



Vocale variatie bij de Waterral: een vergelijking tussen twee ondersoorten

Han Bouwmeester

Waterrallen worden vaker gehoord dan gezien en de luide roep, die doet denken aan een schreeuwende big, is dan ook bij menig bezoek aan rietrijk terrein in ons land te horen. Deze roep speelt waarschijnlijk een belangrijke rol in het verdedigen van het territorium en mogelijk ook bij het aantrekken van een partner, waarbij soortspecifieke kenmerken van belang zijn voor de herkenning. Er is echter weinig bekend over de variatie in geluiden binnen de soort en het is niet bekend of en hoe het geluid van verschillende ondersoorten verschilt. Hier vergelijken we de 'gillen' en de 'grommen' van de in Nederland voorkomende ondersoort *Rallus aquaticus aquaticus* met die van de in Japan levende *R. a. indicus*.

Gerard de Kroon, Maria Mommers & Hans Slabbekoorn

Geografische variatie binnen een soort in territoriale zang of roep is een algemeen verschijnsel bij vogels en is vooral van veel zangvogelsoorten bekend (Mundinger 1982, Kroodsma 2004). Zangvogels leren hun zang en soms ook hun roep van soortgenoten. Het voorkomen van geografische variatie of dialecten hangt voor een groot deel samen met dit leerproces (Slater 1989, Ellers & Slabbekoorn 2003). Door het kopiëren van onderdelen of kenmerken van de zang van soortgenoten gaan dicht bij elkaar levende vogels akoestisch steeds meer op elkaar lijken en ver uit elkaar levende vogels juist verschillen. Veel niet-zangvogels leren hun vocalisaties daarentegen niet; ze ontwikkelen het soorteigen geluidenrepertoire onafhankelijk, in reactie op het horen van soortgenoten (Nottebohm & Nottebohm 1971, Cosens 1981). Geografische variatie in geluiden binnen een soort is dan ook veel minder bekend bij niet-zangvogels. Enkele voorbeelden van soorten waarvoor dit wel is gerapporteerd zijn Bosuil *Strix aluco* (Appleby & Redpath



Figuur 1. Het verspreidingsgebied van *R. a. aquaticus* en *R. a. korejewi* westelijk van de geografische barrières gevormd door o.a. de Yablonovy, Stanovoy, en Himalaya bergketens, de Mongoolse steppen, en de Gobiwoestijn, en van *R. a. indicus* oostelijk daarvan. *Distribution of R. a. aquaticus and R. a. korejewi west of the geographical barriers formed by the Yablonovy, Stanovoy and Himalaya mountain chains, the Mongolian steppes, and the Gobi desert, and the distribution of R. a. indicus east of these.*

1997), Kwartelkoning *Crex crex* (Peake & McGregor 1999), Blauwe Stormvogel *Halobaena caerulea* (Bretagnolle & Genevois 1997) en Noordamerikaanse Boomkwartel *Colinus virginianus* (Goldstein 1978).

Territoriale zang of roepgeluiden spelen vaak een belangrijke rol bij de soortherkenning. Nauw verwante soorten verschillen soms nauwelijks in uiterlijk of morfologie maar wel in geluid; denk aan Fitis *Phylloscopus trochilus* en Tjiftjaf *P. collybita*. Ook bij niet-zangvogels verschillen de sterk op elkaar lijkende soorten in hun zang of roep, zoals bij de Wijntortel *Streptopelia vinacea* en de Kaapse tortel *S. capicola* (Slabbekoorn *et al.* 1999, de Kort *et al.* 2002). De vocale verschillen tussen soorten kunnen een gedragsmatige barrière vormen voor onderlinge voortplanting wanneer de mannelijke vogels slechts vrouwen van de eigen soort aantrekken. Geografische variatie binnen een soort, zoals tussen verschillende ondersoorten, zou een indicatie kunnen zijn dat er sprake is van een ver gevorderd stadium in het proces van soortvorming. Onder het biologische soortconcept wordt van verschillende soorten gesproken wanneer individuen van verschillende populaties onder natuurlijke omstandigheden niet meer met elkaar paren, terwijl ze nog wel steeds met elkaar in contact kunnen komen (voortplantingsisolatie). Voorbeelden van vocale verschillen tussen ondersoorten zijn te vinden bij lerende soorten zoals Koolmees *Parus major* (Thielcke 1968, Martens 1975, Packert *et al.* 2005), Rietgors *Emberiza schoeniclus* (Matessi *et al.* 2000) en kraaiachtigen *Corvus spp.* (Palestrini & Rolando 1996) maar ook, met meer moeite, bij niet-lerende soorten zoals Kwartel

Coturnix coturnix (Slabbekoorn & Collins 2004), Pontische meeuw *Larus cachinnans* (Panov *et al.* 1991) en Australische Zebraduif *Geopelia striata* (Harrison 1969).

De Waterral is een wijdverspreide polytypische soort die behoort tot de familie van de *Rallidae*, een groep die zijn vocalisaties niet leert van soortgenoten (Cosens 1981). Er zijn binnen het Palearctische verspreidingsgebied van deze soort vier ondersoorten beschreven (figuur 1). *Rallus aquaticus aquaticus* komt voor in Europa inclusief de Britse Eilanden, West-Azië en Noord-Afrika. *R. a. hibernans* is een twijfelachtige ondersoort zeer gelijkend op *R. a. aquaticus* (de Kroon 1991, 1993) met een verspreiding die zich beperkt tot IJsland, Groenland, Jan Mayen en de Faeröereilanden. *R. a. korejewi* komt vooral in Midden-Azië voor. *R. a. indicus* is de Waterral van Oost-Azië, inclusief Sakhalin, de Kurillen en Japan (Cramp & Simmons 1980, del Hoyo *et al.* 1996).

Het meest bekende en herkende geluid van de Waterral is de zogenaamde standplaatsroep, een luide territoriale roep die soms geassocieerd wordt met een schreeuwende big (Glutz von Blotzheim *et al.* 1973, Cramp & Simmons 1980). Het biggeluid wordt gehoord in Europa, in de Nijldelta in Egypte (P.L. Meininger) maar ook tot ver in Midden-Azië, in Oost-Kazakstan (de Kroon 1995), India en Pakistan (Ali en Ripley 1969) en Kashmir (Bates & Lowther 1952). In Japan is dit geluidstype echter niet bekend (Kiyosu 1961, Takatsukasa 1967, Brazil 1991, Kabaya & Matsuda 1996, de Kroon & Mommers 2005). Daarnaast zijn er echter nog andere geluidstypen beschreven, aanvankelijk fonetisch, later met sonogram (Niethammer 1942, Feindt 1948, Percy 1951,

Dementiev & Gladkov 1969, Glutz von Blotzheim *et al.* 1973, Stiefel & Berg 1975, Cramp & Simmons 1980, de Kroon 1982, Andreas 1996, Bergmann & Helb 1982, Polak 2005). Van een korter geluid, ook wel bekend als 'de slag' (heftige korte staccato's) is een geluidsopname bekend uit Noord-India (Bharatpur 1992, Paul Holt, National Sound Archive, London). Voor Japan worden echter geluiden beschreven die afwijken van de Europese waterralgeluiden (Kabaya & Matsuda 1996, de Kroon & Mommers 2005).

Een gedegen kwantitatieve analyse van akoestische variatie tussen de ondersoorten van de Waterral is ons niet bekend. Het doel van deze studie is dan ook om aan de hand van een set geluidsopnames van *R. a. aquaticus* (kortweg 'aquaticus') en *R. a. indicus* (kortweg: 'indicus') vast te stellen of beide ondersoorten akoestisch van elkaar te onderscheiden zijn. Ook willen we weten in welke kenmerken (tijdsduur en frequenties van de afzonderlijke geluidselementen en de tussenliggende pauzes) de geluiden verschillen.

METHODEN

Geluidsopnames

De gebruikte opnames van *aquaticus* zijn verzameld in maart 2005 in Nederland, in moerasgebieden in de gemeenten Zaltbommel en Lingewaal (Gld), Kedichem en Meerkerk

(ZH) en Werkendam (NB), met behulp van een Sony TCM-5000EV cassette recorder en een Sennheiser ME67 richtmicrofoon. De opnames van *indicus* zijn gemaakt in juli 1998 in Japan, op het eiland Shunkunitai (Nemero, Hokkaido), met een Sony WM-D6 cassette recorder en een Sony WM-D6 richtmicrofoon (de Kroon & Mommers 2005). De opnames zijn van spontaan roepende waterrallen, die in een enkel geval in Nederland eerder waren gelokaliseerd door het afspelen van de standplaatsroep van *aquaticus* en in Japan met het *indicus*-geluid (Kui-na; Kabaya & Matsuda 1996). Op het afspelen in Japan van de *aquaticus* standplaatsroep reageerde geen enkele Waterral vocaal.

In de analyse beperkten we ons tot een akoestische vergelijking van de opgenomen geluiden, omdat het inzicht in functionele verschillen maar beperkt is. Er zijn meer roeptypen gehoord, maar die hebben we niet op kunnen nemen.

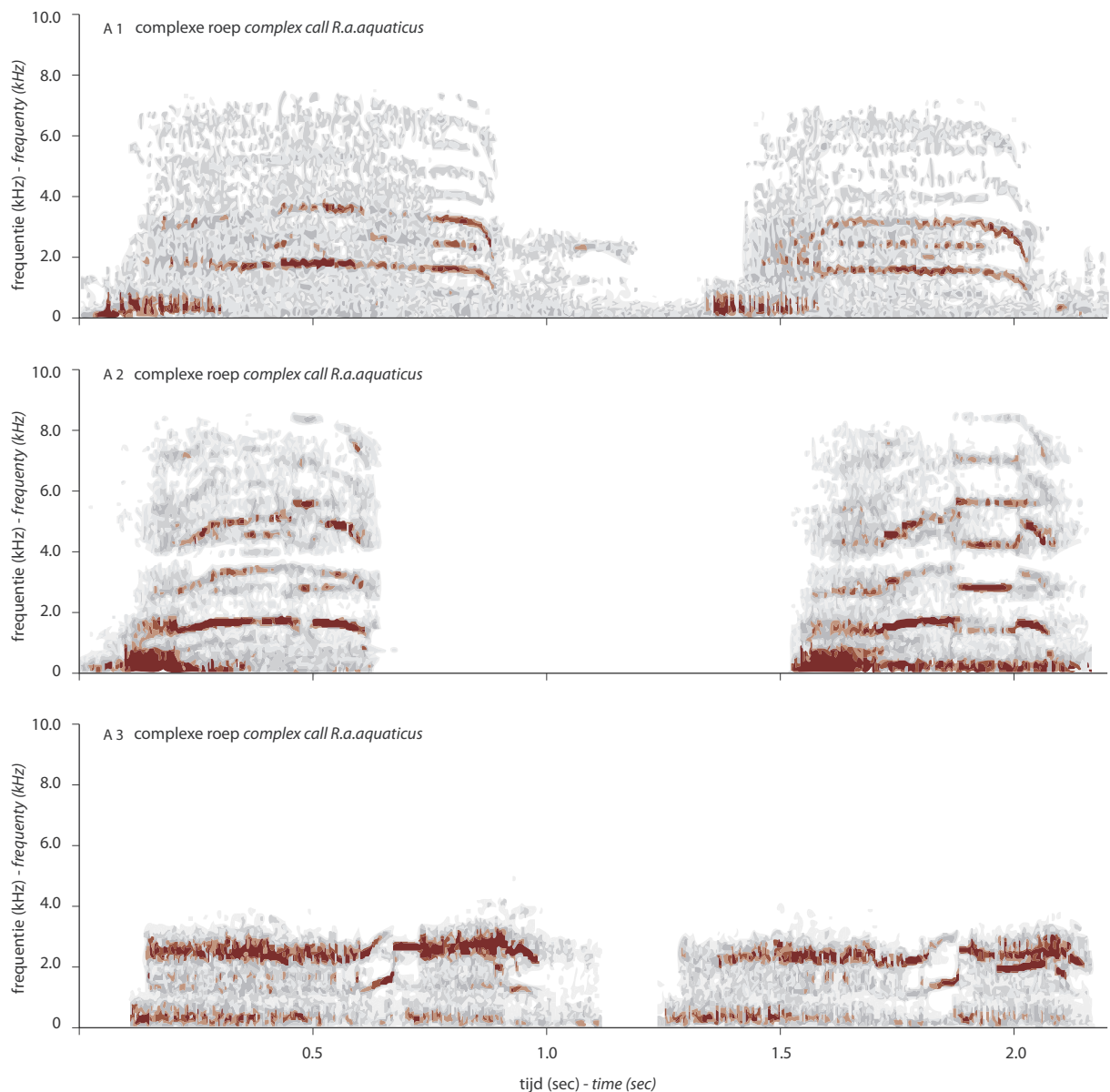
Analyse

Alle opnames zijn gedigitaliseerd op een PC met SIGNAL software met een speciaal daarvoor ontwikkelde voorgeprogrammeerde routine, zodat alle grafische instellingen en de akoestische weergave van de roepopnames gegarandeerd hetzelfde waren. Alle kenmerken van de geluidselementen en de pauzes daartussen zijn gemeten op een full-screen projectie van een sonogram met een range van 0 tot 2000 milliseconden op de x-as en een range van 0 tot 8000 Hz op



Ran Schols

Waterral *Rallus aquaticus indicus*, Happy Island, NO-China, mei 2005. Water Rail *Rallus aquaticus indicus*, Happy Island, NE China, May 2005.



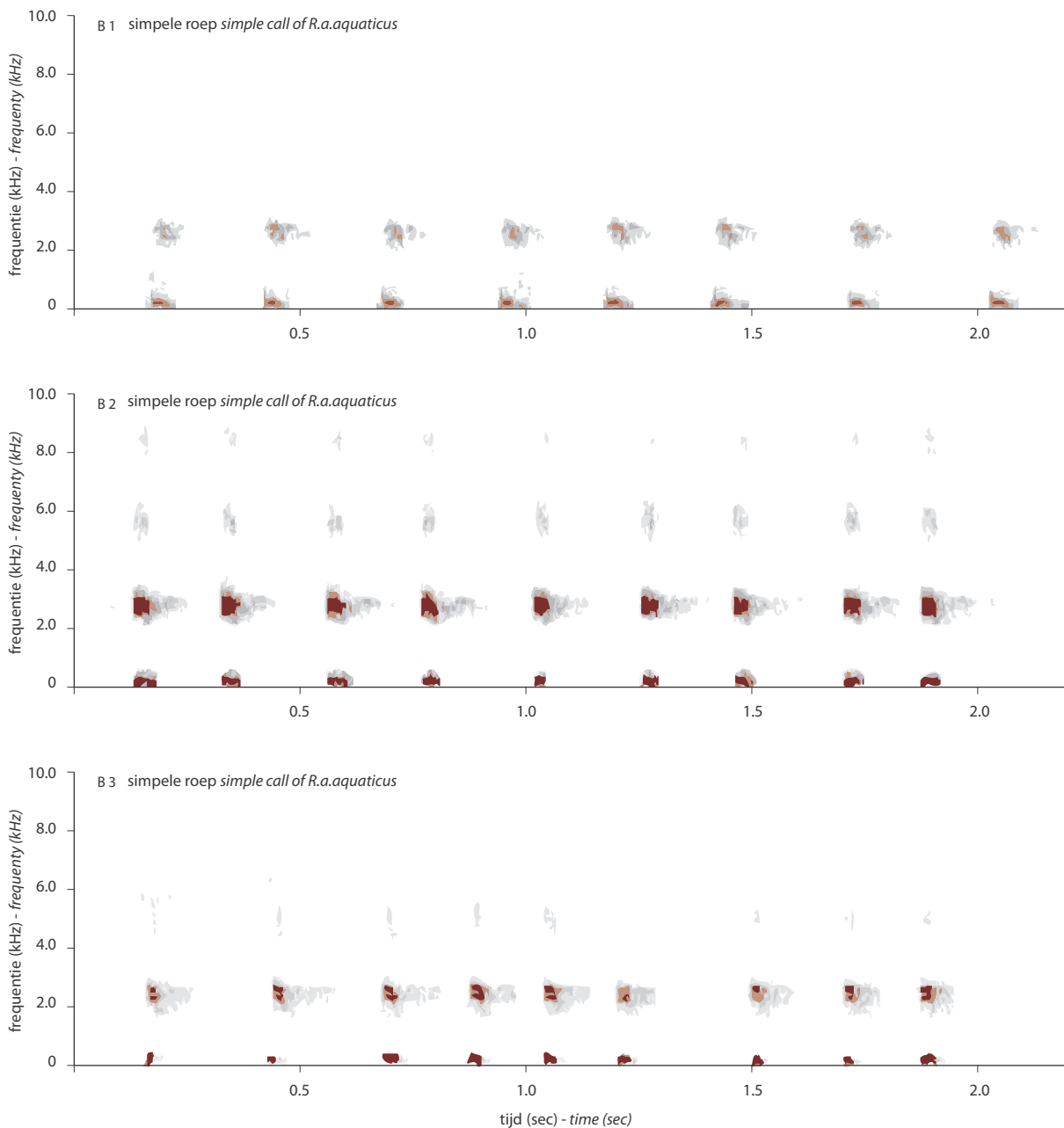
Figuur 2. Sonografische weergave van akoestische variatie tussen en binnen de Europese - en Japanse Waterral. Drie voorbeelden (van verschillende individuen) van de complexe roep van de Europese Waterral (A1-3), de simpele roep van de Europese Waterral (B1-3), en de complexe roep van de Japanse Waterral (C1-3). Ieder sonogram geeft een stukje van ruim twee seconden weer uit een serie roepen, met op de x-as de tijd (in milliseconden), op de y-as de toonhoogte (frequentie in kiloHertz), en in de kleurgradiënt de relatieve geluidssterkte (toenemend van lichtgrijs via donkergrijs en lichtrood, tot rood). Sonograms representing acoustic variation between and within the Dutch and Japanese recordings of water rail advertisement calls. Three examples (from different individuals) of the complex call of *R. a. aquaticus* (A1-3), the simple call of *R. a. aquaticus* (B1-3), and the complex call of *R. a. indicus* (C1-3).

de y-as. De tijdsresolutie van individuele metingen was 20.5 ms en de spectrale resolutie was 49 Hz (sample-rate 25000 Hz, FFT-size 512).

Van iedere opname van een roepserie werden twee geluidselementen (of roepen) gemeten, bijvoorbeeld element twee en zes van een serie van zeven. Wanneer roepen aan het begin en aan het eind van een serie werden vergeleken, bleek er geen sprake te zijn van een consistente daling of stijging in de temporele of spectrale kenmerken. De rallen

versnelden of vertraagden hun series roepen dus niet systematisch, en ook bleef de toonhoogte redelijk op hetzelfde niveau.

Per roep werd een set van tien kenmerken gemeten: vier temporele maten en zes spectrale maten. De vier temporele kenmerken zijn op het computerscherm gemeten met behulp van de cursor. D1 is de duur van de lage toon (grom), D2 de duur van de hoge variabele component, Dt, de totale duur (door overlap van D1 en D2 niet simpelweg gelijk aan

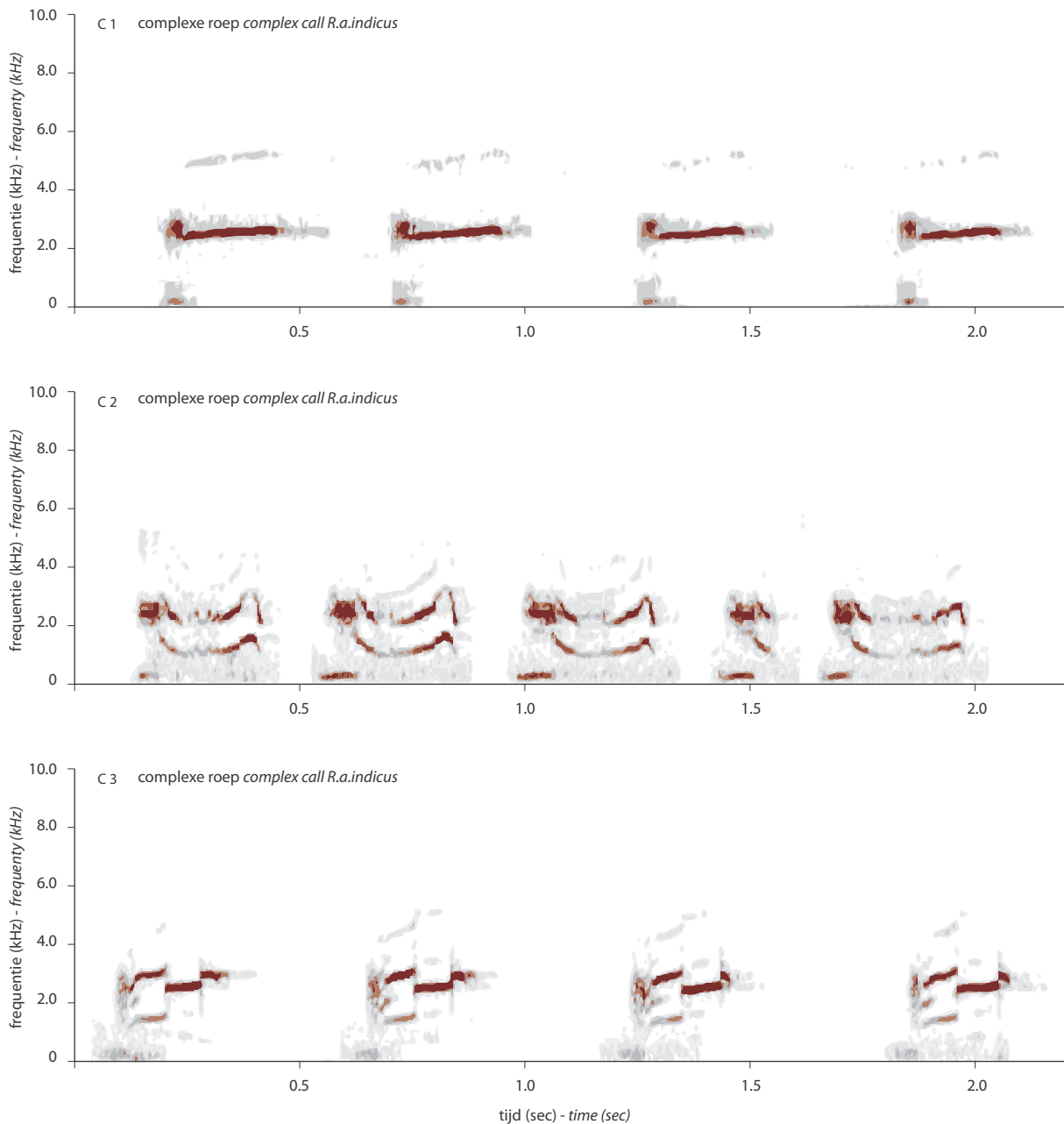


Figuur 2. Vervolg van blz. 84. *Continued from page 84.*

D1 + D2) en Dp de duur van de pauze tussen opeenvolgende geluidselementen. De zes spectrale maten zijn F1, de (met de cursor gemeten) hoogte van de meest dominante lage frequentie bij de inzet van de roep (in verband met het gebruikelijke achtergrondlawaai in deze range was automatische meting, zoals bij de andere spectrale maten, niet mogelijk), en PF1 tot en met PF5, de frequenties met hoogste amplitude (piekfrequentie, automatisch gemeten door de computer) in vijf blokken van gelijke lengte gedurende D2

(en niet gemeten in het lage bereik).

Voor alle metingen geldt dat eerst gemiddelden zijn berekend voor de twee gemeten geluidselementen uit een opname, en daarna, in het geval van meerdere opnames van dezelfde vogel, gemiddelden per individu. Om de opnames van individuen te classificeren op basis van de gemeten geluidskennmerken hebben we een discriminantanalyse gebruikt. Dit is een statistische techniek die uit meerdere gemeten kenmerken die combinatie zoekt die het beste



Figuur 2. Vervolg van blz. 84. *Continued from page 84.*

onderscheid mogelijk maakt tussen groepen objecten (in dit geval verschillende soorten geluiden) in de dataset. Daarbij zijn de vier temporele (D1, D2, Dt, en Dp) en zes spectrale kenmerken (F1 en PF1-PF5) gebruikt. Ook is voor elk kenmerk afzonderlijk onderzocht of verschillen tussen beide ondersoorten significant waren. Daarbij is eerst getoetst of de kenmerken normaal verdeeld waren, waarna voor de normaal verdeelde kenmerken de parametrische t-test werd gebruikt en voor de niet normaal verdeelde maten de nonparametrische Mann-Whitney U-test.

RESULTATEN

Beschrijvend

De geluidsopnames van *aquaticus* bestaan uit series niet aaneensluitende geluiden, die soms relatief lang en gevarieerd zijn ('complexe' roep, figuur 2a), en soms relatief kort en simpel ('simpele' roep, figuur 2b). De complexe roep wordt solo uitgevoerd en soms tegelijkertijd met een naburige soortgenoot. De geluidsopnames van *indicus* zijn wat structuur betreft eveneens gecompliceerd (dus ook een complexe roep, figuur 2c). Wij hebben geen ethologisch onder-



Ran Schols

Waterral *Rallus aquaticus indicus*, Happy Island, NO-China, mei 2005. Water Rail *Rallus aquaticus indicus*, Happy Island, NE China, May 2005.

zoek gedaan naar de betekenis van de geluiden en eventuele koppelingen met bepaalde gedragingen.

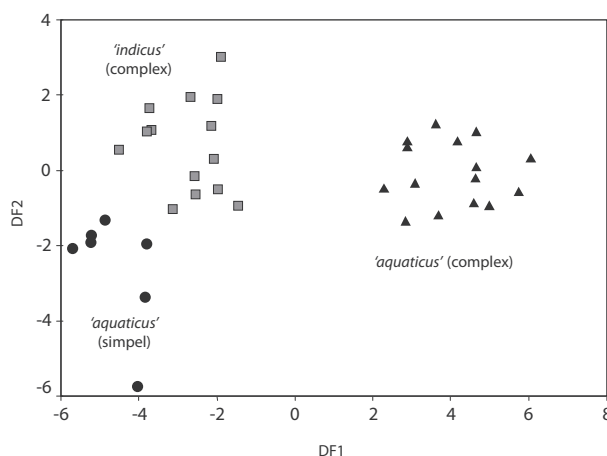
Ondanks de verschillen in complexiteit zijn beide roepcategorïeën op een zelfde manier te beschrijven. De roepen beginnen met een zeer lage toon of 'grom', die na korte tijd bijval krijgt van geluid van hogere frequenties. Voor de simpele roep valt de aanvangstijd van lage en hoge tonen vaak bijna samen en beide eindigen nagenoeg tegelijkertijd. Bij twee opnames van een simpele roep is geen lage toon te onderscheiden. De hogere geluiden van complexe roepen beginnen vaak (maar niet altijd) met een zacht krakerig deel, dat overgaat in een meer tonaal, vaak harmonisch deel (met boventonen). Er zijn geleidelijke veranderingen in frequentie maar ook vaak sprongen in toonhoogte te zien. Door deze laatste kenmerken lijkt dit *aquaticus*-geluid soms op het gillen van een big. Deze karakterisering is niet van toepassing op de *indicus*-geluiden.

Kwantitatieve analyse

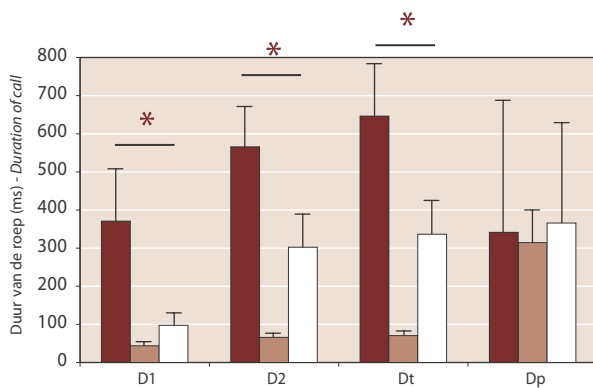
In totaal zijn 71 opnames geanalyseerd, afkomstig van 37 individuen. Het complete materiaal bestaat uit 16 maal 'complex' voor *aquaticus* (totaal 36 opnames; 1-6, gemiddeld 2.25 opnames per individu), 7 maal 'simpel' voor *aquaticus* (14 opnames; 1-3, gemiddeld 2 per individu), en 14 maal 'complex' voor *indicus* (21 opnames; 1-4, gemiddeld 1.5 per individu).

De 36 series van complexe roepen van *aquaticus* bevatten vier tot minstens 17 geluidselementen (van de langste opname ontbrak het begin). Het gemiddelde van 21 complete opnames was 7.3 elementen. De 14 series simpele roepen varieerden van vier tot 41 geluidselementen (langste opna-

me zonder begin). Het gemiddelde van vijf complete series was 33 elementen. Voor de 21 series complexe roepen van *indicus* geldt dat de kortste complete serie ook vier roepen



Figuur 3. De Europese en Japanse Waterral zijn akoestisch duidelijk te onderscheiden in een discriminantanalyse. De eerste functie (DF1) verklaart 95.8% van de variatie en de tweede (DF2) verklaart 4.0%. Er is geen overlap tussen de complexe roep van *aquaticus* (driehoekjes), de simpele roep van *aquaticus* (rondjes), en de complexe roep van *indicus* (vierkantjes), op basis van vier temporele en vier spectrale maten (zie tekst): 100% van de roepen werden correct geclassificeerd. Two discriminant functions, DF1 explaining 95.8% of the variation, and DF2 explaining 4.0%, fully separate (without overlap) the complex call of both subspecies, and the simple call of *aquaticus*, based on four temporal and four spectral characteristics of the calls. Spectral parameters only classified 62.2% of all calls correctly, while temporal parameters only still classified 97.3% correctly.



Figuur 4. Verschillen in temporele structuur tussen de roepgeluiden van Europese en Japanse Waterral. Staafdiagram (gemiddelde $\pm$ standaarddeviatie) van de duur van de lage startfrequentie, de grom (D1), de hoge variabele component (D2), de totale roep (Dt), en de pauze tussen twee roepen (Dp). De complexe roep van *aquaticus* is weergegeven in donkerrood, de simpele roep van *aquaticus* in lichtrood, en de complexe roep van *indicus* in wit. Een * geeft een significant verschil aan tussen alle drie de groepen ($P < 0.001$, zie tekst). *Differences in temporal characters of the complex (dark red) and simple call (medium) of R. a. aquaticus and the complex call of R. a. indicus (white). D1 is the duration of the low growl, D2 that of the higher and variable component, Dt is the total duration, and Dp is the pause between two subsequent calls. An * indicates a significant difference between all three groups ($P < 0.001$).*

lang is, en dat van de langste serie van 14 ook het begin ontbrak. Het gemiddelde van negen complete opnames was 7.2 roepen.

In een discriminantanalyse werd 100% van de 37 individuen correct geclassificeerd wanneer alle 10 gemeten kenmer-

ken in beschouwing werden genomen (figuur 3). Discriminantfunctie 1 (DF1) verklaarde 95.8% van de variatie en functie 2 (DF2) de resterende 4%. Dit betekent dat de drie groepen (complexe en simpele roep van *aquaticus* en complexe roep van *indicus*) verschillen zonder dat daartussen overlap is. Een discriminantanalyse gebaseerd op alleen de spectrale kenmerken kon slechts 62.2% van de roepen correct classificeren, terwijl een analyse gebaseerd op alleen de temporele maten nog tot 97.3% van de roepen correct kon classificeren. Met andere woorden, in het gebruik van verschillende geluidsfrequenties (toonhoogten) zijn de complexe roepen van de twee ondersoorten nauwelijks te onderscheiden en zijn ook de twee roepvarianten van *aquaticus* niet verschillend. Op basis van de tijdsstructuur vallen ze echter duidelijk uiteen in de drie afzonderlijke groepen.

Als we de gemiddelde waarden van de temporele kenmerken bekijken (figuur 3) zien we duidelijk verschillen tussen de twee ondersoorten. D1, D2, en Dt van *aquaticus* waren allemaal langer dan van *indicus* (D1: Mann-Whitney U test, $Z = -4.66$, $P < 0.001$; D2: t-test, $t = 7.02$, $P < 0.001$; Dt: $t = 6.65$, $P < 0.001$). De pauzes waren niet significant verschillend (Dp: $Z = -0.60$, $P = 0.55$). In de gemiddelde waarden van de temporele kenmerken voor de beide roeptypes van *aquaticus* zien we duidelijke verschillen tussen de complexe en de simpele roep (figuur 4). D1, D2, en Dt zijn allemaal langer bij de complexe roep (D1: $Z = -3.74$, $P < 0.001$; D2: $t = 7.02$, $P < 0.001$;



Han Bouwmeester

Waterral *Rallus aquaticus aquaticus*. Water Rail *Rallus aquaticus aquaticus*.

Dt: $t=6.65$, $P<0.001$). De duur van de pauzes (Dp) was wederom niet significant verschillend (Dp: $Z=-0.64$, $P=-0.53$).

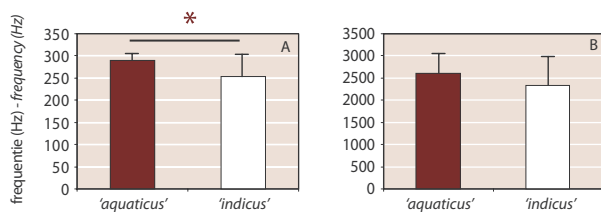
In frequentiegebruik zijn de roeptypes van beide ondersoorten maar beperkt van elkaar te onderscheiden (figuur 5). Wel was de F1 van *indicus* significant lager ($Z=-2.54$, $P=0.01$), maar het gemiddelde van de PF's (PFg) was niet verschillend ($t=1.22$, $P=0.23$), noch één van de afzonderlijke PF's. De complexe en simpele roep van *aquaticus* verschilden duidelijk in tijdsstructuur, maar de frequenties van beide roeptypes waren echter nagenoeg hetzelfde (F1 $t=-1.20$, $P=0.11$; PFt $t=0.70$, $P=0.49$).

DISCUSSIE

Akoestische verschillen tussen en binnen ondersoorten

De opnames van *R. a. aquaticus* uit Nederland en *R. a. indicus* uit Japan laten duidelijke akoestische verschillen zien. Van *aquaticus* zijn twee roeptypes opgenomen; een korte simpele en een lange complexe roep. De geluidsopnames van *indicus* vertonen een duidelijk andere structuur maar komen het meeste overeen met de complexe roep van *aquaticus*. Een gedetailleerde vergelijking van de complexe roep tussen beide ondersoorten geeft aan dat er weinig verschil in gebruik van toonhoogte is, en dat slechts de lage aanvangsfrequentie (de grom) significant lager is bij *indicus*. Er zijn echter duidelijke verschillen in de temporele structuur van de complexe roepen: de grom is gemiddeld meer dan drie maal zo lang bij *aquaticus* en de duur van de hoge variabele component (en ook van de totale roep) is bijna twee maal zo lang in vergelijking met *indicus*. De simpele roep van *aquaticus* is nog weer korter en onderscheidt zich in duur en structuur duidelijk van de complexe roep van beide ondersoorten. De duur van pauzes tussen roepen verschilde niet tussen de drie categorieën roepen.

Het gebruik van relatief lage of hoge tonen bij dieren in het algemeen kan gecorreleerd zijn met hun lichaamsgrootte, zoals is aangetoond voor vogels, zowel tussen soorten als binnen een soort (Podos & Nowicki 2004). Groot betekent doorgaans dat je laag kunt zingen, klein is meestal gekoppeld aan een hogere zang. Het grootste gedeelte van de complexe roep van beide ondersoorten van de Waterral vertoont echter zeer vergelijkbaar toonhoogtegebruik. Alleen voor de grom vonden we verschillen. De lagere startgrom van *indicus* zou kunnen samenhangen met zijn iets grotere lichaamsafmetingen (de Kroon 1991, 2000), waardoor hij iets lagere klanken kan voortbrengen. De duidelijke verschillen in roepduur zijn niet gemakkelijk te koppelen aan morfologische eigenschappen, en evolueren daardoor waarschijnlijk gemakkelijker. Het is al vaker gevonden dat temporele kenmerken sterker verschillen dan spectrale tussen soorten niet-lerende vogels, zoals bij reigerachtigen (McCracken &



Figuur 5. Verschillen in spectrale structuur tussen de roepgeluiden van Europese en Japanse Waterral. Staafdiagram (gemiddelde $\pm$ standaarddeviatie) van de piekfrequentie van de lage starttoon, de grom (A), en de gemiddelde piekfrequentie gemeten in vijf opeenvolgende tijdsfragmenten (B) in de complexe roep van *aquaticus* (donkerrood) en van *indicus* (wit). De * geeft een significant verschil aan tussen de twee ondersoorten ($P<0.01$, zie tekst). Differences in spectral characters of the complex call of *R. a. aquaticus* (dark red) and *R. a. indicus* (white). (A) peak frequency of the low starting growl; (B) mean peak frequency of five sequential elements from start to end of the whole call. The * indicates a significant difference between the two subspecies ($P<0.01$).

Sheldon 1997) en tortelduiven (Slabbekoorn *et al.* 1999).

Herkenning bij afspreelexperimenten

De complexe roep van beide ondersoorten is zeer variabel. Het is daarom interessant om te weten of de verschillen in roepduur voldoende groot zijn om een verschil in reactie op te wekken, of dat er nog andere ondersoortseigen kenmerken in de roep zitten die wij niet hebben gemeten maar die wel van belang zijn. Twee onafhankelijke geluidstesten in Nederland suggereren dat de geografische verschillen ook biologisch relevant zijn (de Kroon & Mommers 2004, 2006). De vocale reacties van *aquaticus* op twee verschillende Japanse opnames van *indicus* waren beduidend minder sterk dan de reacties op de standplaatsroep van de eigen ondersoort. De Japanse roep werd blijkbaar niet herkend als soortseigen of in ieder geval niet beschouwd als het geluid van een potentiële concurrent. Meer afspreelexperimenten zijn echter nodig, waarmee we misschien ook de interessante vraag kunnen beantwoorden welke akoestische verschillen een cruciale rol spelen bij het al dan niet opwekken van een reactie.

Soortvorming en soortstatus

Geografische variatie in de roepen zou kunnen zijn ontstaan in een zeer lange periode van isolatie, waarbij er weinig of geen genetische uitwisseling plaatsvond tussen de populaties van Oost-Azië en Europa. Bijvoorbeeld gedurende het Pleistoceen kan er zo'n situatie hebben bestaan door het opdrogen van moerassen door verdamping en zeespiegel-daling. Verschillen in geluiden kunnen zijn ontstaan door verschillen in milieuomstandigheden, en daarmee in selectiedruk, in de refugia. Vooral als de deelpopulaties klein zijn kunnen eenmaal ontstane verschillen zich door toevalsprocessen (drift) snel door de populatie verspreiden. De vele gebirgen, steppen en woestijnen in Midden-Azië vormen mogelijk nog steeds een barrière waardoor er geen genetische

uitwisseling plaatsvindt tussen de verschillende populaties (figuur 1).

Zijn de duidelijke verschillen in de complexe roep tussen de Europese en Japanse Waterrallen nu een reden om te suggereren dat deze ondersoorten als aparte soorten beschouwd moeten worden? Er is inderdaad reden om aan te nemen dat er een gedragsmatige barrière om zich onderling voort te planten kan bestaan, nu we verschillen in geluid hebben gevonden, en aanwijzingen hebben dat die verschillen gevolgen hebben voor de reactie van de rallen. Het is echter van belang te weten of er in de populaties op het Aziatische continent tussen Europa en Japan sprake is van een geleidelijke overgang of van een discrete sprong (of meerdere discrete sprongen) in de geluidskenmerken. Hoe de in China voorkomende Waterrallen roepen is bijvoorbeeld nog onbekend. Een goede verzameling geluidsopnames in combinatie met een serie afspelerexperimenten in aangrenzende en tussenliggende populaties kan meer licht werpen op de rol van geluiden in het reproductief gescheiden houden van populaties (cf. Irwin *et al.* 2001). Samen met een genetische dataset (cf. Liebers *et al.* 2004) zou dit de Waterral tot een uniek modelsysteem maken waarmee we voorspellingen over soortvorming bij niet-lerende soorten (Ellers & Slabbekoorn 2003) zouden kunnen toetsen.

DANKWOORD

Jet Kok en Jacco van Rijssel worden hartelijk bedankt voor het verzamelen van de geluidsopnames in Nederland in het kader van de cursus Gedragsbiologie van de Universiteit Leiden. Take Matsuo willen we bedanken voor het beschikbaar stellen van opnameapparatuur in Japan. Ook dank aan: Selvino de Kort, Magnus Robb en Rob van der Valk voor hun gewaardeerde en bruikbare commentaar op een eerder versie van dit artikel.

LITERATUUR

- Andreas U. 1996. Breeding behavior of Water Rail *Rallus aquaticus*: results of observations in an aviary. *Journal für Ornithologie* 137: 77-90.
- Ali S. & S.D. Ripley 1969. *Handbook of the Birds of India and Pakistan*. Vol. 2. Oxford University Press, Bombay.
- Appleby B.M. & S.M. Redpath 1997. Indicators of male quality in the hoots of tawny owls (*Strix aluco*). *Journal of Raptor Research* 31: 65-70.
- Bates R.S.P. & E.H.N. Lowther 1952. *Breeding Birds of Kashmir*. Oxford University Press, Oxford.
- Bergmann H.H. & H.W. Helb 1982. *Stimmen der Vögel Europas*. BLV, München.
- Brazil M.A. 1991. *The Birds of Japan*. Christopher Helm, London.
- Bretagnolle V. & F. Genevois 1977. Geographic variation in the call of the Blue Petrel (*Halobaena caerulea*): effects of sex and geographical scale. *Condor* 99: 985-989.
- Cosens S.E. 1981. Development of vocalizations in the American coot. *Canadian Journal of Zoology* 59: 1921-1928.
- Cramp S. & K.E.L. Simmons (eds) 1980. *The Birds of Western Palearctic*, Vol. 2. Oxford University Press, Oxford.
- de Kroon G.H.J. 1982. *De Waterral*. Kosmos, Amsterdam.
- de Kroon G.H.J. 1991. A comparative study of the subspecies of *Rallus aquaticus* (Linnaeus, 1758). *Beiträge zur Vogelkunde* 37: 260-278.
- de Kroon G.H.J. 1993. A supplement to: A comparative study of the subspecies of *Rallus aquaticus* (Linnaeus, 1758). *Beiträge zur Vogelkunde* 39: 155-158.
- de Kroon G.H.J. 1995. Report about Water Rail *Rallus aquaticus* study 1993 in East-Kazakhstan. *The Zoological Journal of Kazakhstan, Selevinia* 1: 49-55.
- de Kroon G.H.J. 2000. Are rails of the putative subspecies *Rallus aquaticus korejewi* (Zarudny 1905) proportionally larger (bigger) than rails of the nominate *Rallus aquaticus aquaticus* (Linnaeus, 1758)? Renewed comparative study. *The Zoological Journal of Kazakhstan, Selevinia* 1: 59-66.
- de Kroon G.H.J. & M.H.J. Mommers 2004. Herkent een Europese Waterral *Rallus aquaticus aquaticus* een roep van de Japanse ral (*R. a. indicus*)? *Het Vogeljaar* 52: 118-122.
- de Kroon G.H.J. & M.H.J. Mommers 2005. Biology and breeding ecology of the East Asiatic Water Rail on Shunkunitai Island, Hokkaido, Japan. *Journal of the Yamashina Institute for Ornithology* 37: 30-42.
- de Kroon G.H.J. & M.H.J. Mommers 2006. Nogmaals: Herkent een Europese Waterral *Rallus aquaticus aquaticus* een roep van de Japanse ral *R. a. indicus*? *Het Vogeljaar* 54: 22-24.
- de Kort S.R., P.M. den Hartog & C. ten Cate 2002. Vocal signals, isolation and hybridization in the vinaceous dove (*Streptopelia vinacea*) and the ring-necked dove (*S. capicola*). *Behavioural Ecology and Sociobiology* 51: 378-385.
- Dementiev G.P., N.A. Gladkov, E.S. Ptushenko, E.P. Spangenberg & A.M. Sudilovskaya 1969. *Birds of the Soviet Union*, Vol. 3. Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem.
- Ellers J. & H. Slabbekoorn 2003. Song divergence and male dispersal among bird populations: A spatially explicit model testing the role of vocal learning. *Animal Behaviour* 65: 671-681.
- Feindt P. 1948. Zur Vorkommen der Wasserralle *Rallus aquaticus* bei Hildesheim. *Beiträge zur Naturkunde Niedersachsens* 4: 8-9.
- Glutz von Blotzheim U.R., K.M. Bauer & E. Bezzel 1973. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, Band 5. Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt am Main.
- Goldstein R.B. 1978. Geographic variation in Hoy call of Bobwhite *Colinus virginianus*. *Auk* 95: 85-94.
- Harrison C.J.O. 1969. Some comparative notes on the Peaceful and Zebra Doves (*Geopelia striata* ssp.) with reference to their taxonomic status. *Emu* 69: 67-71.
- Irwin D.E., S. Bensc, & T.D. Price 2001. Speciation in a ring. *Nature* 409: 333-337.
- Kabaya T. & M. Matsuda 1996. *The Songs and calls of 333 birds of Japan*. Shogakukan, Tokyo (In het Japans).
- Kiyosu Y. 1961. *The Birds of Japan*, Vol. 2. Kodansha, Tokyo (In het Japans).
- Kroodsmas D. 2004. The diversity and plasticity of birdsong. In: P. Marler & H. Slabbekoorn (eds), *Nature's music, the science of bird song*, p. 108-131. Elsevier/Academic Press, San Diego.
- Liebers D., P. de Knijff & A.J. Helbig 2004. The herring gull complex is not a ring species. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 271: 893-901.
- Martens J. 1975. Akustische Differenzierung verwandtschaftlicher Beziehungen in der *Parus (periparus)* - Gruppe nach Untersuchungen im Nepal-Himalaja. *Journal of Ornithology* 116: 369-433.
- Matessi G., A. Pilastro & G. Marin 2000. Variation in quantitative properties of song among European populations of Reed Bunting (*Emberiza schoeniclus*) with respect to bill morphology. *Canadian Journal of Zoology* 78: 428-437.
- McCracken K.G. & F.H. Sheldon 1997. Avian vocalizations and phylogenetic signal. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94: 3833-3836.
- Mundinger P.C. 1982. Microgeographic and macrogeographic variation in the acquired vocalizations of birds. In: D.E. Kroodsmas & E.H. Miller (eds.), *Acoustic Communication in Birds*, Vol. 2, p. 147-208.

- Academic Press, New York.
- Niethammer, G. 1942. Handbuch der Deutsche Vogelkunde, Band 3. Leipzig.
- Nottebohm F. & M.E. Nottebohm 1971. Vocalizations and breeding behaviour of surgically deafened ring doves (*Streptopelia risoria*). *Animal Behaviour* 19: 313-327.
- Packert M., J. Martens, S. Eck, A.A. Nazarenko, O.P. Valchuk, B. Petri & M. Veith 2005. The Great Tit (*Parus major*) - a misclassified ring species. *Biological Journal of the Linnaean Society* 86: 153-174.
- Palestrini C. & A. Rolando 1996. Differential calls by Carrion and Hooded Crows (*Corvus corone corone* and *C. c. cornix*) in the Alpine hybrid zone. *Bird Study* 43: 364-370.
- Panov Y.N., V.I. Grabovsky & L.Y. Zykhova 1991. Biology of nesting, behaviour, and taxonomy of *Larus cacininnans*. 3. Specificity of Communicative signals. *Zoologicheskyy Zhurnal* 70: 73-89.
- Peake T.M. & P.K. McGregor 1999. Geographical variation in the vocalization of the corncrake *Crex crex*. *Ethology, Ecology and Evolution* 11:123-137.
- Percy W. 1951. Three studies in bird character: bitterns, herons and water rails. *Country Life*, London.
- Podos J. & S. Nowicki 2004. Performance limits on birdsong. *In*: P. Marler & H. Slabbekoorn (eds), *Nature's music, the science of bird song*, p. 318-342. Elsevier/Academic Press, San Diego.
- Polak M. 2005. Temporal pattern of vocal activity of the Water Rail *Rallus aquaticus* and the Little Crake *Porzana parva* in the breeding season. *Acta Ornithologica* 40: 22.
- Slater P.J.B. 1989. Bird song learning: causes and consequences. *Ethology, Ecology & Evolution* 1: 19- 46.
- Slabbekoorn H., S. de Kort & C. ten Cate 1999. Comparative analysis of perch-coo vocalizations in *Streptopelia* doves. *Auk* 116: 737-748.
- Slabbekoorn H. & S. Collins 2004. What do hybrid birds sound like? *In*: P. Marler & H. Slabbekoorn (eds), *Nature's music, the science of bird song*, p. 307. Elsevier/Academic Press, San Diego.
- Stiefel A. & W. Berg 1975. Geschlechtsunterschiede in einigen Rufen der Wasserralle. *Beiträge zur Vogelkunde* 21: 330-339.
- Taka-Tsukasa N. 1967. The Birds of Nippon. Maruzen, Tokyo.
- Thielcke G. 1968. Gemeinsames der Gattung *Parus*. Ein bioakustischer Beitrag zur Systematik. Beihefte der Vogelwelt 1, Verhalten und Lautäußerungen.

Gerard de Kroon en Maria Mommers, Havendijk 56, 4201 XB Gorinchem; ghjdekroon.rallus@wolmail.nl

Hans Slabbekoorn, Instituut voor Biologie Leiden, Universiteit Leiden, Kaiserstraat 63, 2311 GP Leiden

Vocal variation in the Water Rail *Rallus aquaticus*: a comparison between two subspecies

Water Rails are often highly vocal and the European subspecies (*R. a. aquaticus*) is famous for its advertisement call reminiscent of a squealing pig. These calls are likely to be important in defending territories and attracting mates in the dense vegetation of their marsh habitat. Species-specific acoustic features are critical for these functions, but little is known about acoustic variation within and between different subspecies of the Water Rail. There are four subspecies of which *R. a. aquaticus* in Europe, northern Africa, and western Asia, and *R. a. indicus* in eastern Asia are the most wide-spread (fig. 1). We have analysed a replicated set of sound recordings of both subspecies, obtained in the Netherlands and in Japan. Calls of different individuals revealed considerable variation, while repeated recordings of the same individual showed a highly stereotypic call structure. For *aquaticus* we recorded two call types: a relatively long and complex call (the pig squeal), and a short and simple call, both repeated in series. For *indicus* we only record-

ed calls of the complex type, which were clearly distinct from those of its European counterpart (non pig-like). All call types start with a low-pitched growl, soon followed by a coinciding, higher-pitched component, gradually and sometimes abruptly modulated in frequency, especially in the complex call (fig. 2). The complex call of *indicus* has a lower-pitched growl and a distinctly shorter duration. The simple call of *aquaticus* is shorter and discretely different in structure from the complex call of both subspecies (figs 3-5). Lack of response of *aquaticus* to complex calls of *indicus* in pilot playback experiments suggests biological significance for these differences. More research is needed on geographic variation in call structure across the species' Eurasian distribution (mainly the subspecies '*Korejewi*' in Central Asia), and on genetic differences. Furthermore we need well-replicated playback experiments to assess whether acoustic differences between subspecies indeed reveal a lack of response to other subspecies' calls.