

bijbehorende afpalingsrecht (met name ten dienste van de rust) zo mogelijk zullen worden gehandhaafd. Het aloude beroep van kooiker zal hier in de toekomst blijvend uitgeoefend kunnen worden.

Het *kooibos* werd in het verleden beheerd met het oogmerk voldoende beschutting en dekking van de kooiplas te verkrijgen voor de uitoefening van het kooibedrijf. Er was dan ook een hakhoutbeheer. Periodieke velling zal ook in de toekomst noodzakelijk blijven, opdat de kenmerkende flora en vegetatie behouden zal blijven als gevolg van het regelmatig terugkerende kapeffect. Bovendien zal het kooibos voldoende dekking moeten blijven geven als broedgelegenheid voor de tot de stal behorende eenden. Het kappen zal sterk gespreid in de tijd moeten plaatsvin-

den zodat ook de levensgemeenschappen van de verschillende successiestadia die na het kappen optreden, permanent aanwezig zijn. Teneinde voldoende dekking te garanderen, zal het afzetten kleinschalig behoren te geschieden. Er zal een omlooptijd van ca. 15 jaar worden aangehouden; d.w.z. dat in principe jaarlijks ongeveer 1/15 deel van het bos zal worden afgehakt. Het kappen zal buiten het vangseizoen en buiten de broedtijd plaatsvinden (dientengevolge naar alle waarschijnlijkheid in februari). Het stam- en takhout zal zoveel mogelijk worden afgevoerd of, indien dit niet mogelijk is, op zo min mogelijk, vaste plaatsen worden verbrand. Onderhoud van *kooiplas* en *vangpijpen* zal plaatsvinden voorzover dit uit cultuurhistorisch oogpunt noodzakelijk is.

De Boomkikker, *Hyla arborea*, in Nederland III. Geluidsproductie

J. J. VAN GELDER en J. G. H. M. EIJSINK
Afd. Dieroecologie, Katholieke Universiteit, Nijmegen

Tegenwoordig hoort men wel eens de klacht dat het 's nachts zelfs op het platteland vrijwel nooit meer helemaal stil is. Altijd hoor je ergens vandaan wel het geraas (of geruis) van auto's of vliegtuigen, of het monotone geluid van ventilatoren of koelinstallaties. Vroeger zullen de nachten echter niet zoveel stiller geweest zijn, tenminste zeker niet in het voorjaar en zomer. Alleen zijn de toenmalige geluidsproducenten niet te vergelijken met die van vandaag. Toen voerden Nachtegaal, Kwartel, Kwartelkoning, Waterral of Uil de boventoon. Ook allerlei kikkergeluiden zullen te horen zijn geweest bij deze nachtelijke „herrie”: het gekwaak van de Groene kikker, het indringend gesjirp van de Rugstreeppad en het gekef van de Boomkikker, waarbij de Boomkikker wel het meeste geluid produceert van alle hier genoemde na-

tuurlijke „lawaaischoppers”.

Bij de Boomkikkers wordt het geluid geproduceerd door de mannetjes op de voortplantingsplaats. Deze vormen daar samen een koor. Tijdens het roepen zitten ze in het water op de grens van vegetatie en open water, met dien verstande dat ze zich aan de vegetatie vasthouden (fig. 1). Het geluid ontstaat doordat met gesloten neusgaten lucht uit de longen wordt geperst langs de stembanden naar de kwaakblaas (de door een uitgerekte mondbodem vergrote mondholte). Hierna stroomt de lucht uit de kwaakblaas terug naar de longen en kan het gehele proces zich herhalen.

Volgens Schnieder (7) produceert de Boomkikker drie verschillende geluiden: een territoriumroep, een afweerroep en een koorroep. Aangezien de koorroep de roep is die



Fig. 1. *Boomkikkermannetje tijdens het kwaken. Foto L. J. M. Stortelder.*

het meest gekwaakt wordt (de andere hoorden we maar zelden), beperken wij ons tot deze roep. De koorroep is een hard, regelmatig herhaald, helder geluid, klinkend als kek-kek-kek-kek. De snelheid waarmee de roepen elkaar opvolgen, varieert van 4 tot 7 roepen per seconde; dit is ongeveer zo snel als het tikken van een horloge. Iedere roep (elke „kek”) is opgebouwd uit ongeveer 8 geluidstootjes. Dit is zo niet te horen, maar kan zichtbaar gemaakt worden met een oscilloscoop, een apparaat waarmee op een bandrecorder opgenomen geluidstrillingen zichtbaar gemaakt kunnen worden op een soort televisiescherm. Figuur 2 geeft het oscillogram van twee koorroepen van een boomkikkermannetje.

Het komt maar zelden voor dat een mannetje maar één roep laat horen, meestal zijn het series van verscheidene roepen; tussen de roepen is dan telkens een pauze die ongeveer even lang duurt als de roep zelf of iets langer. De series bevatten gemiddeld zo'n 10 roepen, waarna het mannetje stil is, soms enkele seconden, soms veel langer. Af en toe worden

lange series geproduceerd, soms van enkele honderden roepen, maar dit gebeurt alleen als het mannetje zeer gemotiveerd is.

Opbouw van het koor

In Nederland beginnen de Boomkikkers eind april, begin mei aan de koorvorming. Dit tijdstip is afhankelijk van de vochtigheid in de voorafgaande dagen of weken, in verband met de trek naar de voortplantingsplaats (2; 3) en van de temperatuur. De afhankelijkheid van de temperatuur werd heel duidelijk gedemonstreerd in Twente in 1973. Op een bepaalde plaats in de bebouwde kom werd toen 4 dagen eerder een koor gevormd dan op twee plaatsen buitenaf. De temperatuur in de bebouwde kom was dan ook gemiddeld 2 à 3 graden hoger. Misschien heeft bij deze vertraging bovendien de wind invloed gehad. Bij gelijke temperatuur is de verdamping wanneer het waait groter dan wanneer het niet waait en zal de huid van de Boomkikker dus sneller afkoelen. Dit is natuurlijk moeilijk te meten, maar men kan zich voorstellen dat de Boomkikker in de bebouwde kom

minder last heeft van de wind dan in het open veld.

Wanneer de temperatuur langzaam stijgt in de periode dat het koor zich vormt, kan het wel 2 à 3 weken duren voordat het maximale aantal mannetjes van dat seizoen aan het koor deelneemt. Anders is dit wanneer de temperatuur erg lang laag blijft en dan plotseling sterk stijgt. In dat geval bereikt het koor zeer snel zijn maximale grootte.

Als de overwinteringsplaats van de Boomkikker (bijvoorbeeld een houtwal) dicht bij de voortplantingsplaats ligt, roepen er in het begin van het koorseizoen soms enkele mannetjes vanuit die houtwal mee met de mannetjes die in het water roepen. Na enkele dagen wordt er echter alleen vanuit het water geroepen. De lengte van de koorperiode bedraagt zo'n 8 weken; het einde valt, met een speling van 4 weken, rond eind juni. Hierbij spelen de weersomstandigheden een belangrijke rol. Wanneer het in het begin van juni namelijk erg droog en warm is gedurende een langere periode, dan neemt het aantal mannetjes dat actief aan het koor deelneemt af of er wordt zelfs helemaal niet meer geroepen. Als de omstandigheden daarna weer gunstig worden, beginnen de dieren vaak niet meer opnieuw te roepen. Blijven de weersomstandigheden echter vanaf begin juni redelijk gunstig, dan kan de activiteit van de mannetjes in het koor erg lang aanhouden. Op deze wijze zouden meldingen van plaatselijke bewoners, dat de Boomkikker soms tot in augustus kwaakt, verklaard kunnen worden.

Activiteit gedurende het seizoen

Om de kooractiviteit van de Boomkikker gedurende het gehele seizoen te kunnen volgen, hebben wij een bandrecorder uitgerust met een onderbreker, een apparaat dat er voor zorgt dat de bandrecorder ongeveer om de minuut 5 seconden draait. Zo is het mogelijk met een cassette recorder met bandjes van slechts één uur een koor van Boomkikkers een hele nacht te „bewaken” zonder daarbij aanwezig te hoeven zijn. De bandrecorder met onderbreker wordt dan op het eind van de middag op de koorplaats gezet en de volgende ochtend kan het bandje afgeluisterd worden. Op deze manier krijgt men een zeer nauwkeurig beeld van de kwaakactiviteit van de Boomkikkers gedurende die nacht.

We hebben dit in 1972 in Twente een heel seizoen lang volgehouden. Hierdoor kregen we een indruk van de fluctuaties in activiteit gedurende dit seizoen. Figuur 3 geeft hiervan een beeld. In deze figuur is met strepen de activiteit per dag uitgezet als percentage van het maximum; het maximum is wanneer in alle opnamen van 5 seconden Boomkikkers kwaakten. Met plusjes is de temperatuur uitgezet, gemeten aan het begin van de middag; een maat voor de warmte die de Boomkikkers vóór het eventuele kwaken 's avonds hebben „ondergaan”. Het zou natuurlijk mooier zijn wanneer de totale warmtesom gegeven zou kunnen worden die de Boomkikkers elke dag ontvingen. De temperatuur gemeten aan het begin van de middag is ons inziens hier een goede maat voor, een betere

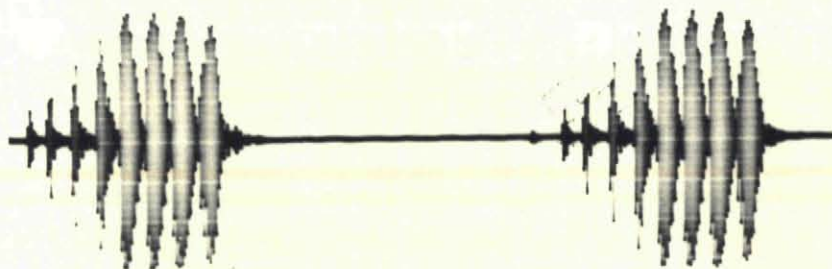


Fig. 2. Oscillogram van 2 koorroepen van een boomkikkermannetje.



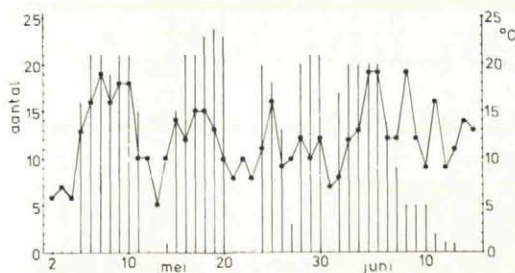


Fig. 4. Aantal kwakende mannetjes per avond en watertemperatuur uitgezet per datum.

van een lange periode met hoge temperaturen op de hormoonspiegel''.

Welke factoren bij de kwaakactiviteit ook allemaal meespelen, in ieder geval moet de temperatuur hierbij een belangrijke zijn. Dit blijkt eveneens nog uit gegevens uit de Gelderse Achterhoek uit 1976 (?). Ook het aantal kwakende mannetjes per avond blijkt namelijk duidelijk gecorreleerd te zijn met de watertemperatuur op die avond (fig. 4). Ook hier weer is deze correlatie aan het begin van het koorseizoen erg duidelijk en later minder.

Spreiding van het koor over de dag

Tijdens het koorseizoen beginnen, als het weer gunstig is, tegen het begin van de avond de mannetjes te roepen. Hierbij is het zo dat de mannetjes vanuit het water roepen, maar dat er aanvankelijk nog door enkele vanuit het omringende gras of struikgewas meegeroepen kan worden. Het roepen wordt langzaam aan frequenter en het aantal meekwakende mannetjes groter, zodat men na een tijdje kan zeggen dat het koor begonnen is. Het is moeilijk om exact het tijdstip aan te geven wanneer het koor begint. Wij hebben hiervoor genomen het begin van dat kwartier, waarin voor het eerst op meer dan de helft van onze opnamen Boomkikkers waren te horen. In figuur 5 is dit begintijdstip (Twente 1972) uitgezet tegen de datum. Tevens is hierin met een lijn het tijdstip van zonsondergang aangegeven. De correlatie tussen deze twee is duidelijk. De kikkers be-

ginnen tegen de schemering te kwaken. Dat er nogal wat spreiding is in de punten zal niet alleen veroorzaakt worden doordat het niet elke avond even snel donker wordt (bijvoorbeeld bewolkt of onbewolkt), maar ook door eerdergenoemde andere factoren.

Wanneer men nu een beeld wil krijgen van de gemiddelde kwaakactiviteit op een avond, moeten we de tijd niet uitdrukken in uren van de klok, maar in uren voor of na zonsondergang. Figuur 6 (Twente 1973) geeft een beeld van de gemiddelde kwaakactiviteit op een avond. De totale activiteit op zo'n avond is op 100% gesteld. Het blijkt dat er na zonsondergang een zeer snelle stijging is van de kooractiviteit en dat de top gewoonlijk ongeveer één uur na zonsondergang valt. Dit is om 22.00 uur in begin mei en ongeveer 23.00 uur omstreeks 21 juni (rekening gehouden met de in 1977 ingevoerde zomertijd, waar Boomkikkers natuurlijk geen rekening mee houden). Vrij snel nadat de top bereikt is, zet er een daling in. Slechts bij zeer gunstige weersomstandigheden en sterke „motivatie” wordt er na 24.00 uur nog volop gekwaakt. Na 2.00 à 3.00 uur 's morgens roept hoogstens nog af en toe een enkel exemplaar. Slechts op zeer gunstige avonden komt het voor dat een koor meer dan een uur lang onafgebroken doorkwaakt (waarbij de afzonderlijke individuen natuurlijk zo nu en dan wel even stil kunnen zijn). Meestal vallen er pauzes in het koor waarin geen enkel mannetje te horen valt. De pauzes zijn het kortst

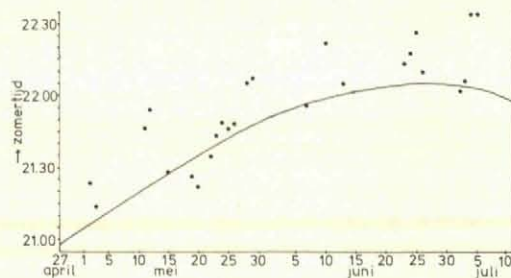


Fig. 5. Tijdstip van zonsondergang (getrokken lijn) en begin van het koor (zie tekst) uitgezet per datum.

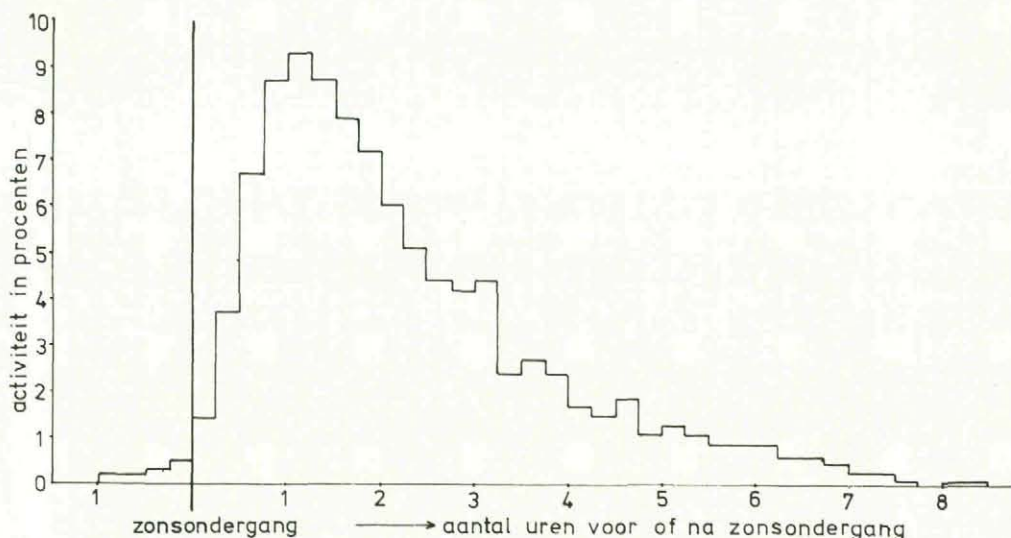


Fig. 6. Gemiddelde kwaakactiviteit per avond uitgezet tegen de tijd in uren voor of na zonsondergang.

in de top (fig. 6) van de dagelijkse activiteit. Een pauze wordt beëindigd doordat één mannetje weer begint te roepen; meestal vallen de anderen dan snel in. Het is niet zo dat in Twente steeds hetzelfde mannetje na zo'n pauze weer begint, hoewel een bepaald mannetje op een avond duidelijk actiever kan zijn dan de rest.

Overdag zijn er zelden Boomkikkers te horen. Alleen bij naderend onweer en bij zeer sterke geluiden (straaljagers) beginnen er wel eens een paar te roepen. Dit gebeurt dan natuurlijk niet vanuit het water, maar vanaf de kant en het duurt meestal slechts kort.

Alternerend roepen

Een merkwaardig verschijnsel bij Boomkikkers is het zogenaamde alternerende roepen. Hierbij roepen dicht bij elkaar zittende kikkers afwisselend (het behoeven niet steeds dezelfde te zijn); de roep van de een valt daarbij in de pauze van de ander. Figuur 7 geeft een oscillogram van het alternerend roepen van twee mannetjes. De roepen van beide mannetjes zijn duidelijk te onderscheiden, doordat ze niet allebei even dicht bij de microfoon zaten.

Dit alternerend roepen is niet zomaar een toevallig verschijnsel. Men kan dit opmaken uit de volgende feiten. Wanneer een mannetje alléén kwaakt, zijn de pauzes tussen de roepen niet altijd even lang; bovendien is het aantal roepen meestal niet zo groot. Bij het alternerend roepen echter zijn de pauzes van beide dieren exact even lang (ze stemmen als het ware op elkaar af); bovendien is het aantal roepen dan vaak zeer groot.

Wanneer een koor volop kwaakt, kan men op diverse plaatsen alternerend roepende mannetjes horen. Eén mannetje heeft hierbij geen vaste partner. Vaak roepen er meer dan twee kikkers mee in zo'n 'duet'. Beide stemmen kunnen dan door verscheidene dieren meegekwaakt worden.

Discussie

We hebben laten zien dat in ieder geval twee factoren van belang zijn bij het kwaken, namelijk de lichtsterkte in verband met de start van het kwaken en de temperatuur in verband met de kwaakactiviteit per avond. Ook Schneider (7) vond het verband tussen lichtsterkte en roepbegin. Volgens hem beschikt de Boomkikker over „eine starke, en-

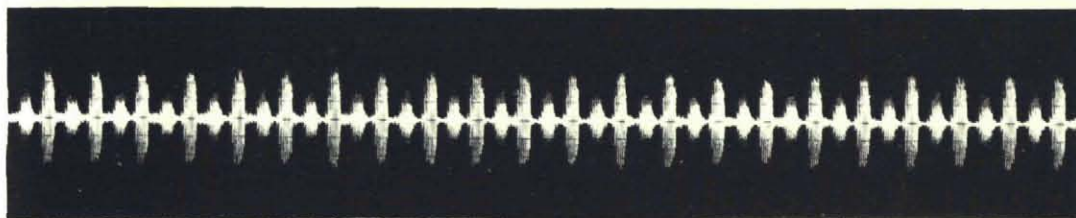


Fig. 7. Oscillogram van 2 alternerend roepende mannetjes.

dogen gesteuerte Rufbereitschaft" (8) oftewel „een sterk inwendig geregelde kwaakbereidheid". Hij beschrijft wel dat er voor de Boomkikker een grens is aan de temperatuur (een temperatuurdrempel), waar beneden de Boomkikkers nooit kwaken. Hij meet op 30 cm boven de grond en komt dan op een temperatuur van 8°C (7). Wij hebben op dezelfde wijze gemeten en vinden dan 5 à 6°C. Bij dit soort exact lijkende getallen moet men echter altijd oppassen. De aanwezige vegetatie (bijvoorbeeld 25 cm gras of 1 cm gras) kan deze temperatuur al zeer beïnvloeden. Wat uit beide waarnemingen wel blijkt, is dat er een ondergrens is aan de temperatuur. Schneider vermeldt niets over een correlatie tussen kwaakactiviteit en temperatuur. Blankenhorn (1) vindt wel een correlatie tussen de roepactiviteit en de temperatuur om 1 uur 's middags; dit is dus vergelijkbaar met onze resultaten. Bovendien vindt hij een correlatie tussen kwaakactiviteit en temperatuur van het water. Dit is niet verwonderlijk daar ook de temperatuur van het water een maat is voor de hoeveelheid zonnestraling overdag. Het alternerend roepen dat wij waarnemen, is iets dat ook Paillette (6) bij *Hyla meridionalis* heeft geobserveerd. Deze soort heeft een koorroep die zo'n halve seconde duurt, gevolgd door een pauze van 1-3 seconden. Paillette vindt dan ook dat er niet alleen duo's worden gevormd, maar ook trio's. Dit is bij *Hyla arborea* natuurlijk nauwelijks mogelijk, doordat bij deze soort de pauze ongeveer even lang duurt als de roep. Paillet-

te (5) veronderstelt dat zo'n duo- of trioforming de dieren als het ware oppept en dus een positieve uitwerking heeft op de totale kooractiviteit. Ook wij vinden dat bij alternerend roepen zeer lange series worden gekwaakt. Men kan zich nu voorstellen dat wanneer het aantal dieren dat aan een koor deelneemt klein wordt, dit „oppeppend" effect nauwelijks meer voorkomt. De kooractiviteit van bijvoorbeeld 20 koortjes van 6 Boomkikkers zal dan, absoluut gezien, kleiner zijn dan van 6 koren van 20 Boomkikkers.

De koren die wij bestudeerden, bestonden uit zo'n 20-30 mannetjes. Het beeld van het koor dat we nu in dit verhaal geschetst hebben, kan hierdoor bepaald zijn. We kunnen ons bijvoorbeeld voorstellen dat de top van de activiteit (fig. 6) bij grotere koren dichter in de buurt van de schemering ligt. Men neemt algemeen aan dat het kwaken van de Boomkikker een functie heeft bij het vinden van (of liever gezocht worden door) een partner. Een klein koor zou dan relatief slechter functioneren dan een groot koor oftewel relatief niet zoveel nakomelingen produceren. Zo kan men zich voorstellen dat in een gebied waar de boomkikkerstand achteruitgaat, het aantal Boomkikkers op een gegeven moment zo klein is geworden dat het praktisch van het toeval gaat afhangen of mannetje en vrouwtje elkaar treffen. In het volgende artikel over „de toekomst van de Boomkikker in Nederland" zullen we hierop terugkomen.

Litteratuur:

1. Blankenhorn, H. J., 1972. Meteorological variables affecting onset and duration of calling in *Hyla arborea* L. and *Bufo calamita* L. *Oecologia* 9: 223-234.

2. Gelder, J. J. van, J. G. J. van den Broek, L. J. M. Stortelder & P. B. Kelleners, 1978. De Boomkikker in Nederland. I. Algemene Biologie. De Levende Natuur 81: 65-73.
3. Gelder, J. J. van, J. G. J. van den Broek, L. J. M. Stortelder & P. B. Kelleners, 1978. De Boomkikker in Nederland. II. Migratie. De Levende Natuur 81: 200-205.
4. Obert, H. J., 1974. Untersuchungen zur hormonalen Steuerung der Rufaktivität von Fröschen und Kröten der Familien Rana, Discoglossus, Hyla und Bufo. Zool. Jb. Physiol. 78: 219-241.
5. Paillette, M., 1970. Conditions biophysiques du déclenchement du signal sonore chez Hyla meridionalis. Terre et Vie 24: 251-299.
6. Paillette, M., 1971. Communication acoustique chez les Amphibiens Anoures. J. Psychol. norm. path. 3-4: 327-353.
7. Schneider, H., 1967. Rufe und Rufverhalten des Laubfrosches, Hyla arborea arborea (L.). Z. vergl. Physiol. 57: 174-189.
8. Schneider, H., 1971. Die Steuerung des täglichen Rufbeginns beim Laubfrosch, Hyla arborea arborea (L.). Oecologia 8: 310-320.

Inleiding tot het waarnemen van vorm

L. VAN DER HAMMEN

Sinds het jaar 1971 heb ik in De Levende Natuur, min of meer regelmatig, verschillende aspecten behandeld van de waarneming van de natuur. Achtereenvolgens verschenen artikelen over geluiden, kleuren, geuren, tast-waarnemingen, smaak, en licht en donker. Daarnaast publiceerde ik in een ander tijdschrift een artikel over het waarnemen van beweging (9). Aan deze reeks ontbrak nog een beschouwing over het waarnemen van vorm. Dit aspect van de waarneming is onderwerp van het huidige artikel, dat de serie besluit. Het is mijn bedoeling de artikelen te herschrijven en, te zijner tijd, samen met een algemene inleiding, in boekvorm uit te geven.

Een zeer groot deel van de beschrijvende plant- en dierkunde berust op vormwaarnemingen. Het spreekt dan ook haast vanzelf dat men in vele gevallen de beschikking heeft over een uitstekende morfologische terminologie. Anders dan in mijn vorige artikelen, levert de taal van de waarnemer ons hier dus geen moeilijkheden op. Gezien het grote aantal uitstekende vormbeschrijvingen in de literatuur, heeft het evenmin zin op deze plaats nieuwe beschrijvingen toe te voegen. Het ligt, in het geval van de vormwaarneming, meer voor de hand in te gaan op enkele

algemene aspecten van dit gecompliceerde onderwerp, om zodoende enig inzicht te krijgen in onze beperkingen, en in onze mogelijkheden tot verdere ontwikkeling.

Er bestaat zeer veel literatuur over de fysiologische, psychologische en filosofische aspecten van de vormwaarneming. Recente samenvattingen vindt men o.a. in het Handboek of Perception, vol. I en V (3, 4), en bij Day (6), Gregory (7), Haber & Hersenson (8), Harper (10), Hochberg (15) en Vernon (24). Nog altijd is het proces van de visuele vormwaarneming (uitgaande van lichtprikkels die het oog bereiken, tot en met de bewuste waarneming) niet geheel bekend en onderwerp van controversiële meningen, opvattingen en theorieën.

Wanneer een beeld op het netvlies geprojecteerd wordt, veroorzaakt de ongelijkmatige lichtverdeling, die binnen zo'n beeld voorkomt, een discontinue prikkeling. Uit die discontinue prikkeling (en uit de informatie die het netvlies daarover verstrekt) ontstaat op een of andere wijze een georganiseerde vormwaarneming. Men heeft ontdekt dat bij een homogeen en stabiel gezichtsveld, de signalen na korte tijd de hersenschors niet meer bereiken. Heterogeniteit van het gezichtsveld, en met name de aanwezigheid van con-