de bijgeleverde cd een opname te horen.)

Websites:

Instituut Biologie Leiden	http://www.ibl.leidenuniv.nl/
Vereniging voor gedragsbiologen	http://www.gedragsbiologie.nl/
Radio-programma Cafe Sonore	http://www.vpro.nl/programma/cafesonore
Radio-programma Vroege Vogels	http://vroegevogels.vara.nl
Borror Geluidenbibliotheek	http://blb.biosci.ohio-state.edu/
Macaulay Geluidenbibliotheek	http://www.birds.cornell.edu/private/MacaulayLibrary/
Britse Geluidenbibliotheek	http://sounds.bl.uk/
Xeno canto	http://www.xeno-canto.org/
The Sound Approach	http://www.soundapproach.co.uk/
Vereniging van Geluidsjagers	http://www.beeldgeluid.nl/
Club voor Natuurgeluiden Registratie	http://www.natuurgeluid.nl/
Webshop voor Natuurgeluiden	https://www.birdsounds.nl/
Wav-geluiden overzicht	http://wav.startpagina.nl
Help for researchers wildsounds/wildlife.html	http://www.bl.uk/reshelp/findhelprestype/sound/

Dankwoord

Dank aan alle fotografen die hun mooie plaatjes ter beschikking hebben gesteld: Andrey Anyuphriev, Herman Berkhoudt, Niels Bouton, Kees Hofker, Annemieke Podt, Ilse Schrama, en Liesbeth Sterck. Thanks to Angelika Nelson, Curator of the Borror Laboratory of Bioacoustics (BLB) and Cheryl Tipp, Curator of the British Library Sound Archive Wildlife Section (BLOWS), Bob Planqué of Xeno canto, and Magnus Robb of The Sound Approach for kindly providing background information about their collections. Carel ten Cate en Bart Hageraats worden bedankt voor hun opmerkingen op een eerdere versie van de tekst.



Crocodilus (Gavialis) Schlegelii (*Reptilia*, tab. 2) in: *Natuurlijke geschiedenis der Nederlandsche Overzeesche Bezittingen* (Leiden 1839-1844). Bron: KNAW-bibliotheek, IISG Amsterdam