

Geluidsproductie bij vogels

Sound production in birds

C. Casteleyn, A. Michiels, P. Simoens, W. Van den Broeck

Vakgroep Morfologie, Faculteit Diergeneeskunde, Universiteit Gent,
Salisburylaan 133, B-9820 Merelbeke, Belgium

christophe.casteleyn@ugent.be

SAMENVATTING

Bij de geluidsproductie van vogels speelt de *syrinx* een essentiële rol. De belangrijkste syringeale structuren zijn de *labia* en de *membrana tympaniformis lateralis* die geluid produceren door te vibreren tijdens expiratie. Door de onafhankelijke innervatie van de linker- en rechterzijde van de *syrinx* bezit deze als het ware twee geluidsbronnen, die ofwel gelijktijdig gebruikt worden, ofwel elk apart waarbij de ene kan fungeren als geluidsbron en de andere als luchtinlaat. De vogelzang wordt door een aantal hersencentra gegenereerd via een feilloze synchronisatie van de ademhaling en de spieren van de bovenste luchtwegen, de trachea en de *syrinx*. Hormonen spelen ook een rol door een seizoengebonden invloed uit te oefenen op de grootte van de zangcentra. Het verwerven van de zang gebeurt gefaseerd. In een eerste, sensorische, fase leert de juveniele vogel het soortspecifieke lied aan. In de daaropvolgende sensorimotorische fase perfectioneert de jonge vogel zijn lied via auditieve feedback.

ABSTRACT

The *syrinx* plays an important role in the sound production of birds. Its most important structures are the *labia* and the lateral tympaniform membranes that produce sound by vibrating during expiration. Since the left and right sides of the *syrinx* are innervated independently from each other, two sound sources are present which can act either simultaneously or separately with one side acting as sound source and the other side as air inlet. The bird's song is generated in specific neural brain centres via a seamless synchronization of the respiration and the muscles of the upper respiratory tract, the trachea and the *syrinx*. Hormones also play a role by influencing the volume of the brain centres in relation to the season. The acquisition of the bird's song starts with a sensory phase in which the juvenile bird learns the species specific song, and is followed by a sensorimotor phase during which the young bird fine-tunes its song via auditory feedback.

INLEIDING

Zoogdieren produceren voornamelijk geluid met de stembanden die beiderzijds aanwezig zijn in de *larynx*. Hoewel ook vogels een *larynx* bezitten, is het eigenlijke geluidsproducerende orgaan bij deze dieren de *syrinx*. Sommige species produceren geluid met de snavel. Verschillende spechten (*Picidae*) bijvoorbeeld roffelen op boomstammen en ooievaars (*Ciconiidae*) kleppen met de bek. Andere vogelsoorten, zoals de bonte manakin (*Manacus manacus*) en de watersnip (*Gallinago gallinago*), brengen geluid voort door middel van hun veren (Vuilleumier, 2002). Doordat lucht-turbulenties rondom de staartveren van de watersnip een typisch mekkerend geluid voortbrengen tijdens de baltsvlucht, wordt dit species in de volksmond hemelgeit of weerlam genoemd. Bij sommige leden van de *Ratites* (loopvogels) is de *syrinx* afwezig, waardoor zij niet in staat zijn te vocaliseren.

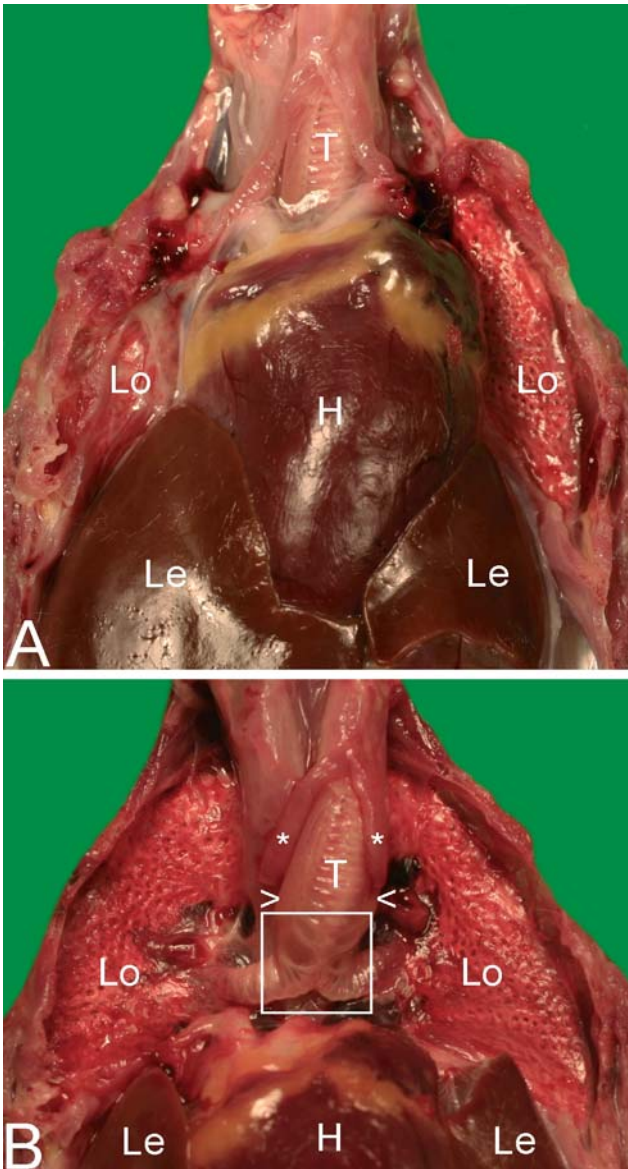
In dit tweede deel van het thema ademhaling bij vogels wordt eerst de anatomie van de *syrinx* besproken

om meer inzicht te verkrijgen in zijn functie. Ook de syringeale spieren worden beschreven omdat ze een belangrijke invloed uitoefenen op de geluidsproductie. Verder wordt de centrale regulatie van de zang uitgediept, waarna wordt ingegaan op de eigenlijke geluidsproductie. Als laatste wordt de ontwikkeling van de zang bij juveniele vogels besproken.

ANATOMIE VAN DE SYRINX

Definitie

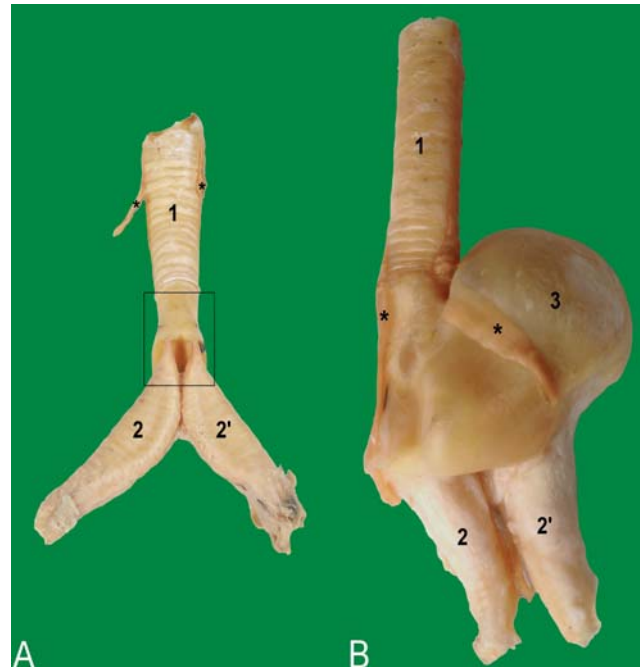
De *syrinx* is bij de meeste vogels het orgaan dat in staat is voor de vocalisatie. Het is gelegen op de overgang van de trachea naar de primaire bronchiën. Dit orgaan bevindt zich intrathoracaal aan de hartbasis ter hoogte van de eerste en tweede rugwervel (Suthers *et al.*, 1999; Larsen en Goller, 2002; Çevik-Demirkan *et al.*, 2007) en wordt omsloten door de clavculaire luchtzak (Vollmerhaus en Sinowatz, 1992) (Figuur 1 en 2).



Figuur 1. De syrinx bevindt zich intrathoracaal ter hoogte van de eerste en tweede thoracale wervel. Op een ventraal aanzicht wordt hij door de hartbasis bedekt (A). Na retractie van het hart wordt de syrinx (kader), die gelegen is aan de bifurcatie van de trachea, zichtbaar (B). (T = trachea, H = hart, Lo = long, Le = lever, asterisks = *mm. sternotracheales*, pijlpunten = *mm. tracheolaterales*)

Etymologie van het woord 'syrinx'

De algemene betekenis van het Griekse woord *syrinx* is buis of pijp. Dit woord is ontsproten aan de Griekse mythologie. Syrinx was een wondermooie bosnimf die dol was op de jacht. Op een dag, toen ze van de jacht terugkwam, werd ze opgemerkt door de aartslelijke sater Pan, de god van de herders. Op slag werd Pan op Syrinx verliefd en zat haar begerig achterna. De trotse nimf geraakte echter door de afschuwelijke verschijning van Pan in paniek en probeerde hem van zich af te schudden. Na een helse achtervolging strandde Syrinx aan de oevers van de Ladonrivier waar ze niet overheen kon. Wanhopig richtte ze zich tot de goden van de rivier die haar, toen Pan haar in



Figuur 2. Ventrale aanzichten van de syrinx (kader) van de kip (A) en de woerd (B). (1 = trachea, 2 en 2' = beiderzijdse hoofdbronchiën, 3 = *bulla syringealis*, asterisks = beiderzijdse *m. sternotrachealis*)

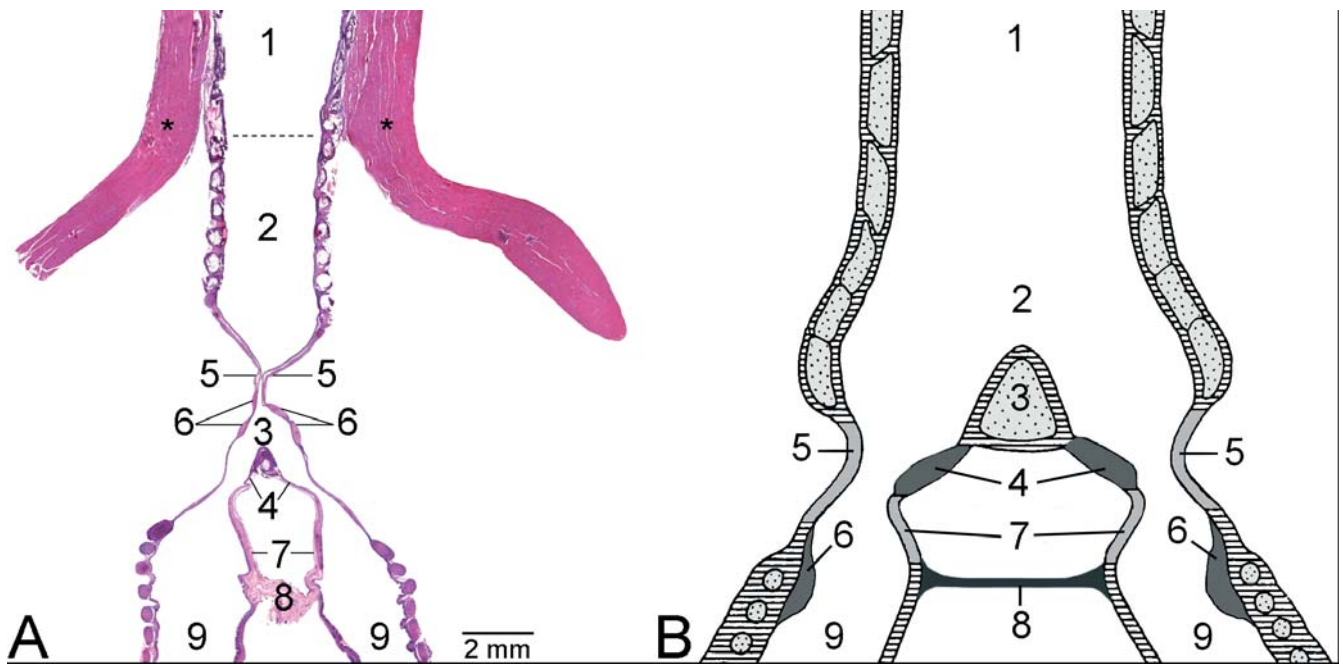
zijn armen sloot, veranderden in riet. Pan omhelsde nu enkel een bundel riet en zuchtte het uit. Ontroerd door de mooie tonen die hierdoor ontstonden plukte Pan de rietstengels en bundelde ze tot de panfluit die hij naar zijn geliefde Syrinx noemde.

Afhankelijk van zijn samenstellende elementen onderscheidt men de tracheobronchiale, de tracheale en de bronchiale *syrinx* (King, 1979). De overgrote meerderheid van de vogels, o.a. de duif (*Columba livia*), de kip (*Gallus gallus*) en de kalkoen (*Meleagris gallopavo*), bezit een tracheobronchiale *syrinx* (Yildiz *et al.*, 2003; Suthers en Zollinger, 2004). Bij de tracheale *syrinx* van de *Passeriformes* (zangvogels) vindt er enkel een modificatie van de tracheale ringen plaats. Bij het bronchiale type, dat oa. bij de koekoek (*Cuculus canorus*) voorkomt, vindt er enkel een modificatie plaats van de primaire bronchiën (King, 1979).

(Kraak)beenderige structuren (Figuur 3)

De *syrinx* wordt ondersteund door een aantal kraakbeenringen (*cartilagines syringeales*) die aansluiten op de eigenlijke tracheale kraakbeenringen (*cartilagines tracheales*) en zich net craniaal van de tracheabifurcatie bevinden (King en McLelland, 1975).

De voorste van deze syringeale kraakbeenringen zijn de *cartilagines tracheales syringis* die vaak dicht opeengestapeld zijn en een stugge cilindrische structuur vormen, het *tympanum* (King, 1979). Ze zijn volledig cirkelvormig, net zoals de eigenlijke tracheale kraakbeenringen. Het aantal van deze kraakbeenringen varieert enorm naargelang de soort (acht bij de kip, 78 bij sommige leden der ooievaarachtigen) (King,



Figuur 3. A. Histologisch beeld van een overlangse doorsnede doorheen de *syrinx* van een hen. B. Schematische voorstelling van de *syrinx* van een merel (*Turdus merula*) aangepast naar King (1979) en Vollmerhaus en Sinowatz (1992). (1 = trachea, 2 = *tympanum*, 3 = *pessulus*, 4 = *labia medialis*, 5 = *membranae tympaniformes laterales*, 6 = *labia lateralia*, 7 = *membranae tympaniformes mediales*, 8 = *ligamentum interbronchiale*, 9 = hoofdbronchiën, asterisks = *mm. sternotracheales*)

1979). Ze kunnen bij een aantal species, zoals de kip, de zilvermeeuw (*Larus argentatus*) en de zangvogels verbenen (Vollmerhaus en Sinowatz (1992).

De *cartilagine bronchiales syringis* sluiten caudaal aan op het *tympanum* en vormen de basis van het opgesplitste deel van de tracheobronchiale en bronchiale *syrinx* (King en McLelland, 1975). Deze kraakbeenringen zijn dus meestal gepaard (King, 1979). Ze zijn over het algemeen niet volledig cirkel-, maar C-vormig (King, 1979; Çevik-Demirkan *et al.*, 2007). De vrije uiteinden geven steun aan de *membrana tympaniformis medialis* (King, 1979). Het eerste paar *cartilagine bronchiales syringis* is verbonden met de driehoekige kraakbeenderige *pessulus* die de luchtweg doormidden kliëft (King en McLelland 1975; King, 1979; Çevik-Demirkan *et al.*, 2007).

De *bulla syringealis* of *bulla tympanica* is een plaatselijke verwijding van de *syrinx* bij sommige species. Dit resonantieorgaan verhoogt het volume van het geproduceerde geluid (Vollmerhaus en Sinowatz, 1992). In het meest typische geval, zoals bijvoorbeeld bij de woerd (*Anas platyrhynchos*), is het een opvallende verwijding aan de linkerzijde van de *syrinx*, die gedeeltelijk of volledig beenderig is (Figuur 2) (King en McLelland, 1975; Vollmerhaus en Sinowatz, 1992).

Ligamenten (Figuur 3)

Bij vogels komen er in de trachea, net zoals bij zoogdieren, *ligamenta anularia* voor die de opeenvolgende kraakbeenringen met elkaar verbinden (Vollmerhaus en Sinowatz, 1992; Yildiz *et al.*, 2003). Tussen de primaire linker- en rechterbronchiën is een bindweefselige verbinding (*ligamentum inter-*

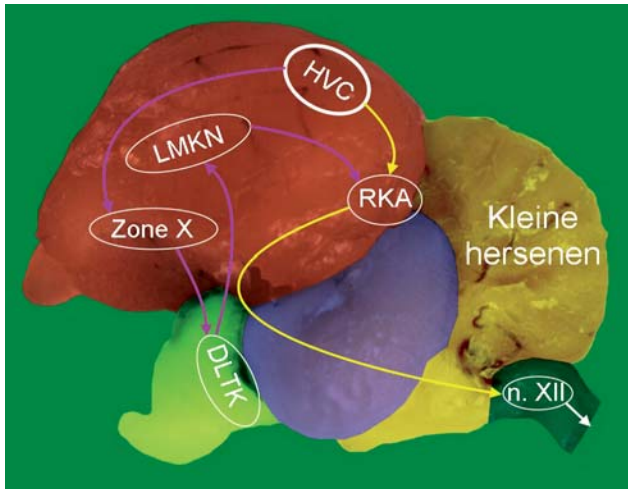
bronchiale) die door King (1979) *bronchidesmus* genoemd wordt. De ruimte gevormd tussen de tracheabifurcatie en het *ligamentum interbronchiale* wordt het *foramen interbronchiale* genoemd (King, 1979).

Membranen (Figuur 3)

De *membrana tympaniformis lateralis* is een membraan in de laterale wand van de *syrinx*, ter hoogte van de tracheobronchiale junctie (Fitzgerald, 1969). Ofwel strekt de *syrinx* zich beiderzijds uit van het *tympanum* tot de eerste bronchiale ringen, zoals bij de kip en de duif (Vollmerhaus en Sinowatz, 1992; Yildiz *et al.*, 2003; Gaban-Lima en Höfling, 2006; Pierko, 2007), ofwel is hij samengesteld uit verschillende kleine membraantjes die zich tussen de *cartilagine bronchiales syringis* bevinden, zoals bij de meeste vogelspecies, ofwel ontbreekt ze, zoals bij de eend en wellicht ook de meeste zangvogels (King, 1979). Bij het tracheale *syrinx*type is de membraan gemodificeerd en wordt de *membrana trachealis* genoemd (King, 1979).

De *membrana tympaniformis medialis* strekt zich beiderzijds uit van de *pessulus* tot het mediale deel van de primaire bronchiën. Zij verbindt en bedekt de onderbrekingen in de C-vormige bronchiale kraakbeenringen (Yildiz *et al.*, 2003, Kabak *et al.*, 2007).

De *labia* zijn gepaarde elastische banden die voorkomen aan de laterale en mediale binnenzijde van het craniale deel van de hoofdbronchiën (King, 1979, Suthers en Zollinger, 2004, Çevik-Demirkan *et al.*, 2007). Recentelijk werd ontdekt dat deze banden vaak de voornaamste bron van de geluidsproductie zijn (Frank *et al.*, 2006). *Labia* zijn echter niet altijd aanwezig, zoals bijvoorbeeld bij de zilvermeeuw en de



Figuur 4. Schematische weergave van de hersencentra die instaan voor de regulatie van de geluidsproductie. Deze centra vormen samen het zangstelsel waarbij het hoge vocalisatiecentrum (HVC) het belangrijkste centrum is. Het zangstelsel bestaat uit een zenuwbaan die enkel belangrijk is voor het leerproces van de zang (paarse pijlen) en een zenuwbaan die instaat voor het zowel het aanleren als de productie van het lied (gele pijlen). (rood = *telencephalon*, lichtgroen = *diencephalon*, paars = *mesencephalon*, geel = *metencephalon*, donkergroen = *myelencephalon*, LMKN = laterale magnocellulaire kern van het *nidopallium*, RKA = robuuste kern van het *arcopallium*, zone X = onbenoemde zone, DLTK = dorsolaterale thalamuskern, n. XII = kern van de *n. hypoglossus*) (Figuur deels gebaseerd op Nottebohm, 2005).

arendbuizerd (*Buteo rufinus*) (King, 1979; Kabak *et al.*, 2007).

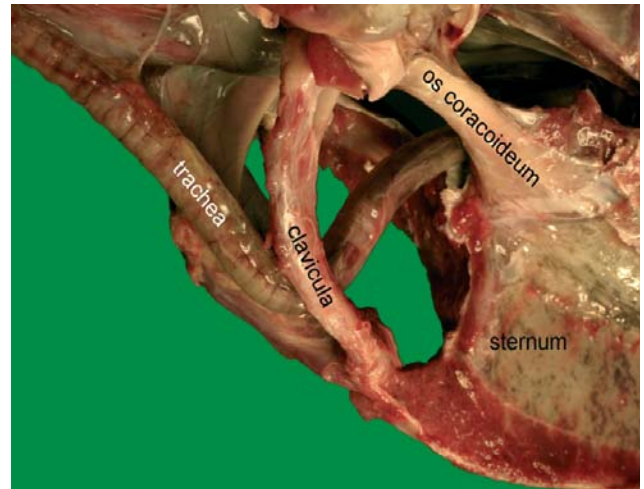
Naast deze belangrijke membranen worden bij enkele soorten nog andere minder belangrijke membranen gezien. Bij de kwartel (*Coturnix coturnix*) puilt de syringeale mucosa die zich op de *pessulus* bevindt uit in de richting van het trachealumen waardoor een *membrana semilunaris* wordt gevormd (Fitzgerald, 1969; Frank *et al.*, 2006). De vermeende geluidsproducerende functie van deze structuur (Ede, 1968) werd recentelijk weerlegd (Frank *et al.*, 2006).

De *membrana tracheosyringalis* is een gepaarde membraan die voorkomt bij de papegaaiaachtigen (*Psittaciformes*). Ze bevindt zich aan de binnenzijde van de luchtpijp wand en hecht vast aan het *tympanum* en de eerste bronchiale kraakbeenringen (Gaban-Lima en Höfling, 2006).

De *valvula syringealis*, die enkel gevonden wordt bij duikeenden (*Aythya*), is een caudaal georiënteerde klep die vanaf de laterale wand van de rechterhoofdbronche uitpuilt in het lumen. Samen met de mediale tympaniforme membranen kan de *valvula syringealis* beide hoofdbronchiën tijdens het duiken afsluiten (Frank *et al.*, 2006).

Musculatuur

In de hieronderstaande beschrijving van de musculatuur die een rol speelt bij de geluidsproductie wordt



Figuur 5. Linkeraanzicht van de borstingang van een gans waarbij de elongatie van de trachea in de vorm van een ventraalwaartse lus duidelijk te zien is.

de nomenclatuur volgens de *Nomina Anatomica Avium* (King, 1979) gehanteerd. In de literatuur treft men echter veel alternatieve namen aan en sommige worden zelfs gebruikt om meerdere spieren aan te duiden (George en Berger, 1966; King, 1979). Niettegenstaande de complexiteit kunnen er toch twee duidelijke spiergroepen onderscheiden worden, namelijk de *mm. tracheales* en de *mm. syringeales*.

De *mm. tracheales* omvatten de *m. tracheolateralis*, *m. sternotrachealis*, *m. cleidotrachealis* en *m. sternohyoideus*. Deze laatste is weinig belangrijk. De aanwezigheid van alle tracheale spieren is echter eerder uitzonderlijk. Bij de meeste niet-zangvogels komt enkel de *m. tracheolateralis* voor, terwijl sommige vogelsoorten (loopvogels, ooievaars, gieren (*Cathartidae*) en enkele hoenderachtigen (*Galliformes*)) zelfs helemaal geen tracheale spieren bezitten (King, 1979; Brackenbury, 1980; Gaunt, 1983; Yildiz *et al.*, 2003; Frank *et al.*, 2006; Çevik-Demirkan *et al.*, 2007). De kip en de duif hebben zowel de *m. sternotrachealis* als de *m. tracheolateralis* (Brackenbury, 1980; Vollmerhaus en Sinowatz, 1992) (Figuur 1B).

Sommige groepen vogels (zangvogels, papegaaiaachtigen en de vetvogel (*Steatornis caripensis*)) bezitten naast *mm. tracheales* ook *mm. syringeales*. Deze spieren zijn kort en niet altijd duidelijk van elkaar afgeijnd. Het betreft de *mm. tracheobronchialis dorsalis*, *ventralis et brevis* en de *mm. syringealis dorsalis et ventralis* (King en McLelland, 1975; King, 1979; Sherwood *et al.*, 2004; Gaban-Lima en Höfling, 2006).

Naast de hierboven beschreven spieren spelen ook de kaak- en tongspieren een rol in de geluidsproductie door respectievelijk het vergroten of verkleinen van de mondholte en het bewegen van de tong (Wild, 2004). De ademhalingspijpen, zoals de inspiratoire *m. scalenus* en *m. levator costae* en de expiratoire *m. transversus abdominis* en *m. obliquus externus abdominis*, oefenen onrechtstreeks een invloed uit op de geluidsproductie (Suthers en Zollinger, 2004).

Seksueel dimorfisme

Seksueel dimorfisme met betrekking tot de vorm van de *syrinx* is waargenomen bij de zangvogels en de gansachtigen (*Anseriformes*). Mannelijke vogels zijn daardoor in staat om met hun stemgeluid vrouwtjes te lokken en hun territorium te verdedigen (Pierko, 2007). Het mooiste voorbeeld is de grote *syrinx* van de woerd, die niet alleen een *bulla syringealis* bezit, maar ook een dikke *membrana tympaniformis medialis* (Frank *et al.*, 2006; Pierko, 2007) (Figuur 2B). Mannelijke zebra-vinken (*Taeniopygia guttata*) hebben dan weer een grotere *syrinx* met duidelijk langere vezels in de syringeale spieren, waardoor alleen zij, en niet de vrouwtjes, in staat zijn om te zingen (Veney en Wade, 2004). Waarschijnlijk ontstaat dit seksueel dimorfisme onder invloed van steroïdhormonen (Takahashi en Noumura, 1987; Veney en Wade, 2004). Het doet zich echter niet bij alle vogelsoorten voor (Pierko, 2007).

CENTRALE REGULATIE VAN DE GELUIDSPRODUCTIE

Het aanleren en de productie van het lied wordt gereguleerd door een aantal hersencentra in het *telencephalon* waarbij het hoge vocalisatiecentrum primeert (Nottebohm, 2005; Roberts *et al.*, 2008) (Figuur 4). Dit zogenaamde zangstelsel, dat bij zangvogels en papegaaien goed ontwikkeld is, bezit twee zenuwbannen (Nottebohm, 2005). Het eerste is enkel belangrijk voor het leerproces van de zang (Dubbeldam, 2000). Het tweede speelt ook een rol in het leerproces, maar is in hoofdzaak verantwoordelijk voor het behoud van het lied. Deze zenuwbaan bevat een hersencentrum dat de motorische patronen genereert die de activiteit van vele spiergroepen, zoals de kaak- en tongspieren, de *syrinx*-spieren en de spieren van het ademhalingsstelsel, synchroniseren (Dubbeldam, 2000; Suthers en Margoliash, 2002). Het zangstelsel ontvangt eveneens auditieve input en er is ook een component die de ademhaling tijdens de zang controleert (Brainard en Doupe, 2000; Farries, 2006).

De *nucleus n. hypoglossi* vormt een heel belangrijke schakel in de centrale regulatie van de geluidsproductie. Van hieruit vertrekken axonen die via de *n. hypoglossus* de spieren van de *syrinx* innervieren. De *larynx*, die in staat is het geproduceerde geluid te modificeren, wordt geïnnerveerd door de *n. glossopharyngeus* (Wild, 1997, 2004).

FYSIOLOGIE VAN DE GELUIDSPRODUCTIE

Inleiding

Het vocale repertoire van vogels varieert van eenvoudige klanken tot uitgebreide liedzang. De vogelzang heeft verschillende functies waaronder de verdediging van het territorium en het lokken van een partner. Hij heeft ook een invloed op de voortplan-

tingscyclus (Marler en Hamilton, 1966; Gorissen en Eens, 2005). De vogelzang is niet enkel een eigenschap van de mannetjes (Marler en Hamilton, 1966). Het stemgeluid van vrouwtjes heeft een functie in de verdediging van het territorium en in de socialisatie van nakomelingen en de herkenning van familieleden (Gorissen en Eens, 2005). Bij sommige vogelsoorten is de zang gereduceerd tot eenvoudige geluiden of geroep (Marler en Hamilton, 1966).

Hypothesen betreffende het mechanisme van de geluidsproductie

Er bestaan een aantal modellen die de geluidsproductie van vogels pogen te verklaren. In het klassieke model fungeren de vibrerende *membranae tympaniformes mediales* als geluidsbron (Goller en Larsen, 2002). Initieel zijn deze volledig ontspannen. Tijdens expiratie passeert de uitgedemde lucht doorheen de *syrinx* waarbij de laterale *labia* een nauwe doorgang creëren (Gaunt, 1983). Door de ontstane bernouillikrachten en door de elasticiteit van de *membranae tympaniformes mediales* ondergaan deze een cyclische vibratie (Ballintijn en Ten Cate, 1998). De toonhoogte van het ontstane geluid wordt bepaald door de spanning van de membranen, het volume door de amplitude van de trilling (Gaunt, 1983).

In strijd met de voorgaande hypothese is de bevinding dat vogels nog steeds geluid kunnen produceren indien hun *membranae tympaniformes mediales* chirurgisch doorgesneden worden (Goller en Larsen, 1997b). Het geluid heeft dan een lagere intensiteit en de klanken kunnen veranderen (Goller en Larsen, 1997b; 2002). Endoscopisch onderzoek heeft vervolgens geleid tot de labiale hypothese of het puls-toon model, dat wellicht voor heel wat zangvogelsoorten geldt (Goller en Larsen, 1997a; Suthers en Zollinger, 2004). Voorafgaand aan de geluidsproductie wordt de *syrinx* naar craniaal verplaatst en uitgerekt. Dit heeft een uitrekking van de bronchiën en daardoor ook van de *membranae tympaniformes mediales* tot gevolg (Goller en Larsen, 2002). De tijdens expiratie ontstane bernouillikrachten werken in hetzij op de *labia*, hetzij op de *membranae tympaniformes laterales*, waardoor deze structuren naar het lumen van de bronchiën bewegen (Goller en Larsen 1997a, 2002; Larsen en Goller, 2002). Bij het vibreren van de *labia* wordt geluid geproduceerd. Door hun elasticiteit ontstaat er een zelfoscillerend systeem dat zijn eigen beweging onderhoudt (Goller en Larsen, 2002).

Een alternatieve hypothese is het fluit-model dat gebaseerd is op aërodynamische principes en de "zuivere toon vocalisatie" bij de Turkse tortel (*Streptopelia decaocto*) tracht te verklaren (Ballintijn en Ten Cate, 1998; Goller en Larsen, 2002). Wanneer lucht aan hoge snelheid door een nauwe doorgang (namelijk de syringeale opening) wordt geperst, ontstaan er wervelingen in de luchtstroom die, net zoals bij een blokfluit, als geluidsbron fungeren (Gaunt, 1983; Ballintijn en Ten Cate, 1998). Recente

studies hebben dit model echter weerlegd omdat de tracheale en syringeale spieren in de geluidsproductie van de (lach)duif (*Streptopelia risoria*) van doorslaggevend belang blijken te zijn (zie hieronder) (Elemans *et al.*, 2004, 2006).

Invloed van de musculatuur

De *mm. tracheolaterales* brengen de *syrix* in een geluidsproducerende positie (Goller en Larsen, 1997a; Larsen en Goller, 2002). Bij de zangvogels bewegen de *m. syringealis dorsalis* en de *m. tracheobronchialis dorsalis* de mediale en laterale *labia* naar het syringeale lumen toe, waardoor het nauwer wordt (Elemans *et al.*, 2006). Dit is belangrijk voor de timing van de vocalisatie binnen de juiste fase van de respiratiecyclus (Larsen en Goller, 2002; Suthers en Zollinger, 2004). De *m. tracheobronchialis ventralis* heeft een tegengestelde werking (Larsen en Goller, 2002). Het laterale deel van de *m. syringealis ventralis* beïnvloedt vooral de spanning van de *labia* waardoor ze de frequentie moduleert (Suthers en Zollinger, 2004). De *m. sternotrachealis* tenslotte stabiliseert de *syrix* (Goller en Suthers, 1996).

Bij de niet-zangvogels hebben de *m. tracheolateralis* en de *m. sternotrachealis* een tegengesteld effect. De eerste spier zorgt op een indirecte manier voor de abductie van de laterale tympaniforme membraan door de *syrix* in caudale richting te bewegen, terwijl de tweede de membraan direct adduceert (Suthers en Zollinger, 2004; Elemans *et al.*, 2006).

Tijdens het koeren van de Turkse tortel worden de *membranae tympaniformes laterales* aan een frequentie van 24 Hz in en uit het syringeale lumen gead- en -abduceert (Elemans *et al.*, 2004, 2006).

Invloed van de respiratie

Behoudens enkele uitzonderingen doet de zang zich tijdens expiratie voor (Suthers *et al.*, 1999; Suthers en Zollinger, 2004). De expiratoire spieren genereren een specifiek luchtstroom- en drukpatroon dat steeds bilateraal in de *syrix* ontstaat, zelfs wanneer de geluidsproductie enkel unilateraal is (Suthers en Zollinger, 2004).

De meeste zangvogels voeren, tussen de klinkers (= elementen van het lied) door, een uiterst korte inspiratiebeweging uit (Suthers *et al.*, 1999; Suthers en Zollinger, 2004). Hoe langer de klinkers, hoe langer de duur van deze inspiratie (Suthers en Zollinger, 2004). Voor de productie van een hoog aantal klinkers ("roller" of "triller" genoemd) zoals bij kanaries (*Serinus*) wordt een pulserende ademhaling aangewend. Tijdens de roller is er een blijvende druk in de *syrix* waarbij geluid wordt verkregen door het herhaaldelijk openen en sluiten van één zijde van de *syrix*, zodat er luchtstoten doorheen kunnen passeren die elk geassocieerd zijn met één klinker (Suthers *et al.*, 1999).

Lateralisatie van de geluidsproductie

Zangvogels bezitten twee onafhankelijk gereguleerde geluidsbronnen, doordat de motoriek van beide helften van de *syrix* onder controle staat van de ipsilaterale *nucleus n. hypoglossi* (Suthers *et al.*, 1999; Wild *et al.*, 2000). Beide geluidsbronnen kunnen onafhankelijk van of simultaan met elkaar functioneren (Suthers *et al.*, 1999). Sommige vogelspecies schakelen over van de ene naar de andere zijde of gebruiken beide zijden tegelijkertijd (Suthers, 2001). Bij andere is het vooral één zijde die het grootste deel van het lied produceert (Wild *et al.*, 2000; Suthers, 2001; Wade *et al.*, 2002). Wanneer bijvoorbeeld de linkerzijde van de *syrix* functioneert is de rechterzijde gesloten, maar na iedere klinker opent de rechterzijde voor een korte inspiratie. Dit systeem, dat gelijkt op het circulaire ademen bij het bespelen van de didgeridoo waarbij een ononderbroken luchtstroom de luchtwegen verlaat, heeft als voordeel dat de vogel langer aan één stuk kan doorzingen. Omdat de tonen geproduceerd in de rechterzijde van de *syrix* doorgaans hoger zijn, kan er ook een groter frequentiebereik gehaald worden (Suthers, 2001). Dit tweestemmenfenomeen is ook aanwezig bij niet-zangvogels, zoals de koningspinguïn (*Aptenodytes patagonicus*) en de keizerspinguïn (*Aptenodytes forsteri*), die hierdoor in staat zijn een speciale roep uit te brengen waardoor ze individueel herkend kunnen worden (Aubin *et al.*, 2000).

Invloed van de suprasyringeale structuren

De geluidsgolven die ter hoogte van de *syrix* worden geproduceerd, ondergaan op hun weg naar buiten een modificatie onder invloed van de trachea, de orofaryngeale-oesofagale ruimte, de tong en de snavel (Suthers *et al.*, 1999; Beckers *et al.*, 2004; Riede *et al.*, 2006). De luchtpijp dempt of versterkt sommige frequenties. Bij ganzen en zwanen (*Anserinae*), kraanvogels (*Gruidae*) en paradijsvogels (*Paradisaeidae*) vertoont de trachea lussen zodat loudere, lagere en verderdragende kreten geproduceerd kunnen worden (Clench, 1978; Frith, 1994; Ludders, 2001; Daley en Goller, 2004) (Figuur 5). De *larynx* en het tongbeen kunnen het volume van het begin van de slokdarm aanpassen (Riede *et al.*, 2006). Bij lage frequenties vormen de slokdarm en de *oropharynx* één grote ruimte, de orofaryngeale-oesophagale ruimte genoemd, waarvan het volume afneemt bij hogere frequenties (Suthers, 2006). De mate waarin de snavel geopend wordt tijdens het zingen is positief gecorreleerd met de frequentie (Suthers *et al.*, 1999). De tong is waarschijnlijk een weinig beïnvloedende structuur omdat ze niet erg beweeglijk is en dus niet geschikt is voor articulatie zoals bij de mens (Wild, 2004). Een uitzondering vormt de tong van papegaaiaachtigen, die amplitude- en frequentieveranderingen van het geluid kan veroorzaken, wat deels hun capaciteit om menselijke spraak na te bootsen verklaart (Beckers *et al.*, 2004).

Verder kan er tijdens de zang een pulserende be-

weging worden opgemerkt in de keelstreek. De betekenis hiervan is tot op heden nog niet bekend (Riede *et al.*, 2006).

Endocrinologie van de zang

Het zanggedrag van vogels is sterk seizoengebonden. De kwaliteit van het lied en de frequentie van het zingen zijn immers hoger in de lente en de zomer (Bremond, 1963; Dawson *et al.*, 2001; Ball *et al.*, 2004; Harding, 2004). Het zanggedrag van vogels staat in relatie met het broedseizoen waarin de mannetjes zingen om hun territorium te verdedigen en om vrouwtjes het hof te maken (Bremond, 1963; Dawson *et al.*, 2001; Ball *et al.*, 2004).

Naarmate de dagen langer worden, produceert het testikulaire weefsel van de mannetjes meer testosteron. Daardoor neemt het volume van de zangcontrolecentra in de hersenen toe (Bernard *et al.*, 1997; Dawson *et al.*, 2001; Ball *et al.*, 2004). Deze volumetoename berust niet alleen op het vergroten van de zenuwcellen, maar ook op het ontstaan van nieuwe neuronen (Beani *et al.*, 1995; Dawson *et al.*, 2001; Ball *et al.*, 2002). Testosteron kan ook inwerken op andere hersengebieden, zoals de mediale preoptische zone die een rol speelt in de seksuele motivatie (Ball *et al.*, 2002). Bij vrouwelijke vogels stimuleert oestrogeen de zangcontrolecentra in de hersenen, zij het in mindere mate (Ball *et al.*, 2002; Harding, 2004). De zang zelf beïnvloedt de groei van het hoge vocalisatiecentrum door het vrijstellen van een neurotrofische factor (Ball *et al.*, 2004).

Door testosteron, dat inwerkt op androgeenreceptoren, wordt ook de groei van de *syrinx* bij mannetjes beïnvloed (Beani *et al.*, 1995; Harding, 2004). Er treedt eveneens een verdikking van de *membrana tympaniformis lateralis* op, waardoor zijn natuurlijke vibratiefrequentie verlaagd wordt. Tenslotte beïnvloeden androgenen ook de neurotransmitterfunctie en het aantal en de morfologie van de synapsen in de syringeale spieren (Ball *et al.*, 2002; Harding, 2004).

Ook andere hormonen dan de geslachtshormonen hebben invloed op de zang (Ball *et al.*, 2004). Melatonine, dat door de *glandula pinealis* wordt geproduceerd in samenhang met de fotoperiodiciteit, gaat de stimulerende werking van testosteron tegen. Dit zorgt voor de perfecte timing van de volumetoename of -afname van de zangcontrolecentra in de hersenen (Dawson *et al.*, 2001). Ook de schildklierhormonen tri- en tetrajodothyronine werken in op de zang (Dawson *et al.*, 2001; Ball *et al.*, 2004). Thyroïdectomie bij de haan resulteert immers in het verdwijnen van de lokroep (Bremond, 1963). Het bijnierschors-hormoon cortisone tenslotte heeft een indirecte invloed doordat het de groei van de testes stimuleert (Bremond, 1963).

De meeste niet-tropische vogelsoorten benutten de jaarlijkse cyclus van fotoperiodiciteit zodanig dat hun reproductieactiviteiten in de meest gunstige periode vallen (Bentley en Ball, 2000; Dawson *et al.*, 2001).

Gedurende de vroege lente worden de gonaden geprikkeld, met hoge testosteronniveaus en stimulatie van de zangcontrolecentra tot gevolg (Bentley en Ball, 2000; Dawson *et al.*, 2001; Harding, 2004). Vervolgens regresseren de gonaden en treedt er verhoogde apoptose op in de neuronen van de zangcontrolecentra (Kirn en Schwabl, 1997; Bentley en Ball, 2000). Sommige vogels zingen echter ook in de herfst na een periode van regressie en andere zingen gedurende het ganse jaar. Het eerste is waarschijnlijk te wijten aan onvolledige gonadale regressie en het tweede aan een verhoogde gevoeligheid van de hersenen voor testosteron in de periode van lage testosteronconcentraties (Riters *et al.*, 2001). Bij tropische en opportunistische kwekers, zoals bijvoorbeeld zebrevinken, wordt de kweekperiode niet geregeld door de daglengte, maar door regenval en voedselbeschikbaarheid (Dawson *et al.*, 2001; Harding, 2004).

ONTOGONIE VAN DE ZANG

Het aanleren van de zang bij jonge vogels gebeurt in een sensorische en een sensorimotorische fase. Tijdens de sensorische fase memoriseert de juveniele vogel het lied van een soortgenoot. In de sensorimotorische fase perfectioneert de juveniele vogel zijn lied via auditieve feedback (Pytte en Suthers, 1999). Bij volwassen vogels is auditieve feedback nog steeds belangrijk omdat het zorgt voor een continue evaluatie van de eigen zang. Wanneer de volwassen vogel doof wordt gemaakt, gaat de kwaliteit van zijn lied achteruit, net zoals de spraak van mensen die op volwassen leeftijd doof worden (Brainard en Doupe, 2000).

Uit een experiment met spreeuwen (*Sturnus vulgaris*) is gebleken dat er een kritieke periode bestaat waarin het aanleren van de vogelzang moet gebeuren (Pytte en Suthers, 2000). Juveniele mannelijke spreeuwen die vanaf dag zeven tot 50 in de mogelijkheid gesteld werden om spreekgezang aan te horen, ontwikkelden een normaal lied. Wanneer ze slechts vanaf de leeftijd van 200 dagen de zang konden horen, dan kon het lied niet meer aangeleerd worden.

CONCLUSIE

De vocalisatie bij vogels komt tot stand via een feilloze synchronisatie van de ademhaling en de musculatuur van de bovenste luchtwegen. Het geluid wordt tijdens expiratie geproduceerd door het trillen van membranen die aanwezig zijn in de *syrinx*. Enkele hersencentra die in het *telencephalon* gelegen zijn coördineren het voortbrengen van geluid en staan in voor het aanleren van het soortspecifieke lied. Alhoewel de basisprincipes van de geluidsproductie bij vogels algemeen gelden en bekend zijn, komen veel verschillen voor tussen vogelsoorten voor wat de fijnere regulatie van de zang betreft. De anatomie van de geluidsproducerende organen vertoont eveneens veel variatie tussen de soorten.

REFERENTIES

- Aubin T., Jouventin P., Hildebrand C. (2000). Penguins use the two-voice system to recognize each other. In: *Proceedings of the Royal Society* 267, 1081-1087.
- Ball G.F., Auger C.J., Bernard D.J., Charlier T.D., Sartor J.J., Ritters L.V., Balthazart J. (2004). Seasonal plasticity in the song control system, multiple brain sites of steroid hormone action and the importance of variation in song behavior. In: *Annals of the New York Academy of Sciences* 1016, 586-610.
- Ball G.F., Ritters L.V., Balthazart J. (2002). Neuroendocrinology of song behavior and avian brain plasticity: multiple sites of action of sex steroid hormones. *Frontiers in Neuroendocrinology* 23, 137-178.
- Ballintijn M.R., Ten Cate C. (1998). Sound production in the collared dove: a test of the whistle hypothesis. *The Journal of Experimental Biology* 201, 1637-1649.
- Beani L., Panzica G., Briganti F., Persichella P., Dessi-Fulgheri F. (1995). Testosterone-induced changes of call structure, midbrain and syrinx anatomy in partridges. *Physiology & Behaviour* 58, 1149-1157.
- Beckers G.J.L., Nelson B.S., Suthers R.A. (2004). Vocal tract filtering by lingual articulation in a parrot. *Current Biology* 14, 1592-1597.
- Bentley G.E., Ball G.F. (2000). Photoperiod-dependent and -independent regulation of melatonin receptors in the forebrain of songbirds. *Journal of Neuroendocrinology* 12, 745-752.
- Bernard D.J., Wilson F.E., Ball G.F. (1997). Testis-dependent and -independent effects of photoperiod on volumes of song control nuclei in American tree sparrows (*Spizella arborea*). *Brain Research* 760, 163-169.
- Brackenbury J. (1980). Control of sound production in the syrinx of the fowl *Gallus gallus*. *The Journal of Experimental Biology* 85, 239-251.
- Brainard M.S., Doupe A.J. (2000). Auditory feedback in learning and maintenance of vocal behaviour. *Nature Reviews: Neuroscience* 1, 31-40.
- Bremond J.C. (1963). Acoustic behaviour of birds. In: Busnel R.G. (Editor). *Acoustic Behaviour of Animals*. Elsevier Publishing Company, Amsterdam, pp. 711-713.
- Çevik-Demirkan A., Haziroğlu R.M., Kürtül I. (2007). Gross morphological and histological features of larynx, trachea and syrinx in Japanese quail. *Anatomia, Histologia, Embryologia* 36, 215-219.
- Clench M.H. (1978). Tracheal elongation in birds-of-paradise. *Journal of the Cooper Ornithological Society* 80, 423-430.
- Daley M., Goller F. (2004). Tracheal length changes during zebra finch song and their possible role in upper vocal tract filtering. *Journal of Neurobiology* 59, 319-330.
- Dawson A., King V.M., Bentley G.E., Ball G.F. (2001). Photoperiodic control of seasonality in birds. *Journal of Biological Rhythms* 16, 365-380.
- Dubbeldam J.L. (2000). Motor control system. In: Causey G.W. (Editor). *Sturkie's Avian Physiology*. Academic Press, London, pp. 91-92, 96-97.
- Ede D.A. (1968). The head, the respiratory system. In: Ede D.A. (Editor). *Bird Structure, an Approach through Evolution, Development and Function in the Fowl*. Hutchinson, London, pp. 99-103.
- Elemans C.P.H., Spierts I.L.Y., Hendriks M., Schipper H., Müller U.K., van Leeuwen J.L. (2006). Syringeal muscles fit the trill in ring doves (*Streptopelia risoria* L.). *The Journal of Experimental Biology* 209, 965-977.
- Elemans C.P.H., Spierts I.L.Y., Müller U.K., van Leeuwen J.L., Goller F. (2004). Superfast muscles control dove's trill. *Nature* 431, 146.
- Farries M.A. (2006). Birdsong and the brainstem. *Journal of Neuroscience* 26, 1-2.
- Fitzgerald T.C. (1969). Respiratory system. In: Fitzgerald T.C. (Editor). *The Coturnix Quail*. The Iowa State University Press, Ames, pp. 239-253.
- Frank T., Walter I., Probst A., König H.E. (2006). Histological aspects of the syrinx of the male mallard (*Anas platyrhynchos*). *Anatomia, Histologia, Embryologia* 35, 369-401.
- Frith C.B. (1994). Adaptive significance of tracheal elongation in Manucodes (*Paradisaeidae*). *Journal of the Cooper Ornithological Society* 96, 552-555.
- Gaban-Lima R., Höfling E. (2006). Comparative anatomy of the syrinx in the tribe arini (aves: *Psittacidae*). *Brazilian Journal of Morphological Sciences* 23, 501-512.
- Gaunt A.S. (1983). A hypothesis concerning the relationship of syringeal structure to vocal abilities. *Journal of the American Ornithologists' Union* 100, 853-862.
- George J.C., Berger A.J. (1966). Muscles of the tongue, larynx, and trachea. In: George J.C., Berger A.J. (Editors). *Avian Myology*. Academic Press, London, pp. 250-264.
- Goller F., Larsen O.N. (1997a). A new mechanism of sound generation in songbirds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94, 14787-14791.
- Goller F., Larsen O.N. (1997b). In situ biomechanics of the syrinx and sound generation in pigeons. *The Journal of Experimental Biology* 200, 2165-2176.
- Goller F., Larsen O.N. (2002). New perspectives on mechanisms of sound generation in songbirds. *Journal of Comparative Physiology* 188, 841-850.
- Goller F., Suthers R. (1996). Role of syringeal muscles in controlling the phonology of bird song. *Journal of Neurophysiology* 76, 287-300.
- Gorissen L., Eens M. (2005). Complex female vocal behaviour of great and blue tits inside the nesting cavity. *Behaviour* 142, 489-506.
- Harding C.F. (2004). Hormonal modulation of singing: Hormonal modulation of the songbird brain and singing behaviour. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1016, 524-53.
- Kabak M., Orhan I.O., Haziroglu R.M. (2007). The gross anatomy of larynx, trachea and syrinx in the Long-Legged Buzzard (*Buteo rufinus*). *Anatomia, Histologia, Embryologia* 36, 27-32.
- King A.S. (1979). Systema respiratorium. In: Baumel J.J., King A.S., Lucas A.M., Breazile J.E., Evans H.E. (Editors). *Nomina Anatomica Avium, an Annotated Anatomical Dictionary of Birds*. Academic Press, London, pp. 227-265.
- King A.S., McLelland J. (1975). Syrinx. In: King A.S., McLelland J. (Editors). *Outlines of Avian Anatomy*. Bailière Tindall, London, pp. 48-50.
- Kirn J.R., Schwabl H. (1997). Photoperiod regulation of neuron death in the adult canary. *Journal of Neurobiology* 33, 223-231.
- Larsen O.N., Goller F. (2002). Direct observation of syringeal muscle function in songbirds and a parrot. *The Journal of Experimental Biology* 205, 25-35.
- Ludders J.W. (2001). Inhaled anesthesia for birds. In: Glead R.D., Ludders J.W. (Editors). *Recent Advances in Veterinary Anesthesia and Analgesia: Companion Animals*.

- http://www.ivis.org/advances/Anesthesia_Gleed/luders2/chapter.asp?LA=1.
- Marler P., Hamilton W.J. (1966). Acoustical communication: birdsong. In: Marler P., Hamilton W.J. (Editors). *Mechanisms of Animal Behavior*. Wiley & Sons Inc., London, pp. 443-467.
- Nottebohm F. (2005). The neural basis of birdsong. *Public Library of Science Biology* 3, 759-761.
- Pierko M. (2007). Morphological comparison of upper respiratory tract in mallard *Anas platyrhynchos* and scaup *Aythya marila*. *Electronic Journal of Polish Agricultural Universities* 10, 1-12.
- Pytte C.L., Suthers R.A. (2000). Sensitive period for sensorimotor integration during vocal motor learning. *Journal of Neurobiology* 42, 172-189.
- Riede T., Suthers R.A., Fletcher N.H., Blevins W.E. (2006). Songbirds tune their vocal tract to the fundamental frequency of their song. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103, 5543-5548.
- Riters L.V., Baillien M., Eens M., Pinxten R., Foidart A., Ball G. F., Balthazart J. (2001). Seasonal variation in androgen-metabolizing enzymes in the diencephalon and telencephalon of the male European starling (*Sturnus vulgaris*). *Journal of Neuroendocrinology* 13, 985-997.
- Roberts T.F., Klein M.E., Kubke M.F., Wild J.M., Mooney R. (2008). Telencephalic neurons monosynaptically link brainstem and forebrain premotor networks necessary for song. *The Journal of Neuroscience* 28, 3479-3489.
- Sherwood L., Klandorf H., Yancey P.H. (2004). Respiratory system. In: Julet M., Harkrader S., Purrington L. (Editors). *Animal Physiology (from Genes to organism)*. Thomson Brooks Cole, New York, p. 477.
- Suthers R.A. (2001). Peripheral vocal mechanisms in birds: Are songbirds special? *The Netherlands Journal of Zoology* 51, 217-242.
- Suthers R.A. (2006). Birdsong: The role of the vocal tract. *Journal of the Acoustical Society of America* 120, 3189.
- Suthers R.A., Goller F., Pytte C. (1999). The neuromuscular control of birdsong. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 354, 927-939.
- Suthers R.A., Margoliash D. (2002). Motor control of bird-song. *Current Opinion in Neurobiology* 12, 684-690.
- Suthers R.A., Zollinger S. (2004). Producing song, the vocal apparatus. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1016, 109-129.
- Takahashi M.M., Noumura T. (1987). Sexually dimorphic and laterally asymmetric development of the embryonic duck syrinx: Effect of estrogen on in vitro cell proliferation and chondrogenesis. *Developmental Biology* 121, 417-422.
- Veney S.L., Wade J. (2004). Steroid receptors in the adult zebra finch syrinx: A sex difference in androgen receptor mRNA, minimal expression of estrogen receptor α and aromatase. *General and Comparative Endocrinology* 136, 192-199.
- Vollmerhaus B., Sinowatz F. (1992). Atmungsapparat, Apparat respiratorius (Systema respiratorium). In: Nickel R., Schummer A., Seiferle E. (Editors). *Lehrbuch der Anatomie der Haustiere*. Band V: Anatomie der Vögel, 2. Auflage. Verlag Paul Parey, Berlin, pp. 159-175.
- Vuilleumier F. (2002). Birds. In: Burnie D. (Editor). *Animals*. Dorling Kindersley, London, pp. 260-360.
- Wade J., Buhlman L., Swender D. (2002). Post-hatching hormonal modulation of a sexually dimorphic neuromuscular system controlling song in zebra finches. *Brain Research* 929, 191-201.
- Wild J.M. (1997). Neural pathways for the control of bird-song production. *Journal of Neurobiology* 33, 653-670.
- Wild J.M. (2004). Functional neuroanatomy of the sensorimotor control of singing. In: *Annals of the New York Academy of Sciences* 1016, 438-462.
- Wild J.M., Williams M.N., Suthers R.A. (2000). Neural pathways for bilateral vocal control in songbirds. *The Journal of Comparative Neurology* 423, 413-426.
- Yildiz H., Bahadır A., Akkoç A. (2003). A study on the morphological structure of syrinx in ostriches. *Anatomia, Histologia, Embryologia* 32, 187-191.

Persbericht

SANÉQUI INTRODUCEERT BODY CONDITION SCORE-KAARTEN

Om dierenartsen te ondersteunen bij hun attendering en advisering aangaande obesitas bij paarden, heeft Sanéqui Body Condition Score-kaarten ontwikkeld. Met deze kaart kunt u gemakkelijker en inzichtelijker de body condition van een paard beoordelen, samen met de eigenaar.

De score loopt van -2 tot +2, waardoor het direct duidelijk is voor de eigenaar wat hij of zij moet doen. Score 0 betekent: goed. Score -2 betekent: te mager, ingrijpen. En score +2 zegt: obesitas, ingrijpen. -1 en +1 vertellen de eigenaar dat hij moet opletten, dus dat een goed consult met bijv. de dierenarts op zijn plaats is.

Een paard gezond laten vermageren is gemakkelijker gezegd dan gedaan. Ook hierbij is ondersteuning door de dierenarts heel waardevol en praktisch, in de vorm van het Sanéqui Non-obesitas programma. Dit bestaat uit een dieet met Sanéqui Non-obesitas en een begeleidingsprogramma.

Bij te magere paarden is meestal sprake van een lichamelijke probleem. De aanpak begint derhalve met een klinisch onderzoek. Een dieet met Sanéqui Muscle kan helpen om de voedingstoestand weer op peil te brengen.

Voor het aanvragen van deze kaarten: info@sanequi.com. Kijk op www.sanequi.com voor meer informatie, stuur een e-mail of bel.

Sanéqui Speciaalvoerders voor paarden zijn alleen verkrijgbaar via de dierenarts.