

Herkenning van vleermuissoorten aan de hand van geluidsopnames

Met focus op opnames vanuit het meetprogramma NEM-VTT

Limpens, H.J.G.A., E.A. Jansen, V.J.A. Hommersen & E. Korsten



Herkenning van vleermuissoorten aan de hand van geluidsopnames

Met focus op opnames vanuit het meetprogramma NEM-VTT

Auteur(s):	Limpens, H.J.G.A., E.A. Jansen, V.J.A. Hommersen & E. Korsten
Organisaties:	Zodion en Vliegend Goed (E.A. Jansen ten tijde van werken aan document nog werkzaam bij Zodion, inmiddels werkzaam bij Vliegend Goed)
Kwaliteitscontrole:	H.J.G. Limpens en V.J.A. Hommersen
Omslagfoto:	Johann Prescher
Datum uitgave:	15-9-2026
Status:	Definitief
Publicatienummer:	2026.002A/01
Projectnummer:	2026.002A
Productie:	Zodion Zoogdieronderzoek Nederland Toernooiveld 1 6525 ED Nijmegen 024-7410500 secretariaat@zodion.nl www.zodion.nl
Opdrachtgever:	WenR WOT N&M Postbus 47 6700 AP Wageningen

Dit rapport kan geciteerd worden als:

Limpens, H.J.G.A., E.A. Jansen, V.J.A. Hommersen & E. Korsten, 2026. Herkenning van vleermuissoorten aan de hand van geluidsopnames. Rapport 2026.002A/01. Zodion Zoogdieronderzoek Nederland, Nijmegen.

Zodion Zoogdieronderzoek Nederland is niet aansprakelijk voor gevolgschade, alsmede voor schade welke voortvloeit uit toepassingen van de resultaten van werkzaamheden of andere gegevens verkregen van Zodion Zoogdieronderzoek Nederland; opdrachtgever vrijwaart Zodion Zoogdieronderzoek Nederland voor aanspraken van derden in verband met deze toepassing.

Niets uit dit rapport mag worden verveelvoudigd en/of openbaar gemaakt worden d.m.v. druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze dan ook, zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van de opdrachtgever hierboven aangegeven en Zodion Zoogdieronderzoek Nederland, noch mag het zonder een dergelijke toestemming worden gebruikt voor enig ander werk dan waarvoor het is vervaardigd.

Inhoud

1	Inleiding	5
1.1	Aanleiding	5
1.2	Echolocatie bij vleermuizen & herkenbaarheid van soorten	5
1.3	Gebruikte referentiegeluiden.....	6
2	Wat is geluid en hoe kunnen we het beschrijven?	7
2.1	Frequentie en amplitude	7
2.2	Frequentie en golflengte.....	7
2.3	Veranderende frequenties.....	8
2.4	Boventonen	8
2.5	Amplitude en luchtdruk	10
2.6	Geluidsintensiteit en geluidsterkte of geluidsniveau	10
2.7	Geluidsintensiteit, frequentiegevoeligheid en ultrasoon geluid	11
2.8	Geluidsterkte of geluidsniveau in Decibel (dB)	11
2.9	Veranderingen in amplitude.....	12
2.10	Het Dopplereffect	12
2.11	NEM-VTT en Doppler-effect	13
2.12	Vleugelslagfrequentie en pulsherhalingsfrequentie.....	16
3	Hoe worden vleermuisgeluiden weergegeven?	19
3.1	Het sonogram / spectrogram	19
3.2	Het oscillogram.....	21
3.3	Het powerspectrum	23
3.4	Een histogram met inter-puls-intervallen	23
4	Welke factoren hebben effect op de geluidsoptname en hoe goed een opname te determineren is?	25
4.1	Gedrag van de vleermuis.....	25
4.2	Het effect van afstand, temperatuur en luchtvochtigheid	27
4.3	Het effect van de opnamehoek.....	28
4.4	Het effect van de omgeving.....	29
4.5	Effecten vanuit de opnametechniek	31
4.6	Effecten van het oversturen	31
4.7	“onder-uitsturen”	32
4.8	Effecten van een te lage sampling-frequentie bij het digitaliseren	32
4.9	Eigenschappen, kwaliteit en slijtage van de microfoon	33
5	Het meten van geluidskennmerken.....	35
5.1	Het meten van geluidskennmerken	35
5.2	Beschrijving van de voor soortherkenning gebruikte geluidskennmerken	35
5.3	De typologie van vleermuisgeluiden	35
5.4	De onderverdeling van vleermuisgeluiden van hoofdgroepen naar soortgroepen	38

5.5	Bepalen van tijdskenmerken.....	39
5.5.1	Metten pulslengete, inter-puls-interval, pulsafstand en pulsherhalingsfrequentie.....	39
5.5.2	Invloeden op de meting van pulslengete, inter-puls-interval, en de puls-afstand.....	41
5.6	Bepalen van frequentiekenmerken	42
5.6.1	Het metten van de start- en eindfrequentie, bandbreedte en piekfrequentie.....	42
5.6.2	Invloeden op het interpreteren en metten van frequentiekenmerken.....	45
5.7	Bepaling amplitudekenmerken	45
5.7.1	Het bepalen van amplitudekenmerken.....	45
5.7.2	Invloeden op het interpreteren en metten van amplitudekenmerken.....	46
6	Soortherkenning.....	47
6.1	Intraspecifieke variatie: de variatie binnen een soort	47
6.2	Sociale geluiden	48
6.3	Geluidsanalyse In 6 Stappen	50
6.3.1	Stap 1: Beoordeel of er een vleermuis in de opname zit of alleen ruis	50
6.3.2	Stap 2: Bepaal de kwaliteit van de opname	52
6.3.3	Stap 3: Bepaal het mogelijk aantal aanwezige individuen/soorten en het gedrag	53
6.3.4	Stap 4: Classificeer pulstype(n).....	55
6.3.5	Stap 5: Het metten van vleermuisgeluiden	56
6.3.6	Stap 6: Het vergelijken met de juiste referenties.....	58
7	De soorten	59
7.1	De hoge 'FM'-soorten	59
7.1.1	De kleine dwergvleermuis	61
7.1.2	De gewone dwergvleermuis.....	63
7.1.3	De ruige dwergvleermuis	66
7.2	De lage fm-QCF soorten.....	69
7.2.1	De rosse vleermuis.....	76
7.2.2	De laatvlieger	80
7.2.3	De tweekleurige vleermuis	83
7.2.4	De bosvleermuis	86
8	Literatuurlijst	89
9	Bijlagen	91
	Bijlage 1: Samenvatting van definities en termen	92

1 Inleiding

1.1 Aanleiding

In het NEM-meetprogramma Vleermuistransecttellingen worden vleermuisgeluiden opgenomen met de Batlogger. Het is in het meetprogramma de bedoeling dat vrijwilligers de opnamen zelf analyseren. Ter ondersteuning is daarvoor deze handleiding opgesteld.

Deze handleiding geeft geen uitgebreid overzicht over alle aspecten van echolocatie bij vleermuizen, maar illustreert wel meerdere fundamentele principes die begrepen moeten worden om tot een goede interpretatie en determinatie van de opgenomen geluiden te komen. In de audiowereld bestaan veel synoniemen naast elkaar. Voor de beschrijvingen gebruiken wij de meest aanvaarde terminologie.

Het NEM-meetprogramma Vleermuistransecttellingen (hierna afgekort als NEM-VTT) is met name gericht op de gewone dwergvleermuis (*Pipistrellus pipistrellus*), ruige dwergvleermuis (*Pipistrellus nathusii*), rosse vleermuis (*Nyctalus noctula*) en laatvlieger (*Eptesicus serotinus*). Deze handleiding focust daarom op deze vier soorten en de meest daarop lijkende soorten zoals kleine dwergvleermuis (*Pipistrellus pygmaeus*), bosvleermuis (*Nyctalus leisleri*) en tweekleurige vleermuis (*Vespertilio murinus*). Overige soorten worden minder uitgebreid besproken. Dit betreft de grootoorsoorten (*Plecotus spec.*), de mopsvleermuis (*Barbastellus barbastellus*) en de soorten uit het geslacht *Myotis*.

Binnen NEM-VTT komen wij de verschillende soorten op een specifieke plek en op een specifieke manier tegen en maken we specifieke opnamen. De waarnemers rijden op een weg en hebben dus een snelheid en een vrij rechte lijnige richting met af en toe bochten. Dat is anders dan wanneer de waarnemer stilstaat en alleen de vleermuis een snelheid heeft met een voortdurende afwisseling van snelheid en richting. Het rijden gebeurt op een weg, dus het habitat is op die specifieke plek altijd open. Het habitat er omheen is, afhankelijk van de inrichting van het gebied direct naast de weg, open tot gesloten en vooral van steen en/of groen en veel minder water. De wegen waarover de routes worden gereden zijn immers bepaald geen random selectie van habitat. De soorten die we tegenkomen zullen dan ook vlieg- en echolocatiegedrag laten zien dat past bij het specifieke landschap van de routes. Deze handleiding benadert het analyseren en bespreekt parameterwaarden specifiek vanuit de opnamen zoals ze gemaakt worden in ons meetprogramma.

Dit is een aangepaste en uitgebreide versie van het sonogrammenboekje uit 2014 (Jansen en Limpens, 2014). Extra opgenomen zijn een beslisschema voor bepaling van de soort en/of soortgroep en voorbeeldsonogrammen van de doelsoorten.

1.2 Echolocatie bij vleermuizen & herkenbaarheid van soorten

Vleermuizen gebruiken ultrasone geluiden om zich te oriënteren en hun prooi te lokaliseren. Dit wordt echolocatie of sonar genoemd. De echolocatiegeluiden van vleermuizen zijn signalen met

een duidelijke vorm, waarbij de vorm gericht is op welke informatie de vleermuis zou willen kunnen afleiden uit de echo.

Verschillende (groepen) vleermuissoorten gebruiken verschillend gestructureerde roepen of puls vormen. Deze roepen verschillen in frequenties, bandbreedte, lengte, energieverdeling en frequentie- en amplitudeveranderingen en aantallen pulsen per seconde. Een bepaalde vorm heeft voordelen en nadelen ten opzichte van andere vormen, met betrekking tot reikwijdte en nauwkeurigheid van plaatsbepaling en oplossend vermogen.

De vleermuissoorten passen hun echolocatiegeluid aan, in relatie tot de omgeving waarin ze vliegen en de prooien waarop zij jagen. Dit leidt tot intraspecifieke variatie. Deze aanpassingen volgen een vast patroon. Doordat echolocatie een instrument is dat continu wordt aangepast aan de actuele echolocatie-taak, is het geven van één lijst met grenswaarden per soort weinig behulpzaam in het determineren van soorten aan de hand van geluid. Extreme aanpassingen komen voor, maar alleen binnen wat fysiek voor een soort mogelijk is.

De routes van NEM-VTT lopen zowel door dichte bosgebieden als ook door zeer open gebied. Gesloten en open zijn extremen m.b.t. de echolocatie-taak. Daarom worden naast de meest voorkomende geluiden van de soorten ook de extremen besproken.

Naast echolocatiegeluiden gebruiken vleermuizen ook regelmatig sociale geluiden, veel van deze geluiden zijn soortspecifiek. Een compleet overzicht van deze sociale geluiden is er nog niet, maar er verschijnen regelmatig nieuwe overzichten. Een mooie basis kan gehaald worden uit het boek "Social Calls of the Bats of Britain and Ireland" (Middleton et al, 2022).

1.3 Gebruikte referentiegeluiden

In Nederland is er geen database met gecontroleerde referentiegeluiden. Alleen Zwitserland heeft zo'n database. In de UK wordt aan zo'n database gewerkt. Daarnaast bestaan er diverse andere bibliotheken met afgeleide vormen (Barataud, Markman en Runkel 2010, Markman & Pfeiffer 2020). De referenties zijn op verschillende manieren verzameld en in meer of mindere mate gecontroleerd.

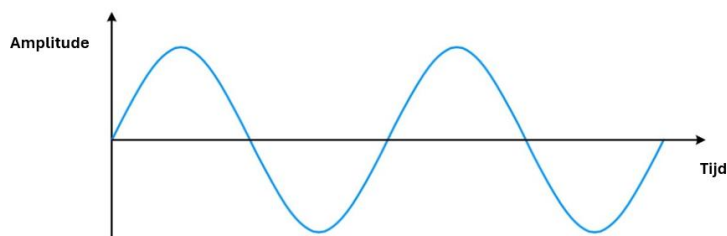
2 Wat is geluid en hoe kunnen we het beschrijven?

Geluid is een golfbeweging in de lucht. Een golf met pieken van samengedrukte lucht met hogere luchtdruk en dalen met lagere luchtdruk. Dit is net zoals een zich uitbreidende cirkel van rimpels op het wateroppervlak, nadat je er een steentje in hebt gegooid. Alleen verplaatsen de rimpels in de lucht zich veel sneller. De snelheid van geluidsgolven is 344 meter per seconde (bij 20° C).

Een geluidsgolf legt een kilometer dus af in ongeveer drie seconden. Ultrasoon geluid, zoals de vleermuizen dat produceren, haalt zulke afstanden echter niet. De intensiteit van geluid, de geluidssterkte, neemt namelijk af met de afgelegde afstand en de demping is hoger naarmate de frequentie hoger is. Ultrasoon geluid wordt dan ook sterk gedempt door de lucht. In dit hoofdstuk bespreken we in 12 paragrafen verschillende parameters waarmee we vleermuisgeluiden kunnen beschrijven.

2.1 Frequentie en amplitude

Geluid kan basaal beschreven worden door de parameters frequentie (de toonhoogte) en amplitude (geluidsintensiteit), zie Figuur 1. Geluidssignalen –zoals de echolocatie– en sociale geluiden van vleermuizen of het spreken van mensen– zijn complexe vormen daarvan, waarbij samenstelling en verloop van toonhoogte en amplitude in de tijd, functioneel worden gestructureerd.



Figuur 1. Basale weergave van een golfbeweging.

2.2 Frequentie en golflengte

De frequentie hangt samen met de golflengte. Een golf heeft een lengte in de tijd¹, de golflengte. Dat is een hele 'periode' of 'cyclus' van een golf (van 0 → naar piek → naar 0 → naar dal → naar 0) uitgedrukt in (milli)seconden. De frequentie is het aantal keer dat de golf zich herhaalt in een seconde.

De frequentie van geluid, het aantal golflengtes of trillingen per seconde, wordt weergegeven in

¹ Een golf heeft ook een lengte in de ruimte, dat is de golflengte in de tijd (in ms) x de snelheid van geluid (in m/s).

Herz (Hz). De in muziek gebruikte A⁽⁴⁾ bijvoorbeeld, komt overeen met een stemvork oscillerend op 440 Hz, ofwel 440 trillingen/golven per seconde. Vleermuisgeluiden liggen veel hoger, deze liggen in het kilo-Hertz bereik (kHz), duizenden trillingen/golven per seconde.

→ *We beschrijven vleermuisgeluid daarom o.a. aan de hand van de frequentie(s)*

→ *Frequentie (Hz) = 1/golflengte (ms)*

2.3 Veranderende frequenties

Geluid kan een vaste toonhoogte hebben, met alleen geluid op die ene frequentie, bv. 2 kHz. Geluid kan ook boventonen hebben (zie paragraaf 2.4), dan heb je niet alleen die 2 kHz, maar ook 4, 6, 8, .. kHz, steeds een geheel veelvoud van de grondtoon. Als de grondtoon 2 kHz is, dan zijn de boventonen 2 x 2, 3 x 2, 4 x 2, .. etc. De boventonen worden steeds zwakker.

Geluid kan ook meerdere toonhoogten tegelijkertijd bevatten, denk aan een akkoord op de piano, maar ook bijvoorbeeld de menselijke stem. Elke toon kan weer een grondtoon zijn met een aantal boventonen.

Een toonhoogte kan zuiver zijn en puur bestaan uit die 2 kHz, plus eventueel boventonen. De frequentie of toonhoogte kan ook onzuiver zijn. Dan zijn er rondom maar meestal dichtbij de 2 kHz nog andere frequenties die meeklinken. Onze menselijke stem en veel natuurgeluiden zijn geen zuivere toonhoogten.

De geluiden die vleermuizen produceren zijn t.o.v. veel andere natuurgeluiden relatief zuiver, maar natuurlijk niet 100% zuiver.

Vleermuisgeluiden zijn meestal geen geluiden met een vaste toonhoogte. Ze produceren geluiden waarin de toonhoogte functioneel wordt verandert in de tijd. Ze laten ze bv. afglijden van 70 kHz naar 20 kHz. Het bewust veranderen van de toonhoogte wordt ook wel moduleren genoemd, er is dan sprake van frequentiemodulatie.

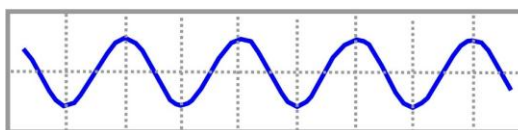
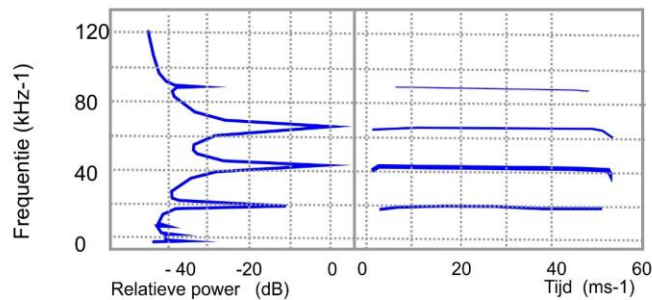
→ *We beschrijven vleermuisgeluid daarom o.a. aan de hand van de veranderingen in frequentie(s).*

Die verandering of frequentiemodulatie vindt bij vleermuizen in zeer korte tijd plaats, letterlijk in een fractie van een seconde. Bovendien wordt niet alleen de frequentie, maar ook de snelheid van die verandering, bewust door de vleermuis gestuurd. Bij afglijden van 70 naar 20 kHz, gaat dan het eerste stuk van 70 naar 30 kHz in 5 ms en het stuk van 30 naar 20 kHz in 20 ms.

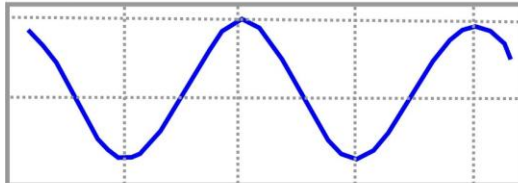
→ *We beschrijven vleermuisgeluid daarom o.a. aan de hand van de snelheid in de veranderingen in frequentie(s).*

2.4 Boventonen

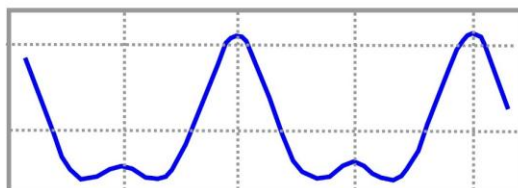
Bij productie van geluid ontstaat altijd boventonen (Figuur 2). De grondtoon is de eerste harmonische en de frequentie van boventonen, de tweede, derde, ... enzovoorts harmonische, zijn altijd een veelvoud van de grondtoon. Boventonen zijn dus 2, 3 en soms ook 4 en 5 x de basisfrequentie. Vleermuizen kunnen deze boventonen versterken of afzwakken. Daarnaast is er een bepaalde maximale spanning op de stembanden mogelijk voordat het strottenhoofd inklaapt.



De tweede harmonische golf, of eerste boventoon.



De eerste harmonische, of grondtoon.



De totale golf. Deklank veranderd door de aanwezigheid van boventonen.

Figuur 2. Stembanden produceren boventonen. Effect van boventonen op “de klankkleur” van het geluid. Bron Skiba, 2011. Let op het ongelijk zijn golfbeweging in het positieve en negatieve deel van de grafiek wanneer sterke boventonen aanwezig zijn.

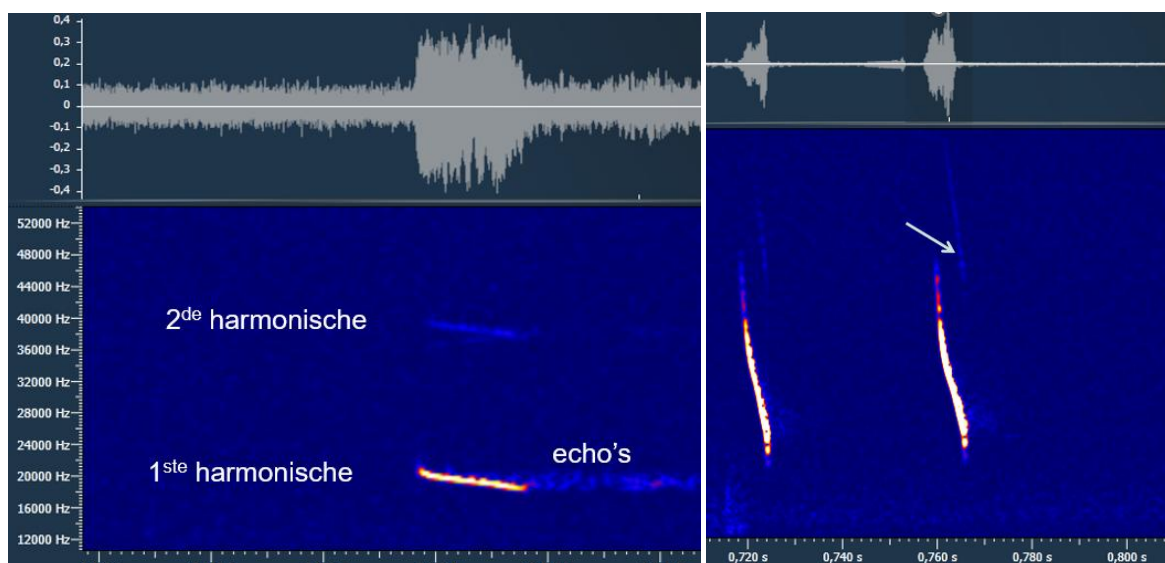
Sommige soorten vleermuizen gebruiken juist de tweede of derde harmonische voor echolocatie en dempen de lagere harmonischen. Dat geldt bijvoorbeeld voor de grote hoefijzerneusvleermuis (*Rhinolophus ferrumequinum*) en de kleine en hoefijzerneusvleermuis (*Rhinolophus hipposideros*), waarbij geluid op een constante frequentie een belangrijk deel van het echolocatiesignaal is. Maar bv. de gewone en de grijze grootoorvleermuis gebruiken een geluid dat snel van een hogere naar een lagere frequentie veranderend. Ze gebruiken hun grondtoon en de 1^e harmonische samen om een groot frequentiebereik, ofwel een grote bandbreedte, te creëren.

Het aanwezig zijn van boventonen heeft veel invloed op de klank van het geluid. Dat geldt ook voor het geluid dat wij kunnen horen via een batdetector. Sommige vleermuizen hebben bv. een sterke 2^e harmonische, en klinken bij 10x tijdvertraging dof.

→ *Het aanwezig zijn van een boventoon (of boventonen) is een kenmerk welke gebruikt wordt voor het beschrijven van een vleermuisgeluid.*

Boventonen hebben een hogere frequentie en worden dus door de lucht sterker gedempt (zie ook Hoofdstuk 4.2).

→ Het zichtbaar zijn van boventonen is een indicatie dat de ultrasone geluiden van dichtbij zijn opgenomen (Figuur 3).



Figuur 3. De tweede harmonische boventoon is opgenomen. Een indicatie dat de ultrasone geluiden van dichtbij zijn opgenomen.

Soms zijn er in een sonogram (zie ook Hoofdstuk 3.1) boventonen te zien, die in werkelijkheid afwezig zijn. Dit is een “reken-artefact” van een overstuurde opname en wordt ook wel “clipping” genoemd (voor meer informatie hierover zie Hoofdstuk 4.6).

2.5 Amplitude en luchtdruk

Geluid is een golfbeweging in de lucht. Een golf met pieken van samengedrukte lucht met hogere luchtdruk en dalen met lagere luchtdruk.

Luchtdruk wordt meestal gemeten in Pascal. Bij amplitude of geluidsintensiteit gaat het niet om de luchtdruk op zichzelf, maar om het verschil in luchtdruk tussen piek en dal van de golf, de drukamplitude. Hoe groter de amplitude hoe groter de sterkte of intensiteit van het geluid.

2.6 Geluidsintensiteit en geluidssterkte of geluidsniveau

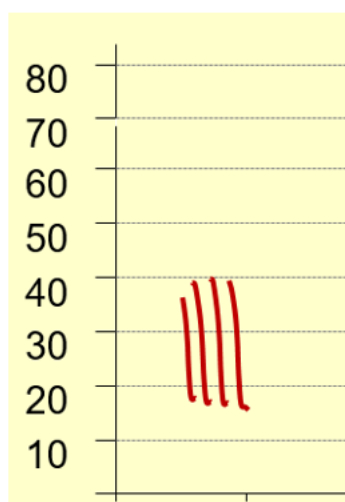
De intensiteit van geluid kan worden gemeten en uitgedrukt als het vermogen per oppervlakte-eenheid (W/m^2).

Geluidssterkte of geluidsniveau is in feite een subjectieve ervaring op basis van de gevoeligheid van het gehoor. Hierin wordt de meetbare geluidsintensiteit samengenomen met de geluidsdrempel en frequentiegevoeligheid van bv. het gehoor van de gemiddelde mens. Maar ook een microfoon of het gehoor van een vleermuis hebben een bepaalde frequentiegevoeligheid.

2.7 Geluidsintensiteit, frequentiegevoeligheid en ultrasoon geluid

Het gehoor van een vleermuis is anders gevoelig en gevoeliger dan dat van de mens, zeker voor de hoge ultrasone frequenties. Dat hoge ultrasone frequenties als ultrasoon worden bestempeld, is in feite het gevolg van het gegeven dat de frequentiegevoeligheid van het gehoor van de gemiddelde mens te laag is om die frequenties waar te nemen. Het heet ultrasoon omdat wij die frequenties niet meer horen. Hetzelfde geldt voor subsone of infrasone geluiden waarbij de frequenties te laag zijn voor ons gehoor.

De bovengrens van de voor de gemiddelde mens hoorbare frequenties, de overgang van hoorbaar naar wat we ultrasoon noemen, is ca. 20 kHz. Dat is een benadering, want er zijn natuurlijk verschillen in frequentiegevoeligheid tussen individuen en de gevoeligheid neemt af naarmate we ouder worden. Aan de benedengrens geldt 16 Hz als overgang naar wat we infrason geluid noemen. Sommige sociale geluiden van vleermuizen liggen onder de 20 kHz en zijn daardoor voor de mens hoorbaar (Figuur 4).



Figuur 4. Baltsroep van een gewone dwergvleermuis. Sommige sociale geluiden van vleermuizen liggen onder de 20 kHz en zijn daardoor voor de mens hoorbaar

2.8 Geluidssterkte of geluidsniveau in Decibel (dB)

Geluidssterkte of geluidsniveau wordt beschreven in Decibel (dB). Het aantal (dB) is een relatieve waarde. Het wordt benaderd als een verhouding tussen de intensiteit van het geluid en de gevoeligheid van ons gehoor. Het wordt logaritmisch berekend omdat mensen verschillen van fluisteren tot bv. een passerende straaljager niet lineair ervaren, maar eerder in grove stappen. Tegelijk is de intensiteit van het geluid van de straaljager zoveel keer hoger, dat die waarde zonder logaritme een heel groot getal oplevert en mensen zo'n groot verschil in getallen niet goed kunnen interpreteren. Deze benadering is gekozen omdat dB het ervaren van een geluid met ons gehoor beter beschrijft dan de feitelijke geluidsintensiteit in W/m².

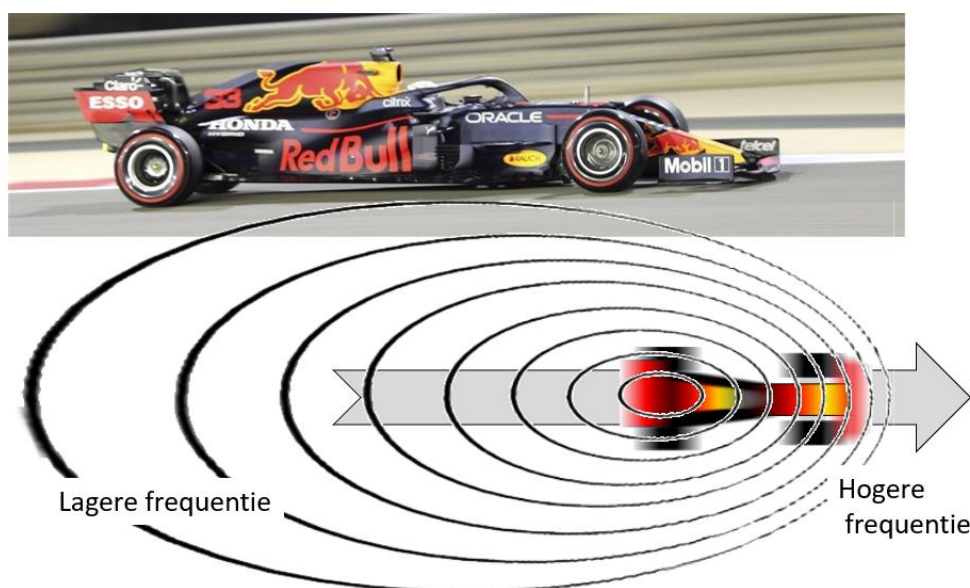
2.9 Veranderingen in amplitude

Vleermuisgeluiden zijn meestal geen geluiden met een vaste constante geluidsintensiteit (door vleermuis geproduceerd) en geluidssterkte (door ons ervaren), maar geluiden waarbij de amplitude voortdurend (wordt) verandert. Er is sprake van modulatie van de amplitude ofwel amplitudemodulatie. Net als bij de verandering van de frequentiemodulatie gebeurt dit in zeer korte tijd. Wederom letterlijk in een fractie van een seconde verandert de geluidssterkte van 0 naar zeer hoge dB-waarden, zeer hoge geluidssterkte en dan weer terug naar 0.

→ We beschrijven vleermuisgeluid daarom o.a. aan de hand van de veranderingen in de geluidssterkte in het verloop van het signaal.

2.10 Het Dopplereffect

De echolocatiepuls die een vleermuis uitzendt, heeft een bepaalde vorm m.b.t. de frequenties. Maar de frequenties die de ontvanger hoort veranderen als de zender (de vleermuis) een snelheid heeft, of als de ontvanger een snelheid heeft. Dat veranderen is het 'Dopplereffect', dat ook goed te horen is wanneer bv. een raceauto of een voertuig met een sirene voorbijrijdt (Figuur 5). Het 'Dopplereffect'² heet ook wel 'Dopplershift'. Het effect komt als volgt tot stand.



Figuur 5. Dopplereffect.

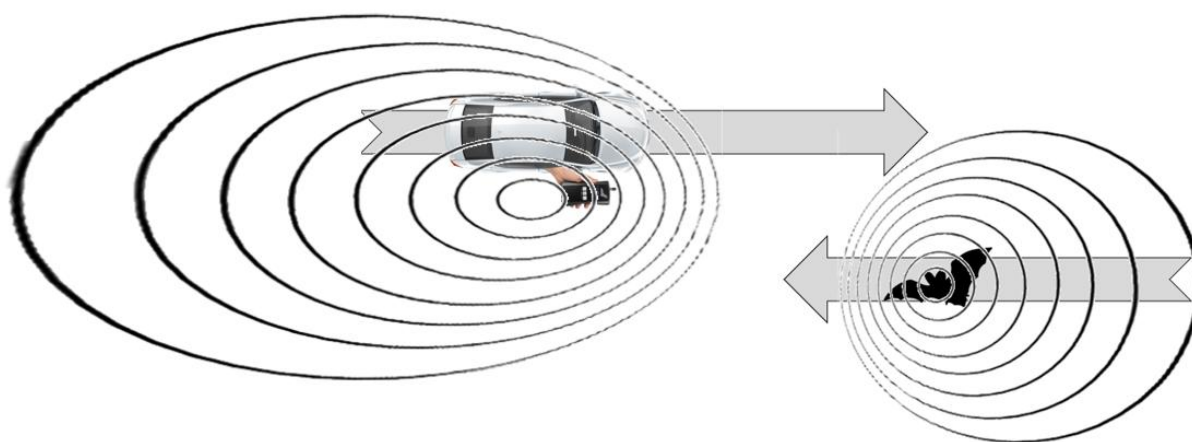
Geluidsgolven reizen door de lucht en verspreiden zich door de ruimte. De afstand tussen de pieken is daarbij steeds gelijk. De golflengte en dus ook de frequentie veranderen niet.

Dit is anders wanneer de zender (de vleermuis) en/of de ontvanger (de waarnemer met detector) bewegen. Komt de vleermuis op de detector toe, dan haalt de zender de geluidsgolven als het ware

² Dit effect werd door Oostenrijkse wiskundige en natuurkundige Christian Doppler voor het eerst beschreven in 1842.

een beetje in. De golven worden samengedrukt. Daardoor wordt de golflengte iets korter en is de waargenomen frequentie iets hoger. Beweegt de waarnemer zich van de vleermuis af, of omgekeerd, dan wordt de golflengte als het ware uitgerekt, en is de waargenomen frequentie wat lager.

Als zowel de waarnemer als de vleermuis op elkaar af bewegen, zoals soms met het rijden van transecten, dan is er effect van zowel de snelheid van de vleermuis als die van de auto. De verhoging van de frequentie is dan, door effect van de snelheid van de vleermuis plus van de snelheid van de auto, nog wat groter. Als waarnemer (auto) en vleermuis elkaar gepasseerd hebben, dan verlaagt dat de frequentie weer.



Figuur 6. Dopplereffect. Als zowel de waarnemer als de vleermuis op elkaar af bewegen, dan is er effect van zowel de snelheid van de vleermuis als die van de auto.

2.11 NEM-VTT en Doppler-effect

Om een gevoel te krijgen voor de grootte van het effect is het interessant te proberen om de grootte van de Doppler-verschuiving die we zouden kunnen tegenkomen bij het rijden van een NEM-VTT route te berekenen. En we kunnen dat doen met de 45 kHz van het vlakke QCF einde van de puls van de gewone dwergvleermuis en met de 20 kHz van de rosse vleermuis.

Er is natuurkundig weinig verschil tussen de situatie met een bewegende bron, bewegende waarnemer of beide. Zeker bij de snelheden (van geluid, auto en vleermuis) waarmee wij te maken hebben maakt het niet heel veel uit of alleen de zender of de ontvanger of beide een snelheid hebben. Bovendien is het effect klein, in verhouding tot de grootte van de onzekerheid t.a.v. de snelheid van de vleermuis, die immers geen constante snelheid vliegt en ook nog eens bochten maakt waardoor er veel veranderingen in de snelheid t.o.v. de waarnemer ontstaan. Het maakt ook niet uit wanneer beide in de zelfde richting bewegen. We mogen rekenen met de resulterende relatieve snelheid tussen bron en ontvanger en of de geluidsgolven daardoor ingedrukt of uitgerekt worden.

In onze praktijk van luisteren naar vleermuizen – vanuit een bewegende auto – zijn de effecten het sterkst wanneer beide op de lijn van de weg bewegen. Maar de vleermuizen zullen variëren in vliegsnelheid en ook bochten maken. Ze hebben m.a.w. een snelheid onder een – wisselende – hoek

t.o.v. de rijrichting van de auto. Ook dat maakt niet uit, het blijft gaan om de relatieve snelheid, en om of die naar elkaar toe of van elkaar af gericht is. De grootte van de werkelijke snelheid en richting van die snelheid van de vleermuis wordt geprojecteerd op de lijn van de auto (vector projectie).

Voor het rekenen in ons rekenvoorbeeld gaan we er van uit dat beide objecten naar elkaar toe bewegen en dat ze op een lijn bewegen. In plaats van een voortdurende vectorproject van de snelheid en richting van de vleermuis, nemen we aan dat de snelheid van de vleermuis op de lijn van de auto varieert tussen 3 en 13 meter per seconde. En we nemen aan dat die bandbreedte zowel de gewone dwergvleermuis als de rosse vleermuis omvat. Voor de auto werken we met een snelheid rond 25 km/u (ofwel ca 7 m/s), de aanbevolen snelheid tijdens het rijden van een NEM-VTT transect. Dat levert een relatieve snelheid van tussen 10 en 20 m/s op. Daarna berekenen we het ook vanuit een bewegende vleermuis (10 en 20 m/s) en stilstaande waarnemer, evenals voor een "stilstaande vleermuis" en bewegende waarnemer (10 en 20 m/s).

We berekenen de grootte van het effect met de formule: $f_w = f_0 \cdot (\sqrt{c \pm v_w}) / (\sqrt{c \pm v_b})$

f_w = Waargenomen frequentie

f_0 = De door de vleermuis gebruikte frequentie

c = snelheid van de golf in de lucht, geluidssnelheid (343 m/s)

v_b = snelheid van de bron

v_w = snelheid van de waarnemer.

Hierbij is naar elkaar toe: $(\sqrt{c + v_w}) / (\sqrt{c - v_b})$, en van elkaar af $(\sqrt{c - v_w}) / (\sqrt{c + v_b})$, zie Tabel 1.

Tabel 1. Rekenvoorbeeld voor Dopplereffecten van de snelheid van de auto en de vleermuis in de aanpak van NEM-VTT.

f_0	v	v_w	v_b	$f_w ><$	verschuiving	$f_w <>$	verschuiving
kHz	m/s	m/s	m/s	kHz	kHz	kHz	kHz
Vleermuis/bron en auto/waarnemer bewegend							
45	343	7	3	46,3	1,3	43,7	-1,3
45	343	7	13	47,7	2,7	42,5	-2,5
20	343	7	3	20,6	0,6	19,4	-0,6
20	343	7	13	21,2	1,2	18,9	-1,1
Alleen Vleermuis/bron bewegend							
45	343	0	10	46,4	1,4	43,7	-1,3
45	343	0	20	47,8	2,8	42,5	-2,5
20	343	0	10	20,6	0,6	19,4	-0,6
20	343	0	20	21,2	1,2	18,9	-1,1
Alleen auto/waarnemer bewegend							
45	343	10	0	46,3	1,3	43,7	-1,3
45	343	20	0	47,6	2,6	42,4	-2,6

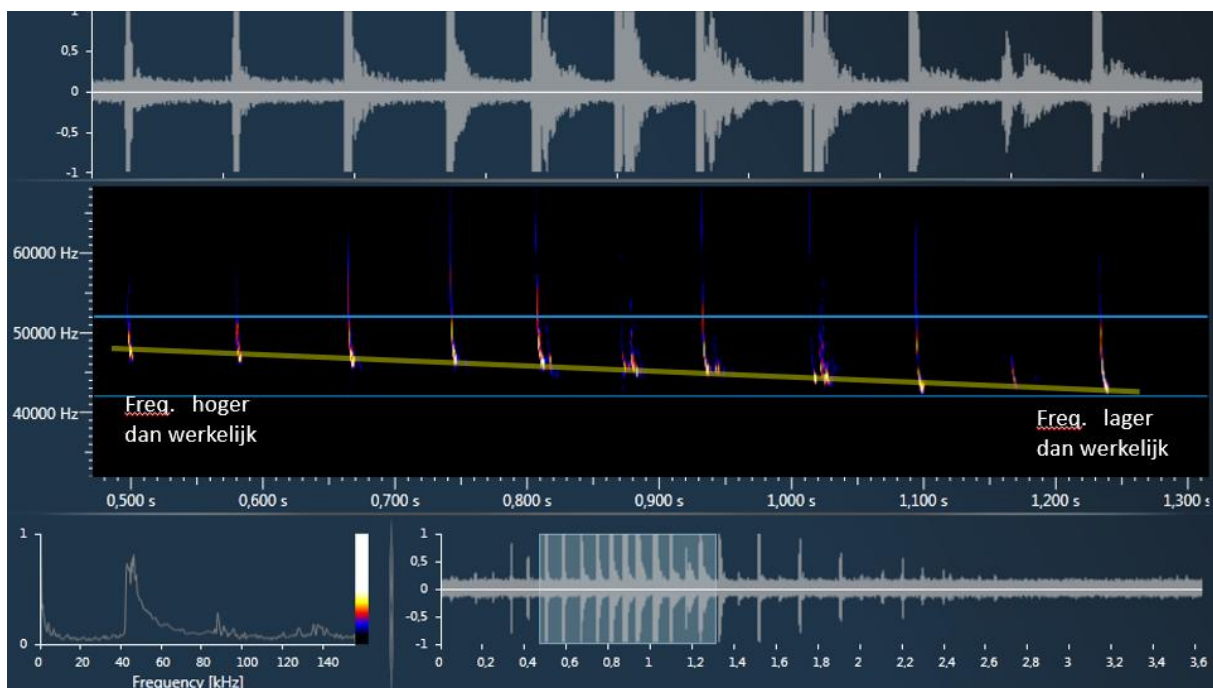
20	343	10	0		20,6		0,6		19,4		-0,6
20	343	20	0		21,2		1,2		18,8		-1,2
> < naar elkaar toe					< > van elkaar af						
f_w	=	$f_0 \cdot$	$(v + v_w)$		f_w	=		$f_0 \cdot$	$(v - v_w)$		
			$(v - v_b)$						$(v + v_b)$		

We zien dat we bij het rijden van een transect, met de gegeven snelheden voor auto en vleermuis, en rekenend met op een lijn naar elkaar toe bewegende en van elkaar af bewegende vleermuis en auto, het QCF-deel van de puls van de gewone dwergvleermuis te maken heeft met een 'Doppler shift' verschuiving van $\pm 1,3 - 2,6$ kHz en de rosse vleermuis van $\pm 0,6 - 1,2$ kHz.

→ We moeten bij het beschrijven van de frequenties van vleermuisgeluid en het herkennen van soorten aan de hand van frequenties, rekening houden met de Dopplershift.

De Dopplerverschuiving geeft ook een indicatie van het vlieggedrag. Bij een rechtlijnige passage van een op ons af vliegende vleermuis is de verschuiving relatief constant, eerst positief en dan negatief (Figuur 7). Maar een jagende vleermuis die vaak de richting verandert ten opzichte van de waarnemer verandert de verschuiving tijdens de passage voortdurend. Hoe sneller de jagende vleermuis vliegt hoe meer de onregelmatigheid opvalt omdat dan de relatieve verschillen groter zijn.

→ Het Dopplereffect geeft een indicatie van het vlieggedrag.



Figuur 7. Dopplereffect. Bij een rechtlijnige passage van een op ons af vliegende vleermuis is de verschuiving relatief constant, eerst positief en dan negatief.

2.12 Vleugelslagfrequentie en pulsherhalingsfrequentie

Bij de echolocatie produceren vleermuizen meestal een doorgaand snel ritme van echolocatiepulsen achter elkaar. Hoe snel en hoe constant dat ritme is hangt af van de soort en de echolocatietask die het dier probeert uit te voeren.

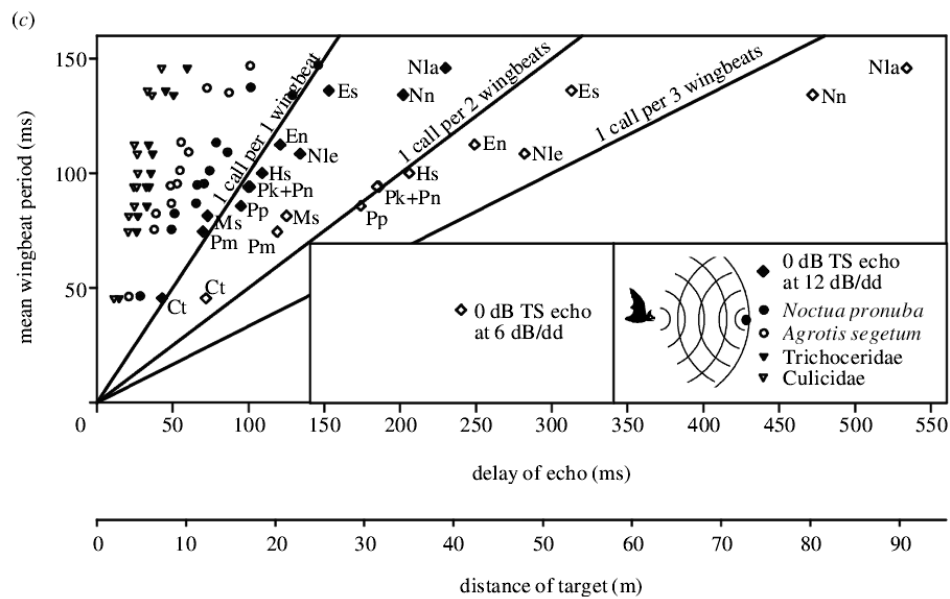
→ *Pulsherhalingsfrequentie en ritme zijn twee belangrijke parameters voor de beschrijving van de echolocatie van een soort*

Het is van belang de achtergrond daarvan te bestuderen. De geluidsintensiteit van ultrasone echolocatiegeluiden van sommige soorten vleermuizen is zeer hoog. Het zijn harde tot zeer harde geluiden. Er zijn geluidsniveaus gemeten van 120–130 dB SPL³ (op 10 cm afstand). Maar andere soorten gebruiken weer relatief zeer zachte geluiden van 80 dB SPL. In sommige situaties gebruiken vleermuizen in zijn geheel geen echolocatiegeluiden. Dit is bv. regelmatig waar te nemen bij het uitvliegen uit een verblijfplaats. Doordat vleermuizen een goed ruimtelijk geheugen hebben, is het niet altijd noodzakelijk om te roepen. Ook zijn er prooidieren die voor vleermuizen goed hoorbare geluiden maken, waardoor echolocatiegeluid alleen voor het oriënteren nodig is, maar niet voor het lokaliseren van prooi. Voorbeelden zijn op bladeren lopende insecten (prooi voor grootoorvleermuizen), parende vliegen (prooi voor ingekorven vleermuis), roepende sprinkhanen (prooi voor kleine vale vleermuis) of op dorre bladeren lopende kevers (prooi voor vale vleermuis).

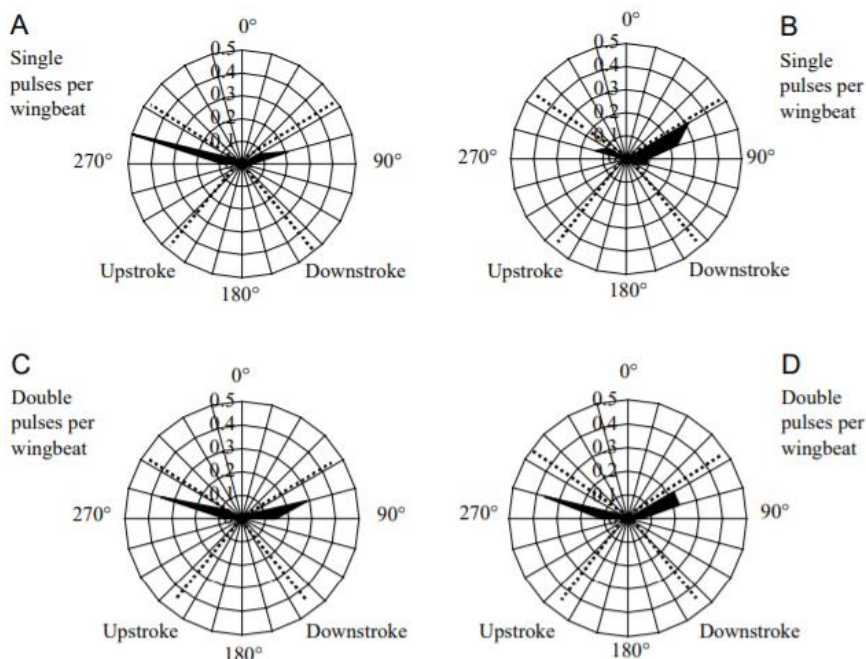
Het maken van echolocatiegeluiden met een hoge intensiteit kost vleermuizen zeer veel energie. Vleermuizen koppelen echolocatie daarom aan hun vleugelslag. Wanneer de vleugels naar beneden worden bewogen, wordt de borstkast ook ingedrukt. Door tegelijkertijd de lucht uit de longen te laten ontsnappen en via de stembanden te laten gaan, wordt 80% van de energiekosten voor het roepen gespaard. Ook zijn de roepen relatief kort, ongeveer 10% van de totale tijd (m.u.v. de hoefijzerneuzen).

De meeste vleermuizen roepen 1 keer per 1, 2 of 3 vleugelslagen (Figuur 8). Het roepen vindt plaats tijdens de neergaande slag, wanneer de longen worden ingedrukt. Door de herhaling van het roepen in de neergaande slag, maar niet in de opgaande slag, ontstaan ritmes als het 'galopperen' of 'tapdansen'. Dichterbij de prooi of obstakels wordt deze frequentie verhoogd tot 1–3x per vleugelslag. Bij hoge roepsnelheden worden de signalen zelfs verdeeld over de neergaande slag én het begin en einde van de opgaande slag (zie ook Figuur 9 en Figuur 10).

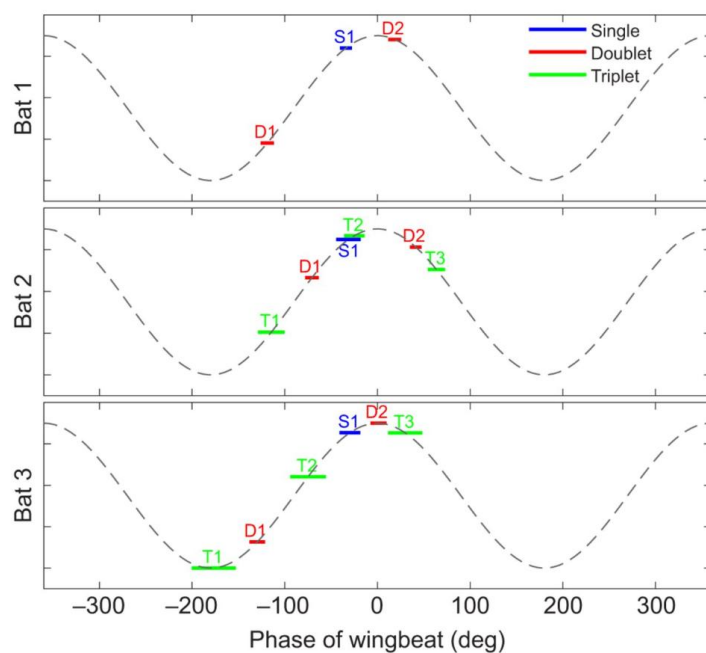
³De term SPL komt voor als toevoeging aan dB in de aanduiding van een geluidsniveau. Dan wordt aangegeven dat het resultaat gebaseerd is op de gemeten geluidsdruk, zonder enige vorm van filtering.



Figuur 8. De relatie tussen vleugelslag interval, pulsherhalingsfrequenties en hoorafstanden (Holderied & Helversen 2003). Er staan afkortingen van diverse Europese vleermuizen met een fm-QCF puls. (Ct is *Craseonycteris thonglongyai*, de kleinste tropische vleermuis).



Figuur 9. Concentrische roep histogrammen van twee kleine dwergvleermuizen, met links de opgaande slag en rechts de neergaande slag. De stippellijnen geven aan wat de uiterste vleugelhoeken zijn. De zwarte balken geven aan bij welke vleugelhoek in de opgaande of neergaande slag door de vleermuis geroepen wordt (Bron: Wong & Waters 2001).



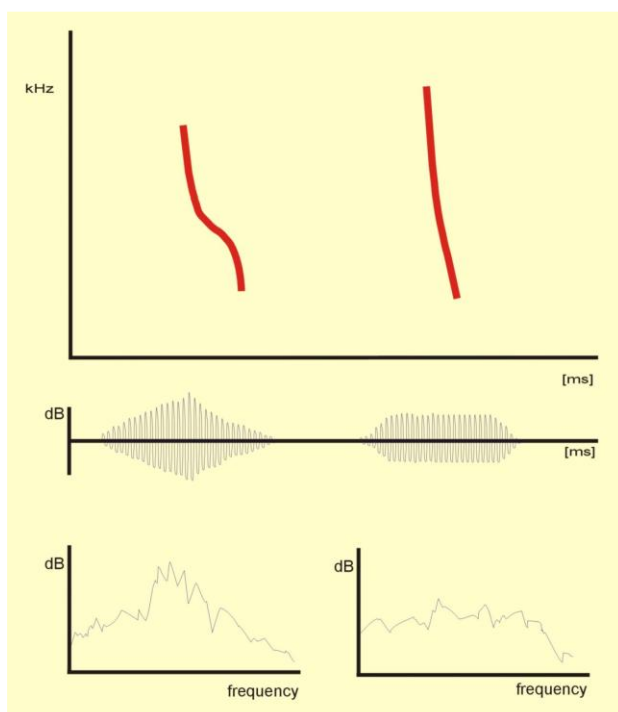
Figuur 10. Fase-Roep diagram van drie jagende kleine dwergvleermuizen. Op het moment dat de vleugels naar beneden worden bewogen, wordt er 1x (S), 2x (D) of 3x (T) geroepen.

3 Hoe worden vleermuisgeluiden weergegeven?

De geluiden van vleermuizen kunnen op verschillende wijze grafisch worden weergegeven. De meest gebruikte zijn:

- Het sonogram, de frequentie [kHz] in de tijd [ms], dat soms ook spectrogram wordt genoemd;
- Het oscillogram, de waargenomen geluidssterkte/amplitude [dB] in de tijd [ms];
- Het powerspectrum of vermogensspectrum, de geluidsenergie [dB] per frequentie [kHz].

Ieder grafiektype maakt specifieke informatie zichtbaar (Figuur 11). In de paragrafen in dit hoofdstuk bespreken we het sonogram, oscillogram, powerspectrum en een histogram met inter-puls-intervallen.



Figuur 11. Twee verschillende puls-typen weergegeven in een sonogram (boven), een oscillogram (midden) en powerspectrum (onder).

3.1 Het sonogram / spectrogram

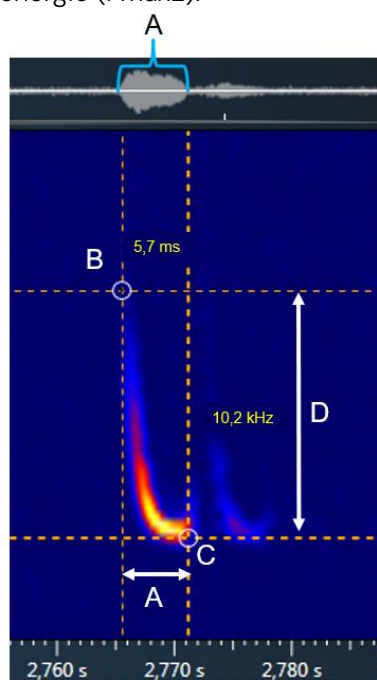
Vleermuisgeluiden kunnen worden weergegeven in sonogrammen (Figuur 13). Dit is in de basis een grafische weergave van het verloop van de frequentie in de tijd. De geluidssterkte kan in zo'n beeld worden weergegeven door middel van een kleurverloop. De grenswaarden voor de kleuren zijn in veel geluidsanalyseprogramma's in te stellen door middel van de instellingen "Luminance/Amplitude contrast" en "Contrast/Threshold".

De dikte van de lijn is instelbaar maar geeft ook een mate van onnauwkeurigheid aan van de frequentiebepaling. De in een opname aanwezige frequenties worden door middel van een "Fast-Fourier-Transformatie" (afgekort: FFT) berekend. Het tijdsvenster waarover die FFT wordt berekend is de zogenaamde "FFT-size". Hoe langer dat tijdsvenster voor FFT, des te hoger wordt de

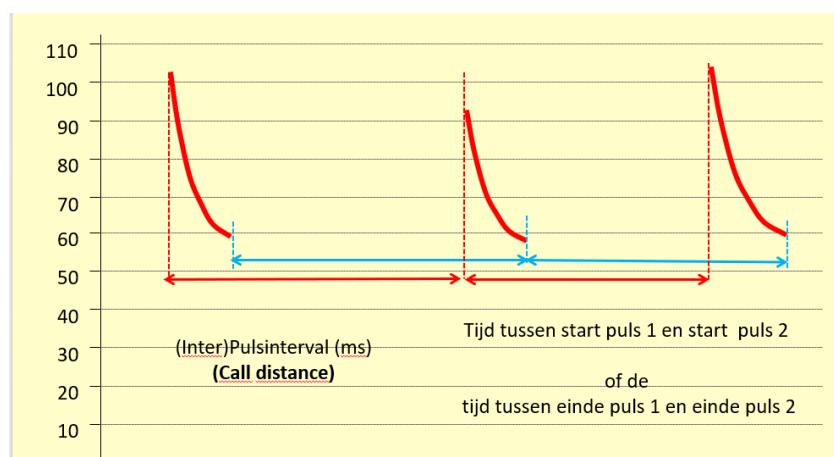
frequentieresolutie. Maar daarmee wordt de tijdsresolutie slechter. Verschillende geluidsbewerkingsprogramma's lossen dit op door meerdere FFT berekeningen uit te voeren met licht verschoven tijdvensters (Figuur 14).

- In een sonogram kan van een puls de pulslengte, de startfrequentie, de eindfrequentie, de bandbreedte en de piekfrequentie worden bepaald (Figuur 12);
- In een sonogram kan het pulstype worden bepaald;
- In een sonogram kan de interpulsafstand worden bepaald (Dit is de tijd tussen de start van puls 1 en de start van puls 2 of de tijd tussen het einde van puls 1 en het einde van puls 2), zie Figuur 13.

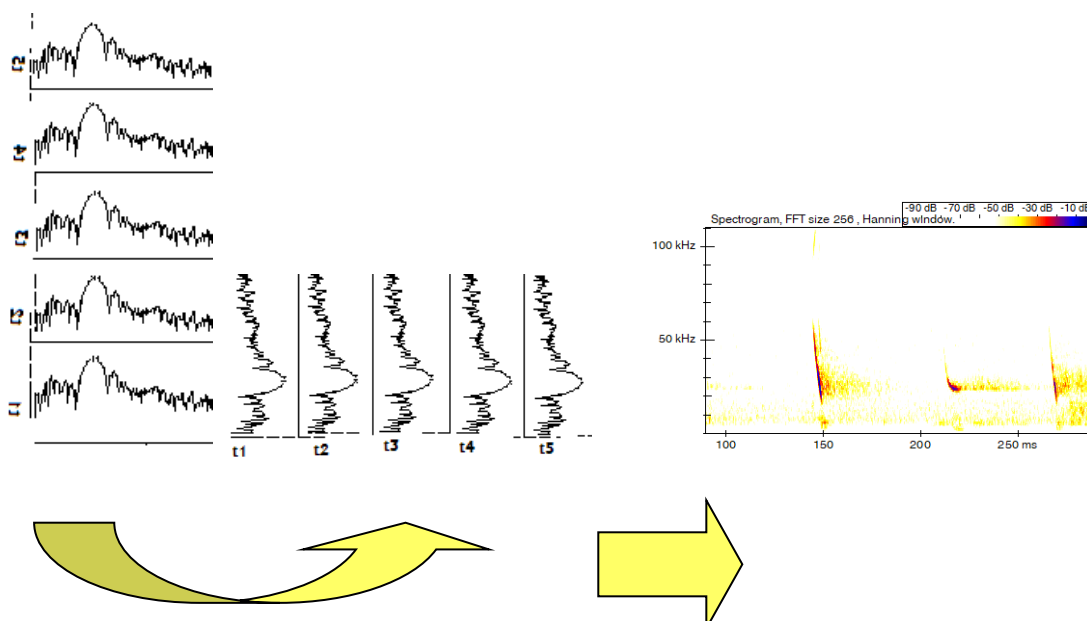
De frequentie van het vlakste deel van de puls komt vrijwel overeen met de frequentie met de piek-energie (FmaxE).



Figuur 12. In een sonogram kan de pulslengte (A), de startfrequentie (B), de eindfrequentie (C), de bandbreedte (D) en de piekfrequentie worden bepaald.



Figuur 13. In een sonogram kan de afstand van het begin van de puls tot het begin van de volgende puls, worden bepaald (interpulsafstand). Dit is de tijd tussen de start van puls 1 en de start van puls 2 of de tijd tussen het einde van puls 1 en het einde van puls 2.



Figuur 14. Meerdere tijdstapjes van een spectrogram, worden vertaald naar kleuren in een sonogram. Bron: F. Cornelis.

3.2 Het oscillogram

Een andere weergave van geluid is het oscillogram. Dat is een grafiek van de (waargenomen) geluidsstrekte, ofwel het amplitudeverloop, in de tijd (Figuur 15). Daarin wordt dus het verloop van de geluidsstrekte (in dB) in de tijd (ms) weergegeven.

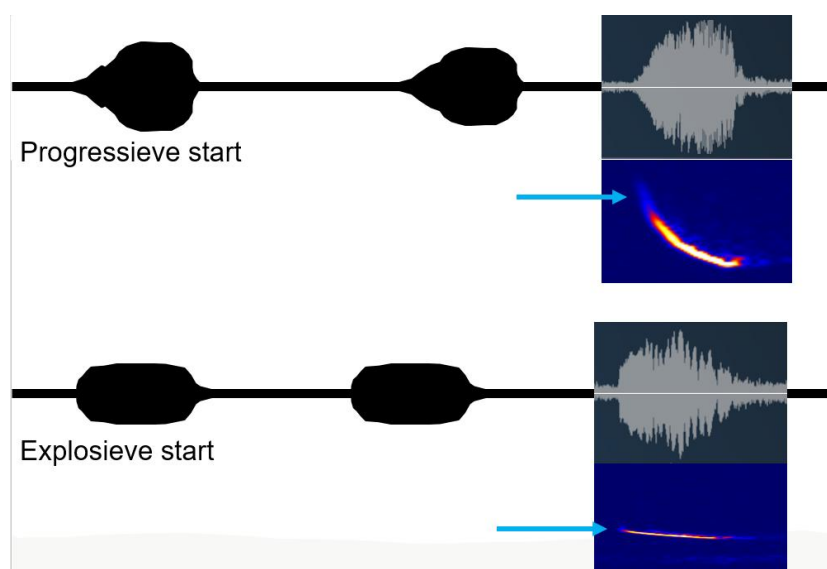
- Een oscillogram laat de energieverdeling over de puls zien.

Aan de hand van een oscillogram kan de vorm van de omhullende enveloppe, van het geluid, en daarmee de amplitudemodulatie van een puls worden bepaald.

- In een oscillogram kan worden bepaald waar in de puls (in de tijd) de piek in geluidsstrekte ligt.

De verdeling van de energie over de puls kan verschillende vormen hebben: ovaalvormig, sigaarvormig, kogelvormig, driehoekig (eind stijgend), driehoekig (eind dalend), en ruitvormig.

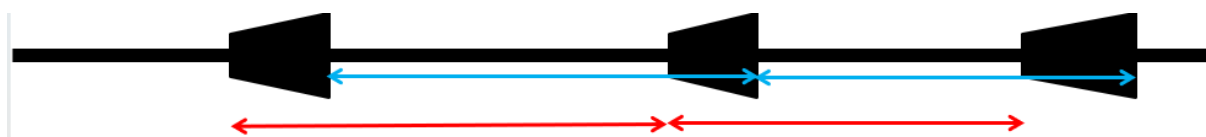
- In een oscillogram kan bepaalt worden of het geluid een progressieve of explosieve start heeft;
- of dat het geluid abrupt met een laatste piek aan energie eindigt.



Figuur 15. Het amplitudeverloop (enveloppe) van twee pulsen van de laatvlieger (boven) en twee pulsen van de rosse vleermuispulsen (beneden). Beiden zijn ovaalvormig, maar de start verschilt voor beide soorten: de laatvlieger gaat net wat langzamer naar de piek in energie toe, dit noemen we een 'progressieve start'. De rosse vleermuis is vrijwel meteen op volle energie, dit noemen we een 'explosieve start'.

Een oscillogram bevat informatie over individuele pulsen. Wanneer het oscillogram een serie pulsen na elkaar weergeeft, een zogenaamde pulstrein, geeft het bovendien informatie over de relatieve geluidsterkte tussen de pulsen, maar ook bv. over de pulsherhalingsfrequentie en het ritme.

- Van oscillogrammen kan de pulslengte van individuele pulsen worden afgelezen.
- Van oscillogrammen kan de relatieve energie van individuele pulsen in de pulstrein worden afgelezen.
- In oscillogrammen kan de afstand van het einde van de puls tot het begin van de volgende puls (inter-puls-intervallen; IPI's) worden bepaald,
- en daarmee ook over of er opvallende (on)regelmaticheden zijn in de amplitude en/of de IPI's van de pulsen in de pulstrein (ritme),
- In oscillogrammen kan de afstand van het begin van de puls tot het begin van de volgende puls (puls-afstanden) worden bepaald (pulsherhalingsfrequentie of pulsen/seconde), zie Figuur 16.



Figuur 16. In oscillogrammen kan de afstand van het begin van de puls tot het begin van de volgende puls, worden bepaald (interpulsafstand). Dit is de tijd tussen de start van puls 1 en de start van puls 2 of de tijd tussen het einde van puls 1 en het einde van puls 2.

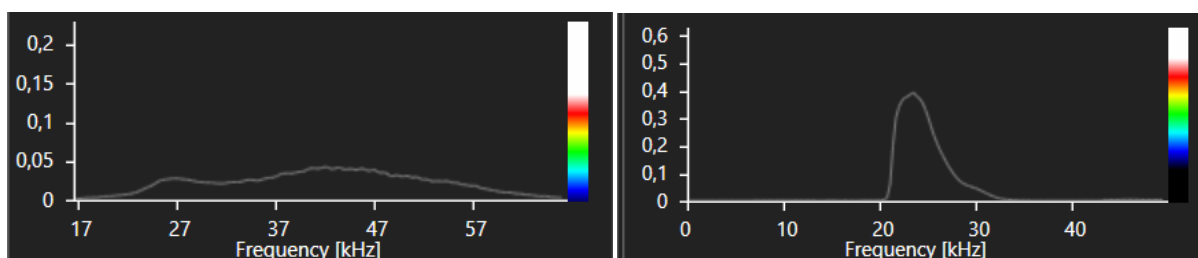
Ook kunnen twee vormen van interferentie herkend worden. Het golvend groter en weer kleiner worden van de amplitude binnen een waargenomen puls, het hebben van knopen, duidt op overlap van twee echo's. Een ongelijkheid tussen het positieve deel en het negatieve deel van de puls, het deel van het oscillogram boven en onder de O-lijn, duidt op de aanwezigheid van relatief sterke boventonen.

- *In een oscillogram kan worden bepaald of er interferentie is.*
- *In een oscillogram kan worden bepaald of er een sterke boventoon aanwezig is.*

3.3 Het powerspectrum

Daarnaast bestaan er ook nog de mogelijkheid om een powerspectrum te maken. Daarin wordt de aanwezige energie per frequentie weergegeven (Figuur 17). Meestal worden de amplitudes voor een gekozen interval per frequentieklasse opgeteld.

- *Uit het powerspectrum kan goed de piekfrequentie worden afgelezen,*
- *Met het powerspectrum kan ook van gedeeltes van een signaal de frequentie worden bepaald.*
- *Uit het powerspectrum kan de verdeling van de energie over de frequenties worden bepaald.*

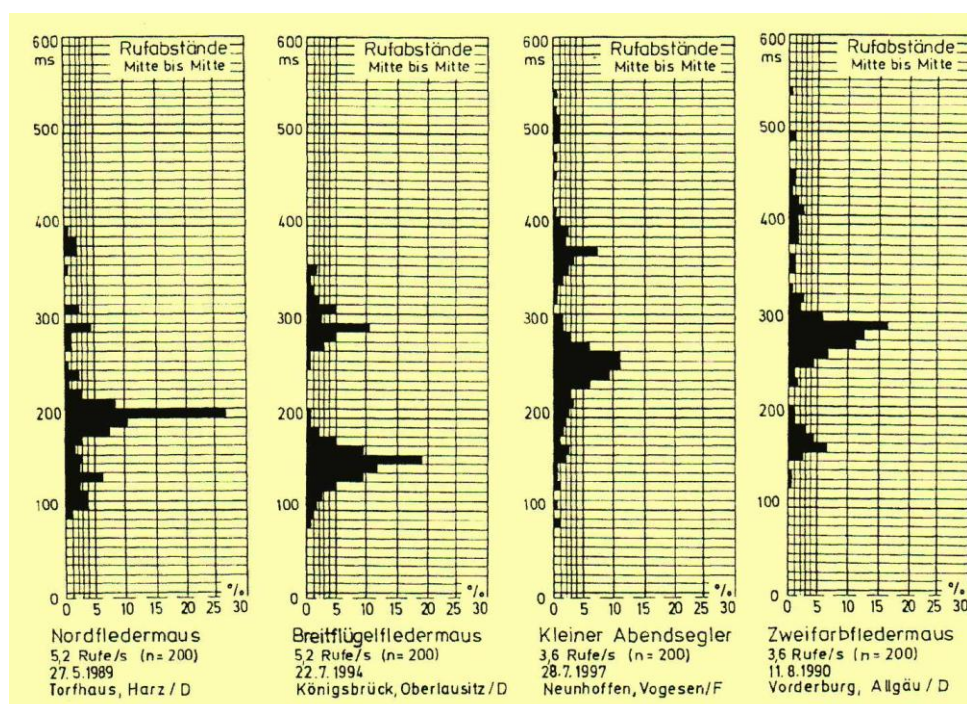


Figuur 17. In een powerspectrum wordt de aanwezige energie per frequentie weergegeven. Links zie je een voorbeeld van een meer gelijkmatige energieverdeling (franjestaart), rechts een voorbeeld van een meer gepiekte energieverdeling (rosse vleermuis).

3.4 Een histogram met inter-puls-intervallen

Sommige geluidsanalyseprogramma's kunnen van langere opnamen de intervallen tussen de pulsen ofwel de inter-puls-intervallen (inter-puls-afstanden) meten en weergeven in een staafgrafiek. Dit geeft een beeld van de pulsherhalingsfrequentie en (on)regelmatigheden of variatie daarin en daarmee ook van het ritme.

- *Uit een histogram van inter-puls-intervallen kan worden bepaald wat de variatie in inter-puls-intervallen is en of er een regelmaat in de variatie is.*



Figuur 18. Uit een histogram van inter-puls-intervallen kan worden bepaald wat de variatie in inter-puls-intervallen is en of er een regelmaat in de variatie is.

4 Welke factoren hebben effect op de geluidsopname en hoe goed een opname te determineren is?

Niet elk geluid dat een vleermuis produceert en niet elk geluid dat we waarnemen of opnemen is op naam te brengen. Eén van de belangrijkste voorwaarden voor de determinatie van opgenomen geluiden met een analyseprogramma is een goede kwaliteit van de opname. Er zijn diverse factoren die effect hebben op de kwaliteit van de geluidsopname en die bepalen hoe goed een opname te determineren is:

- Het gedrag van de vleermuis
- Afstand, temperatuur en luchtvochtigheid
- De opnamehoek (hoek richting vleermuis en richting microfoon)
- De omgeving van de opname
- Opnametechniek
- Oversturen
- Ondersturen
- Te lage sampling frequentie bij modelleren
- Eigenschappen, kwaliteit en slijtage van de microfoon

Bij het rijden van transecten heb je weinig invloed op de kwaliteit van de opname en geen invloed op de omgeving. Veel van de opnamen zullen van een matige tot redelijke kwaliteit zijn.

4.1 Gedrag van de vleermuis

Iedere soort vleermuis is op zijn eigen unieke wijze aangepast aan zijn omgeving. Bovendien zijn echolocatiegeluiden, in tegenstelling tot de zang bij vogels, een jachtinstrument.

Wanneer vleermuizen zoeken naar prooi worden pulsen, intervallen en ritmes gebruikt die minder precieze informatie leveren, maar dan wel met een grotere reikwijdte en dus over een grotere ruimte informatie geven.

→ *Zoekfase – Detectiefase: is er iets?*

Als ze dan prooi detecteren wordt het geluid, worden de kenmerken van hun echolocatie, preciezer en meer gericht op de prooi. En naarmate ze dichterbij komen maken ze het geluid steeds preciezer. → *Detectiefase – Benaderingsfase: Is het een prooi? Waar bevindt het zich w.b.t. afstand en richting? Waar beweegt het naar toe en hoe snel? Is het een rechte of complexere baan van bewegen?*

Wanneer ze dan besluiten daadwerkelijk te gaan proberen die prooi te vangen, gaan ze over op de meest precieze echolocatie. Pulsen, intervallen, pulsherhalingsfrequentie en ritmes zijn dan zo ingericht dat ze zeer precieze informatie verkrijgen uit de echo's, m.b.t. in welke richting en op welke afstand, met andere woorden, op welke precieze positie het object zich bevindt en waar ze gaan toeslaan. Ze zijn dan al vlakbij, en reikwijdte en grootte van de ruimte waarover ze informatie krijgen zijn dan ook niet meer relevant.

→ *Benaderingsfase – Vangstfase of vangstbuzz: Wat is de exacte plek? Waar plaats ik de vleugel, staartvlieghuid of achterpootjes zo dat ik de prooi kan pakken?*

De overgangen van "iets detecteren" tot het uiteindelijk "pakken van de prooi", zijn geen harde overgangen, maar ze zijn ook niet geleidelijk. Er is sprake van een – situatieafhankelijke – snellere of

minder snelle overgang naar de volgende fase.

De aanpassingen van het geluid hebben steeds te maken met wisselende informatiebehoefte in relatie tot de wisselende afstand tot de (mogelijke) prooi, met de wisselende behoefte aan reikwijdte, detectievolume, nauwkeurigheid en resolutie in richting en afstand. De afstand tot de prooi, maar ook de afstand tot bv. een tak die in de weg kan zitten, of de stootvoeg waar ze willen invliegen, maakt dus dat het geluid sterk verandert.

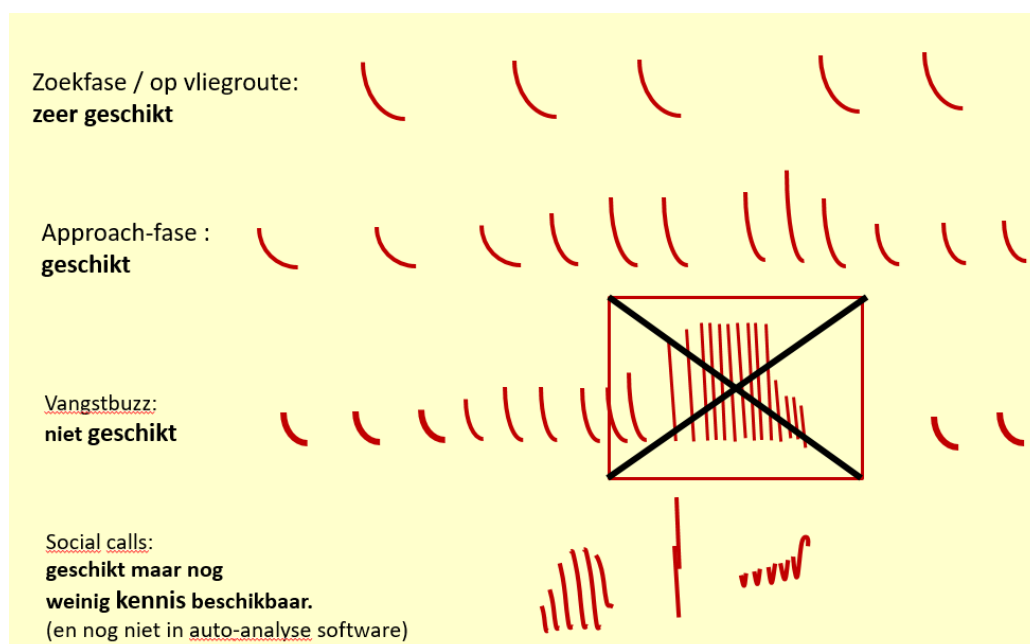
Vleermuizen kunnen zich, zeker in koudere en relatief voedselarmere omgeving, niet veroorloven te specialistisch te zijn. Afhankelijk zijn van slechts één prooi-soort of beperkte groep aan prooi-soorten, of deze slechts in één omgeving, op maar één manier, kunnen opsporen en vangen zou een riskante strategie zijn. Aanbod aan voedsel maar ook de bejaagbaarheid daarvan is immers veranderlijk in de loop van het seizoen en/of bij wisselende weersomstandigheden. De plek waar insecten wel of niet zwermen en bejaagbaar zijn, is bv. afhankelijk van temperatuur, windsnelheid en neerslag.

Het jagen op andere prooi-soorten en/of in een andere omgeving vraagt er om flexibel te zijn in vlieggedrag en echolocatiegeluid. Dat betekent ook dat er dus niet één enkele geluidspuls of één enkele set aan waarden voor de beschrijvende parameters specifiek is voor één vleermuissoort.

- *Het doorlopen van de zoekfase, detectiefase, benaderingsfase en uiteindelijk de vangstfase, m.a.w. de afstand tot de prooi, leidt tot veranderingen van de pulsen, inter-puls-afstanden, pulsherhalingsfrequentie en ritme.*
- *Gaan jagen op andere prooi-soorten, in een andere jachtomgeving of bv. op plekken waarin de afstand tot de prooi kleiner of groter is, leidt tot veranderingen van de pulsen en inter-puls-afstanden, pulsherhalingsfrequentie en ritme.*
- *De afstand van de vliegende vleermuis tot objecten in de omgeving, leidt tot veranderingen van de pulsen en inter-puls-afstanden, pulsherhalingsfrequentie en ritme.*
- *De geluiden uit de 'Zoekfase – Detectiefase', het grootste deel van de 'Detectiefase – Benaderingsfase' tot soms het begin van de 'Benaderingsfase – Vangstfase' laten de meest duidelijke soort-specifieke kenmerken zien. De pulsen en deze delen van de pulstreinen zijn het meest geschikt om soorten op "naam" te brengen (Figuur 18).*
- *De verandering van kenmerken in eigenschappen in een vangstbuzz zijn soms diagnostisch voor een soortgroep.*

Maar geluid is voor vleermuizen niet alleen een instrument om te jagen en zich te oriënteren. Zij gebruiken ook regelmatig (lager frequente) "sociale" geluiden om contact met elkaar te houden, elkaar individueel te kunnen herkennen, hun paarbereidheid aan te geven of concurrenten te verjagen. Sociale geluiden zijn soms variaties van de voor echolocatie gebruikte geluiden. In principe zijn sociale geluiden soortspecifiek. Maar van de variatie in sociaal geluid van alle individuele soorten is minder bekend dan het echolocatiegeluid. Dat laatste is immers bijna altijd te horen als ze rondvliegen, terwijl sociaal geluid alleen wordt gebruikt op het moment dat sociale geluiden nodig zijn.

- *Sociale geluiden zijn soortspecifiek en kunnen – als ze bekend zijn – helpen bij het op "naam" brengen.*



Figuur 19. Pulsen en pulstreinen, geschikt en ongeschikt voor de soortherkenning.

4.2 Het effect van afstand, temperatuur en luchtvochtigheid

Het geluid van bv. een vleermuis, begint min of meer op een punt. Vervolgens spreidt het geluid over een steeds groter oppervlak uit. Daardoor wordt de sterkte van het geluid, de amplitude, steeds lager. Hoe langer de weg door de lucht, hoe meer spreiding, hoe minder energie er nog over blijft. Dit zogenaamde spreidingsverlies geldt voor alle geluid, los van de frequentie.

Bovenop het spreidingsverlies worden geluiden gedempt door de atmosfeer. Ook hier geldt hoe langer de weg door de lucht, hoe meer demping en hoe minder energie er nog over blijft. Bovendien neemt de mate van demping toe met de frequentie. Bij de, ten opzichte van bv. vogels, veel hogere frequenties van vleermuizen, werkt dit sterk door in wat wij nog waarnemen of registreren met een detector. Bij vleermuizen die op grotere afstand vliegen “verdwijnen” door dit effect de hoogste frequenties uit de opname en wordt de gemeten startfrequentie steeds lager. Wordt de afstand nog groter, dan wordt het geluid helemaal niet meer geregistreerd door de bat detector. Ook voor ander geluid geldt natuurlijk dat er een maximale afstand is waarover het nog gehoord wordt. Maar die afstand is bij vleermuizen met hun hoogfrequente echolocatiegeluid relatief klein.

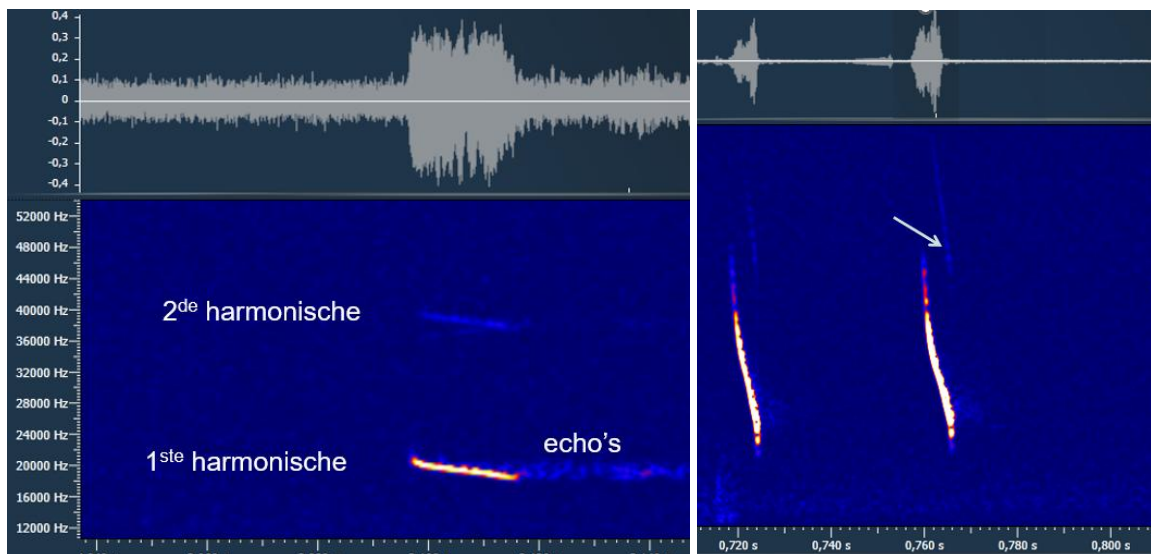
Wanneer de startfrequentie (F_{start}) van een puls belangrijk is voor het onderscheiden van vleermuissoorten, dan zullen determinaties van - minder goede - opnamen, die de hogere frequenties missen, al gauw niet verder komen dan determinatie tot op een soortgroep.

Ook de luchttemperatuur en de luchtvochtigheid zijn van invloed op de mate van demping (Figuur 21). Bij hoge luchtvochtigheid, bv. in een tropisch regenwoud, of bij nevel of mist in Nederland, is er meer demping en worden de hogere frequenties nog minder goed waargenomen.

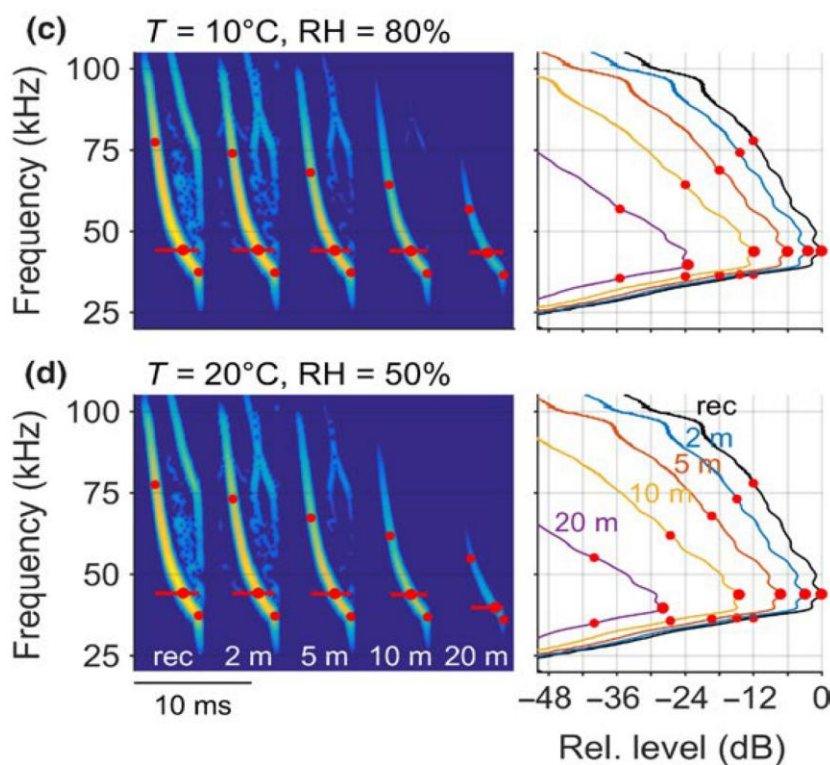
Het effect van luchttemperatuur en luchtvochtigheid is wederom het grootste t.a.v. de startfrequentie. Maar de factoren afstand, temperatuur en luchtvochtigheid hebben ook een meetbaar effect op de piekfrequentie.

- *Analyseren van vleermuisgeluid is vooral goed mogelijk aan de hand van redelijk tot goed opgenomen geluiden.*

Goede opnamen zijn te herkennen aan een goede signaal/ruis verhouding en/of de aanwezigheid van (zwakke) boventonen (Figuur 20). Aangezien geluidsterkte in decibels worden weergegeven (logaritmisch) is de signaal verhouding eenvoudig te bepalen door van signaalsterkte het ruisniveau af te trekken.



Figuur 20. De tweede harmonische boventoon is hier opgenomen. Een indicatie dat de ultrasone geluiden van dichtbij zijn opgenomen.



Figuur 21. Berekende effect van afstand, temperatuur en relatieve luchtvochtigheid op de meetwaarden. Startfrequentie (F_{start}), frequentie met de meeste energie (F_{maxE}), eindfrequentie (F_{eind}) en pulslengte (rode streep) op een typische puls van een vleermuis uit het geslacht *Myotis*.

4.3 Het effect van de opnamehoek

Ultrasone geluiden zijn voor mensen alleen waarneembaar als deze getransformeerd worden tot lager frequente geluiden of tot visuele beelden. Voor het opnemen wordt gebruik gemaakt van ultrasone microfoons.

Helaas is de markt voor ultrasone vleermuismicrofoons erg klein. Goede ultrasone microfoons zijn hierdoor duur en relatief groot. De meeste detectorfabrikanten gebruiken daardoor goedkopere transducers ontwikkeld voor andere doeleinden zoals hoorapparaten, afstand-meet-sensoren en gaslekmeetsensoren die toevallig ook gevoelig zijn in (een deel van) het ultrasone bereik.

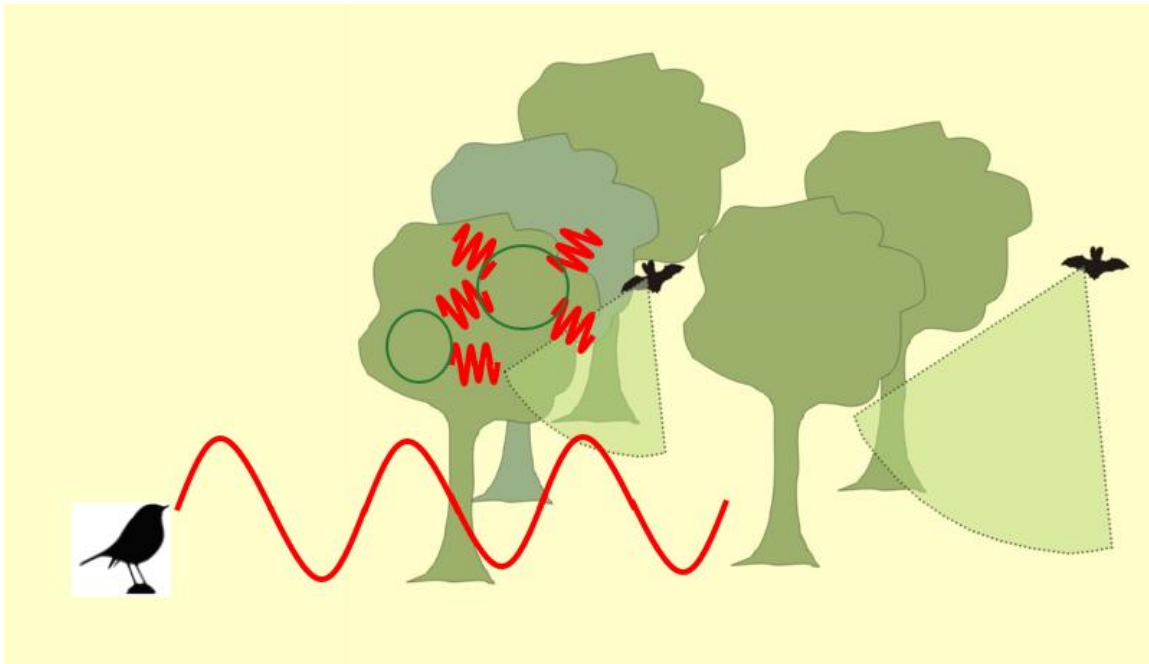
Er zijn dus verschillende typen ultrasoongevoelige microfoons in omloop en nog meer verschillende uitvoeringen. Een van de belangrijkste verschillen is hoe groot het membraan is die de geluidstrillingen moet opvangen. Hoe kleiner het membraan hoe groter de hoek is waarin deze microfoon ultrasone geluiden kan oppikken. Een rondom-gevoeligheid wordt omnidirectioneel genoemd. Hoe groter het membraan des te kleiner wordt de hoek, dit wordt directioneel genoemd.

De richtingsgevoeligheid is niet voor alle frequenties gelijk. Het kan dus voorkomen dat je een signaal redelijk hard hebt opgenomen, maar dat toch de hogere frequenties slechter worden opgenomen. Dan vliegt de vleermuis bv. niet recht op de microfoon af, maar dan vliegt hij parallel. Ook de hoek tussen de vliegrichting van de vleermuis en de richting van de microfoon in combinatie met de mate van directionaliteit van de microfoon is dus van invloed op hoe goed met name de hoge frequenties en mogelijk piekfrequenties worden geregistreerd.

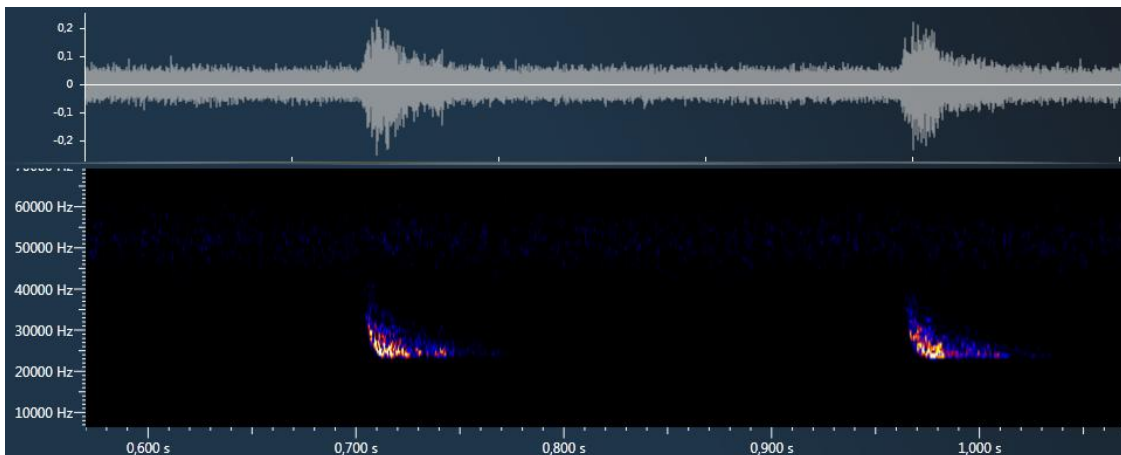
4.4 Het effect van de omgeving

Geluid wordt niet altijd direct van mond van de vleermuis naar de microfoon opgenomen. Wanneer het geluid indirect is opgenomen, bijvoorbeeld als reflectie van een hard oppervlak, een wateroppervlak of van het bladerdek, worden er altijd "meerdere pulsen door elkaar" opgenomen, dus met meerdere reflecties, of de directe puls samen met reflecties (Figuur 22). De afstand die de verschillende gereflecteerde pulsen en eventueel de directe puls afleggen is verschillend. Ze zullen dus na elkaar aankomen bij de microfoon, dit levert een opname van een wazige puls. In de akoestische literatuur wordt dit ook wel een 'mushy pulse' genoemd, ofwel een "papperige puls" (Figuur 23).

Mede hierdoor zijn opnamen gemaakt in een bosrijke omgeving vaak minder goed op naam te brengen dan opnamen gemaakt in een (meer) open omgeving. Dichter op de vegetatie, water- of ander oppervlak vliegen, er naar toe vliegen of er vanaf vliegen, hoger of lager vliegen beïnvloeden allen hoe groot het effect van meerdere reflecties is.



Figuur 22. Meerdere reflecties van het ultrasone geluid van jagende vleermuizen in bossen en het “schone” geluid van de zang van een roodborst. De laagfrequente geluiden buigen om takken en stammen heen, maar het ultrasone geluid wordt in diverse richtingen gereflecteerd.

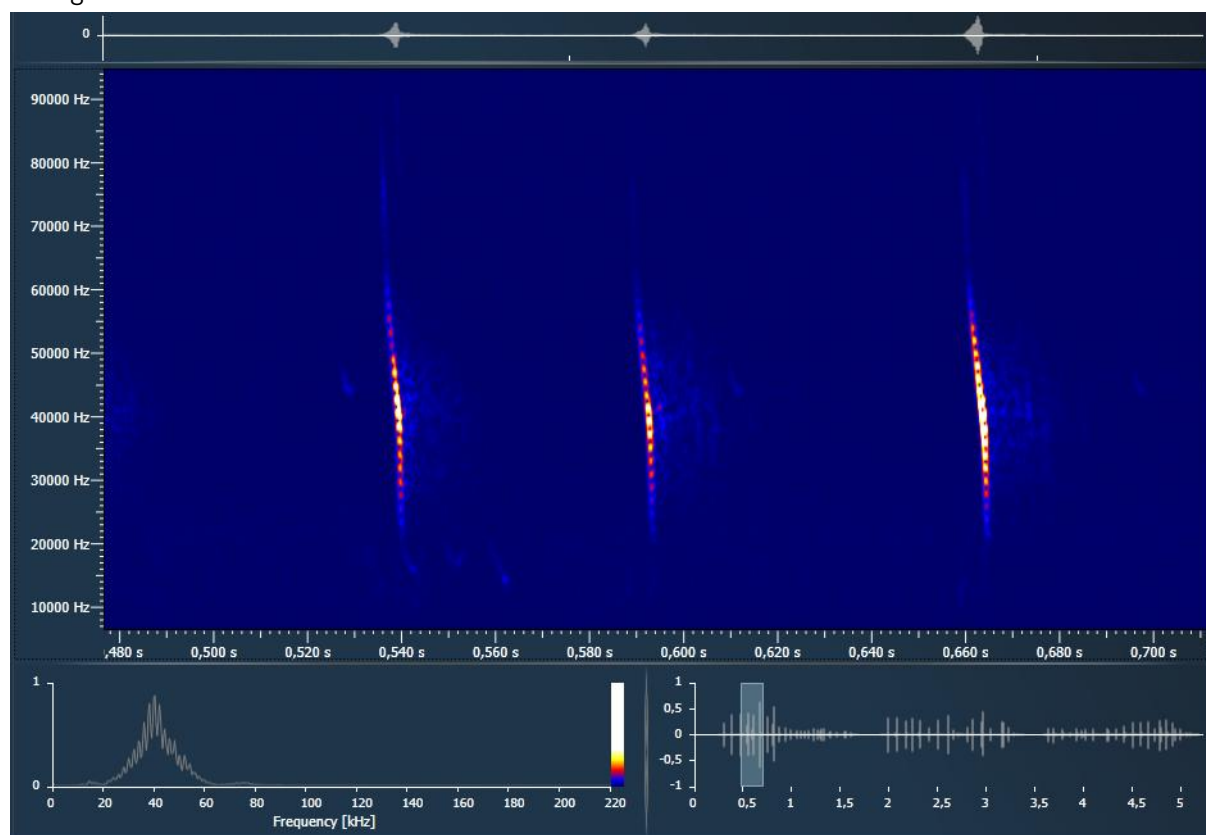


Figuur 23. Een voorbeeld van wazige of papperige pulsus: Een opname door het bladerdak heen van een *Nyctalus* soort.

Bij soorten zoals de watervleermuis en meervleermuis, die vlak boven het wateroppervlak vliegen nemen wij vrijwel altijd het directe geluid plus een net wat later binnenkomend indirect geluid of reflectie van het wateroppervlak op. De opgenomen geluiden hebben daardoor een interferentiepatroon, welke zowel in een sonogram, oscillogram als powerspectrum te herkennen is. De frequentie waar de energie veel geringer is noemen wij ‘knopen’.

De aanwezigheid van deze knopen (Figuur 24) maakt het moeilijker om exact de frequentie met meeste energie (de FmaxE) maar ook de start- en eindfrequentie te bepalen. Het hebben van deze knopen is niet diagnostisch voor een soort, maar diagnostisch voor een bepaalde omgeving of ondergrond. De vleermuis vliegt vlak boven water of bij een ander hard oppervlak. Deze knopen zijn soms ook aanwezig in opnamen van baardvleermuizen, laatvliegers, rosse vleermuizen of gewone

dwergvleermuizen.



Figuur 24. Een opname van een watervleermuis, hier met knopen door reflecties van het wateroppervlak.

4.5 Effecten vanuit de opnametechniek

Voor het kunnen analyseren van vleermuisgeluiden ben je afhankelijk van een waarneem- en opnameapparaat. Meestal gebeurt het waarnemen en opnemen met één apparaat, zoals met de Batlogger-M, Petterson D1000, Pettersson D500, Batcorder, Anabat swift, een Songmeter 4+, een Echometer of met een usbmicrofoon en een App op een mobiele telefoon.

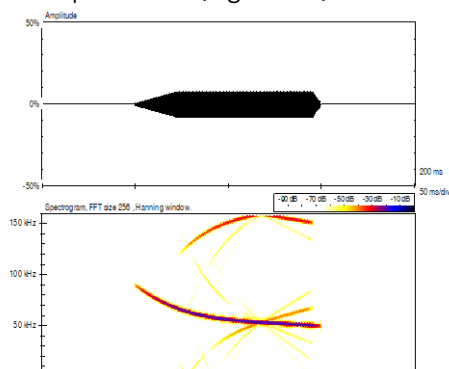
In ander gevallen worden twee apparaten aan elkaar gekoppeld. Bijvoorbeeld de combinatie van een vleermuisdetector met Time-Expansion (D240x), Tranquility, of Frequency Division (D230,) en een (digitale) geluidsrecorder. Binnen NEM-VTT wordt altijd gebruik gemaakt van de Batlogger-M.

4.6 Effecten van het oversturen

Als detector en opnameapparaat niet goed op elkaar ingesteld zijn, kan het voorkomen dat het uitgangssignaal van de detector sterker is, dan het dynamisch bereik (verschil tussen het zachtste signaal en hardste signaal dat een apparaat verwerken kan) van het opname apparaat. In zo'n geval wordt de amplitude geclipt.

Wanneer vleermuizen te dicht bij de microfoon vliegen, kan de geluidssterkte hoger zijn dan het dynamisch bereik van de detector(microfoon) en ook dan ontstaat clipping. Dit gebeurt ook met de batlogger op een auto of in een tuin. Hierdoor kunnen de geluidsanalyseprogramma's niet goed

de juiste frequenties bepalen. Dit is in een sonogram terug te zien als vreemde slingerende figuren om de puls heen (Figuur 25).



Figuur 25. Als de amplitude hoger is dan opgenomen kan worden wordt de opname 'geclipt', hierdoor ontstaat er een blokkerige golf. Hierdoor wordt in een FFT (zie ook paragraaf 3.1) de frequentie niet goed bepaald en worden er niet bestaande boventonen weergegeven. Als er geen laag doorlaatfilter in het apparaat zit worden deze zwakker en ook nog eens omgeklapt (gespiegeld) weergegeven. Bron: F. Cornelis.

4.7 “onder-uitsturen”

Naast oversturen heeft ook het 'onder-uitsturen', het te weinig uitsturen een effect. Apparaten hebben een microfoon ingang (0,001 – 0,01 Volt), een line ingang (1 Volt) of een Aux-in (0,3 volt). Een Peterson D240x heeft een analoge microfoonuitgang. Als de recorder geen microfooningang heeft (zoals de Samsung en Edirol), maar alleen een Line-in, dan moet je het binnenkomende signaal behoorlijk versterken. Dit moet je vooraf testen en instellen. Doe je dit niet dan zullen alleen de allerhardste geluiden geregistreerd worden. De rest van het signaal – en veel informatie – zit dan in de laagste bits van het digitale bereik, waar de resolutie en signaal-ruisverhouding het slechtst zijn.

4.8 Effecten van een te lage sampling-frequentie bij het digitaliseren

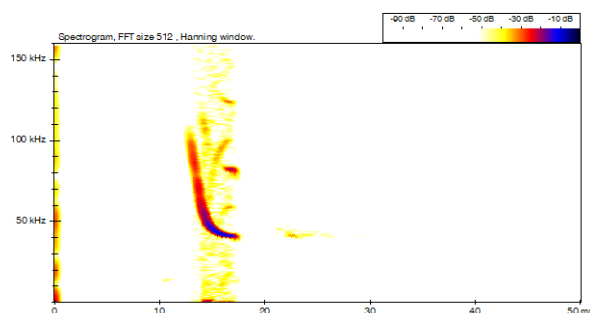
Een ander technisch probleem kan zijn dat de microprocessor of AD-converter, die het analoge ultrasone signaal in een digitale signaal om moet zetten, te langzaam is. Er zijn ten minste twee metingen per golf nodig, om later een goede bepaling van de frequentie te kunnen doen. Voor het digitaliseren moet er dus *gesampeld* worden met een frequentie die ten minste twee keer hoger is dan de hoogste frequentie in het signaal. Wil je tot 120 kHz opnemen dan moet het gehele systeem ten minste werken met een sampling van 240 kHz. Wil je een TE-signaal van 12 kHz opnemen moet je opname apparaat met 24 kHz kunnen opnemen. Toch zijn met een te lage frequentie gedigitaliseerde vleermuisgeluiden vaak nog verrassend goed te gebruiken, mits je door hebt dat het signaal vanaf de frequenties boven de halve sampling-frequentie omgevouwen wordt (zie Figuur 26).

Behalve de samplingfrequentie kan ook de 'bit-rate' worden ingesteld. Bit-rate staat voor het aantal stapjes waarin de amplitude gecodeerd wordt. Bij 8 bits is dit $2^8 = 256$ stapjes bij 16 bits is dit 65536 stapjes.

Gebruik je bv. een Pettersson D240X, dan moet je opnameapparaat op ten minste 30,7 KHz staan (Tabel 2). Bijvoorbeeld 44 kHz en 8 bits is een goede instelling, waarmee je tot 22 kHz (10 x vertraagde TE opname) prima kan verwerken. 8 bits is voldoende voor een goede resolutie in de amplitude. Hogere bit-rates vergen alleen meer opslagcapaciteit. Hogere samplefrequenties kunnen leiden tot het ontstaan van artefacten in het Analooq/Digitale proces. Let op dat detector en recorder gelijk staan afgesteld, en beiden pas bij hele harde geluiden net een beetje oversturen.

Tabel 2. Sample-frequenties en bit-rates van veel gebruikte detector-opnamesystemen.

	Sample frequentie	Bit-rate
SuperAudio (Samsung/Edirol)	96 kHz	24 bits
Pettersson D240x	307 kHz	8 bits
	153 kHz	12 bits
Pettersson D500	500kHz	16 bits
	300 kHz	16 bits
Batlogger-M	312,5 kHz	16 bits
Batcorder 2.0	500 kHz	16 bits
Echometer	384 kHz	16 bits
SM4BAT	256/384/500kHz	16 bits
Peersonic RPXA	384 kHz	16 bits
Audiomoth	384 kHz	12/16 bits



Figuur 26. Een vervormd signaal (in rood) als gevolg van een te lage bemonsteringsfrequentie wordt vervormd tot een lagere frequentie (blauw). In het sonogram "ontstaan" omgevouwen signalen. Hier wordt de tweede boventoon eerst omgevouwen en aan het einde, "binnen het bereik" correct weergegeven. Bron: F. Cornelis.

4.9 Eigenschappen, kwaliteit en slijtage van de microfoon

Een ultrasone microfoon zet verschillen in geluidsdruk om in kleine elektrische pulsjes die op hun beurt door een Analooq-Digitaal converter (AD Converter) worden omgezet in een digitaal signaal. Idealiter is zo'n microfoon even gevoelig voor alle ultrasone frequenties. Deze microfoons zijn erg duur. Daarnaast zijn ze erg vocht en windgevoelig, waarbij ook beschadigingen kunnen optreden na blootstelling aan minder gunstige omstandigheden.

De meeste batdetectors gebruiken microfoons die wel ultrasoon gevoelig zijn, maar geen vlakke respons hebben, ze zijn dus niet voor alle frequenties even gevoelig. Vaak zijn dit microfoons voor gehoorapparaten die toevallig ook ultrasoon gevoelig zijn. Eigenschappen van het membraanfolie van de microfoon bepalen waar er een knoop in de respons zit. Enkele fabrikanten gebruiken een niet lineaire versterker voor versterking van frequenties waarvoor de microfoon minder gevoelig is, om toch nog min of meer een vlakke respons te krijgen.

Grote drukverschillen kan het membraanfolie vervormen, een vochtige omgeving kan het membraan laten corroderen.

Enkele microfoons hebben een ingebakken lading die bij intensief gebruik of langdurig gebruik in vochtige omgeving verdwijnt en daardoor minder gevoelig wordt. Het is dus zaak regelmatig de microfoon te controleren op zijn gevoeligheid.

5 Het meten van geluidskenmerken

5.1 Het meten van geluidskenmerken

Er zijn tal van factoren die van invloed zijn op hoe nauwkeurig parameters of geluidskenmerken te meten zijn die we gebruiken voor soortherkenning. Het gaat bv. om signaal/ruisverhouding, spreidingsverlies, damping (relatie frequentie, temperatuur en luchtvochtigheid) en multiple-reflecties/overlappende signalen. Hoe sterk die invloed het meten verstoort is afhankelijk van het specifieke kenmerk en de grootte/sterkte van de gemeten waarde(n). De vleermuis in een geluidsopname tot op de soort determineren moet dan ook altijd gebeuren op basis van combinaties van kenmerken.

5.2 Beschrijving van de voor soortherkenning gebruikte geluidskenmerken

Er bestaan in Europa geen afspraken over een uniforme benaming voor de diverse parameters en pulstypen. Het is dus goed opletten als je van geluidsprogramma wisselt of referentiewaarden gebruikt van andere bronnen. Daarnaast worden begrippen soms door elkaar heen gebruikt.

Wij behandelen hieronder de meest gebruikte kenmerken waarmee vleermuisgeluiden zijn te beschrijven en hoe deze bepaald worden.

Daarnaast zijn er nog eens ruim 30 andere parameters. Deze worden veelal niet gebruikt wanneer mensen met de hand analyseren, maar worden wel gebruikt door geluidsherkenningsprogramma's. Dit lijkt veel, maar vaak zijn meerdere meetwaarden van stukjes van de puls nodig om bijvoorbeeld een *sweep* te kunnen vaststellen, of te meten hoe de energie over een puls verdeeld is. Deze extra parameters worden vooral gebruikt voor de herkenning van soorten binnen een soortgroep. Voor iedere soortgroep is er een eigen set van parameter om de soorten zo goed mogelijk te kunnen onderscheiden.

5.3 De typologie van vleermuisgeluiden

Elke soort vleermuis gebruikt zijn eigen set echolocatiegeluiden, maar er is veel variatie door aanpassing van echolocatiegeluid aan de omgeving (dichtbij of veraf van reflecterende omgeving) of gedrag (op route, jagend, patrouillerend, zwermend). Dit noemt men de variatie aan echolocatiegeluiden ofwel de intraspecifieke variatie.

Om de geluiden te kunnen beschrijven gebruiken we een typologie van vleermuisgeluiden (Ahlén 2004; Limpens, H.J.G.A. 1994–2015, 2004; Limpens & McCracken, 2004). Grofweg zijn er twee groepen echolocatiegeluiden te onderscheiden. Afhankelijk van de vorm van het geluid kunnen de soorten worden onderverdeeld in twee basisgroepen:

- soorten die **CF-geluid** (Constante Frequentie) gebruiken, en

- soorten die **FM-geluid** (Frequentie Modulatie/verandering) gebruiken.

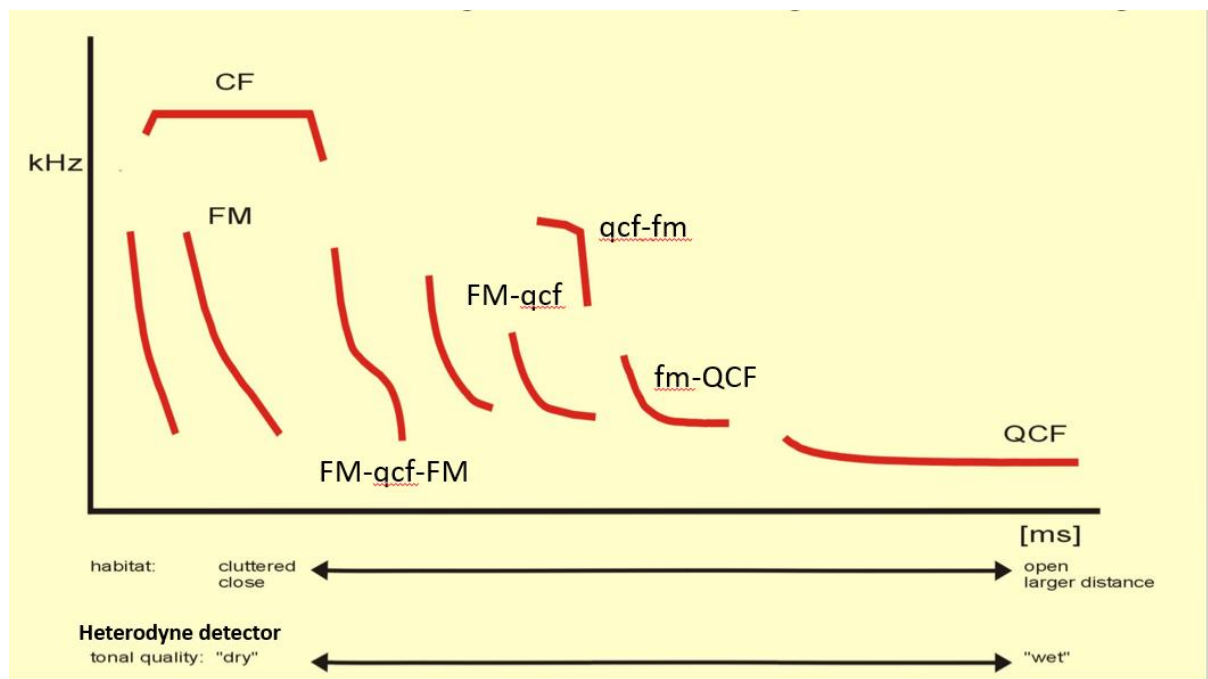
QCF staat voor quasi of bijna-constant geluid, dat is geluid dat slechts heel langzaam van frequentie verandert. De definitie voor QCF is een verandering van frequentie van minder dan 1 khz per milliseconde. FM staat voor frequentie gemoduleerd geluid. Dat is geluid dat van frequentie verandert. Zie Figuur 27 om te kijken hoe QCF-geluid en FM-geluid er visueel uitziet.

De eerste groep zijn de hoefijzerneuzen die actueel in Nederland niet meer voorkomen. De tweede groep, de groep van het **FM-geluid** kan weer worden onderverdeeld in:

- soorten die een relatief stijl puur FM geluid gebruiken, met een snelle en relatief constante verandering van de frequentie;
- soorten die een FM-qcf geluid gebruiken, en aan het steilere, snellere van frequentie veranderende FM-begindeel, een korter stukje langzamer van frequentie veranderend geluid plakken, een zogenaamd QCF deel (Quasi of bijna Constant Frequent);
- en soorten die een fm-QCF geluid gebruiken, met een korter FM-deel aan het begin en een groter, langzamer van frequentie veranderend QCF deel aan het eind.

In Europa schrijven we QCF en FM met hoofdletters of kleine letters om het relatieve aandeel in de totale puls te benoemen. Op basis van de hiervoor genoemde variatie aan FM-typologieën, kunnen allerlei voorkomende vormen van de sonogrammen van de FM gebruikende soorten worden beschreven en benoemd. FM-qcf, FM-QCF, fm-QCF en QCF geluiden zijn in feite 'FM-geluiden'. Maar het zijn wel FM-geluiden waarin de snelheid van de verandering van de frequentie in de loop van de puls verschillend is, waardoor het typische pulstype ontstaat. Door te werken met hoofdletters en kleine letters geven we aan of het aandeel FM of QCF in die puls die we willen beschrijven, relatief groot of juist klein is.

En in feite zijn de al eerder genoemde (echte) CF-signalen feitelijk ook fm-CF-fm signalen. Geluidsanalyseprogramma's gebruiken hun eigen naamgevingen die niet altijd geheel overeenkomt met deze standaard (Figuur 27).



Figuur 27. Beschrijving van de typeringen: FM, QCF en CF in vleermuisgeluid. FM staat voor frequentie gemoduleerd geluid, dat is geluid dat van frequentie verandert. CF staat voor Constant Frequent geluid.

Vleermuizen gebruiken altijd een pulstype dat de door hen gewenste informatie in de echo oplevert. Daarbij levert FM meer precisie in de bepaling van de afstand, en levert QCF een grotere reikwijdte maar minder resolutie. De verschillende soorten gebruiken dan ook pulstypen die goed werken bij hun specifieke jachtstijl in het voorkeurshabitat van die soort. Dat is de basis waarop wij soorten determineren aan hun geluid. Tegelijk passen alle soorten hun pulstypen (van meer FM en minder qcf, naar minder fm en meer QCF) weer aan, afhankelijk van hoe en waar ze jagen. Dat maakt determineren van vleermuizen aan hun geluid een spannende uitdaging. Het gelijktijdig verzamelen van extra informatie over het landschap van de opname helpt bij de analyse.

Category		Shape	Attributes
Constant frequency	exactly constant	cf-e 	Exact constant frequency response Frequency difference between calls begin and end < approx. 2kHz
	nearly constant	cf-n 	Nearly constant frequency response Frequency difference between calls begin and end approx. 2 .. 5kHz
Frequency modulated	linear	fm-l 	Linear modulation (ft/dt)
	descending	fm-d 	Descending modulation (ft/dt) Usually the frequency decreases, rarely increases
	ascending	fm-a 	Ascending modulation (ft/dt) Usually the frequency decreases, rarely increases

Figuur 28. Een alternatief voor de benaming van pulstypen volgens Elekon 2014.

5.4 De onderverdeling van vleermuisgeluiden van hoofdgroepen naar soortgroepen

Van hoofdgroep CF komen in Nederland actueel geen soorten meer voor, maar deze kunnen wel in België en Duitsland waargenomen worden. Dit zijn de kleine hoefijzerneus en de grote hoefijzerneus. Het is wel zo dat de soorten zich weer naar het noorden uitbreiden en weer kunnen opduiken in Nederland.

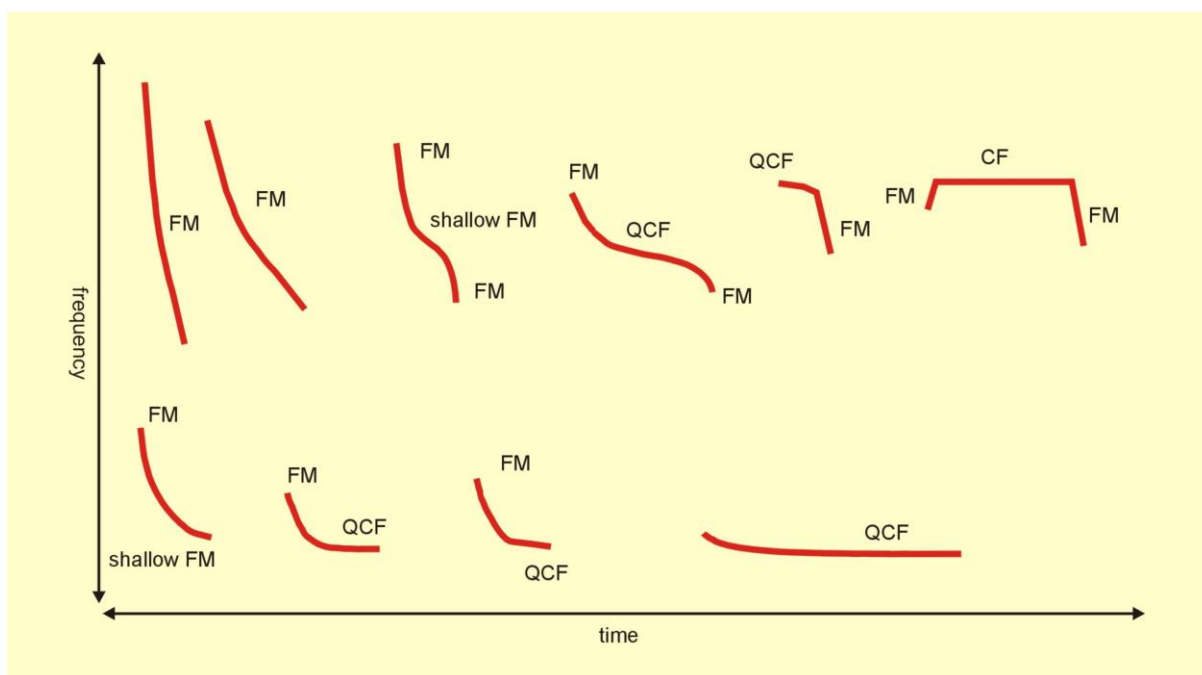
De hoofdgroep FM kan verder onderverdeeld worden in drie groepen (zie ook Figuur 29):

- Puur FM: Soorten met een steile FM puls en grote bandbreedte
= zeer grote bandbreedte in de frequentie (> 100 kHz tot ongeveer 20 kHz): sommige pulsen van de Franjestaart en van de Bechstein's vleermuis vallen hieronder.
- Puur FM: Soorten met een steile FM puls, maar beperkte bandbreedte
= met relatief hoge frequenties (> 100 kHz tot ongeveer 50 a 45 kHz): Ingekorven vleermuis en Nymfvleermuis vallen hieronder.
- FM-vlakker-fm-FM → FM-qcf-FM: Soorten met een relatief grote bandbreedte in frequentie, een steil begin en een steil einde (S vormig).
= Grote bandbreedte (>90 kHz tot ongeveer 20 kHz) en duidelijke Myotis-haak.
Myotis-soorten, zoals, watervleermuis, baardvleermuis, Brandts vleermuis, meervleermuis,

vale vleermuis en sommige pulsen van franjestaart en Bechsteins vleermuis vallen hieronder.

De hoofdgroep **FM-QCF** kan verder onderverdeeld worden in drie groepen:

- FM-qcf: Soorten met aan het eind van hun FM-deel een zeer kort qcf deel.
= met zeer korte pulsen en vaak sterke 2^e harmonische boventonen, H1 en H2 vormen samen een grote bandbreedte: Gewone en grijze grootoorvleermuis.
- FM-qcf tot fm-QCF: Soorten met een qcf tot QCF deel boven de 35 kHz; Kleine dwergvleermuis, **gewone dwergvleermuis** en **ruige dwergvleermuis**⁴.
- FM-QCF tot fm-QCF en QCF-Soorten met een QCF deel onder de 35 kHz; Noordse vleermuis, **laatvlieger**, bosvleermuis, tweekleurige vleermuis, **rosse vleermuis** en sommige pulsen van geluiden van de meervleermuis.



Figuur 29. De verschillende pulstypen zoals we die we zien bij in Nederland voorkomende vleermuizen (Ahlén 2004; Limpens, H.J.G.A. 1994 – 2015, 2004; Limpens & McCracken, 2004).

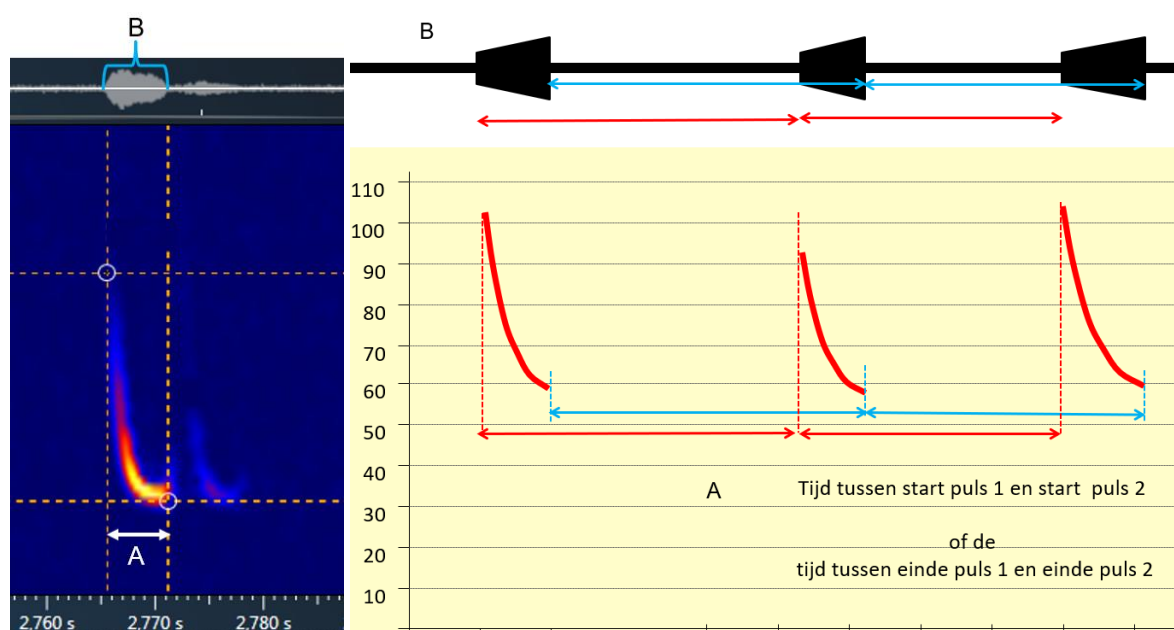
5.5 Bepalen van tijdskenmerken

5.5.1 Meten pulslengte, inter-puls-interval, pulsafstand en pulsherhalingsfrequentie

In een geluidsopname kunnen een paar parameters in relatie tot tijd je helpen bij het bepalen van de soort. Het gaat hierbij om:

⁴ De vetgedrukte soorten zijn doelsoort voor NEM-VTT.

- De lengte van de puls (in ms). Dit is de tijd tussen de start van de puls tot het einde van de puls (zie linkerafbeelding van Figuur 30);
- De pulsafstand (in ms). Dit is de tijd tussen de start van puls 1 en de start van puls 2 of de tijd tussen het einde van puls 1 en het einde van puls 2 (zie rechterafbeelding van Figuur 30 en Figuur 32);
- Interpulsinterval (afgekort IPI, in ms). Dit is de tijd tussen het einde van de puls tot het begin van de nieuwe puls (zie Figuur 31);
- Pulsherhalingsfrequentie. Dit zijn het aantal pulsen per seconde.



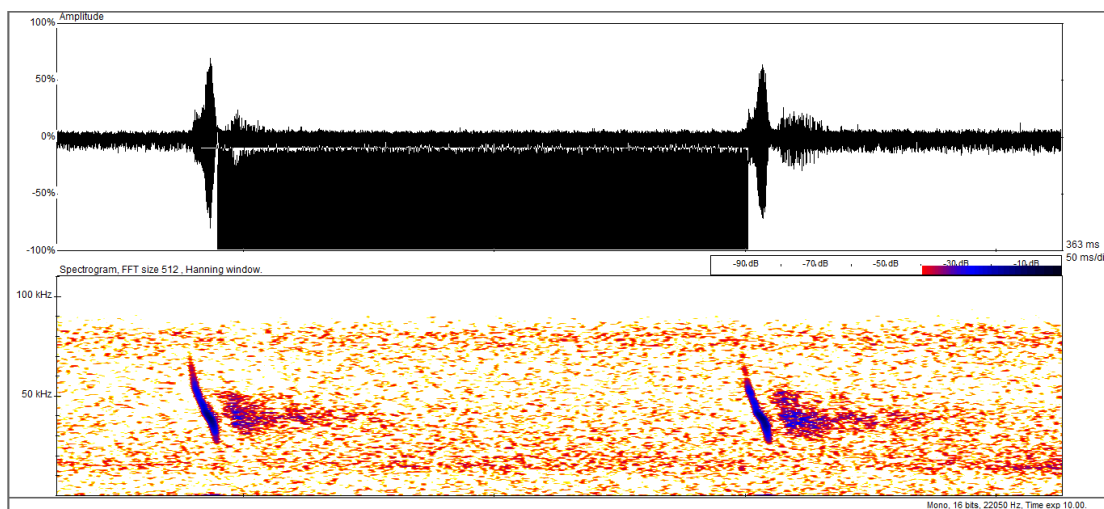
Figuur 30. In een sonogram (A) en in een oscillogram (B) kan de pulslengte (linker afbeelding) worden bepaald en kan de afstand van het begin van de puls tot het begin van de volgende puls worden bepaald (pulsafstand, rechter afbeelding). Dit is de tijd tussen de start van puls 1 en de start van puls 2 of de tijd tussen het einde van puls 1 en het einde van puls 2.

Een IPI is één pulslengte korter dan de pulsafstand. De pulslengte is echter meestal zo veel korter dan de inter-puls-intervallen of de puls-afstanden, dat waarden van deze parameters maar weinig van elkaar verschillen (~10%). Tegelijk hangen lange pulsen functioneel samen met lange IPI's en pulsafstanden. Wanneer een voldoende aantal IPI's of pulsafstanden bekend zijn, kan o.b.v. het gemiddelde of de mediaan daarvan ook de pulsherhalingsfrequentie (# pulsen/seconde) worden berekend.

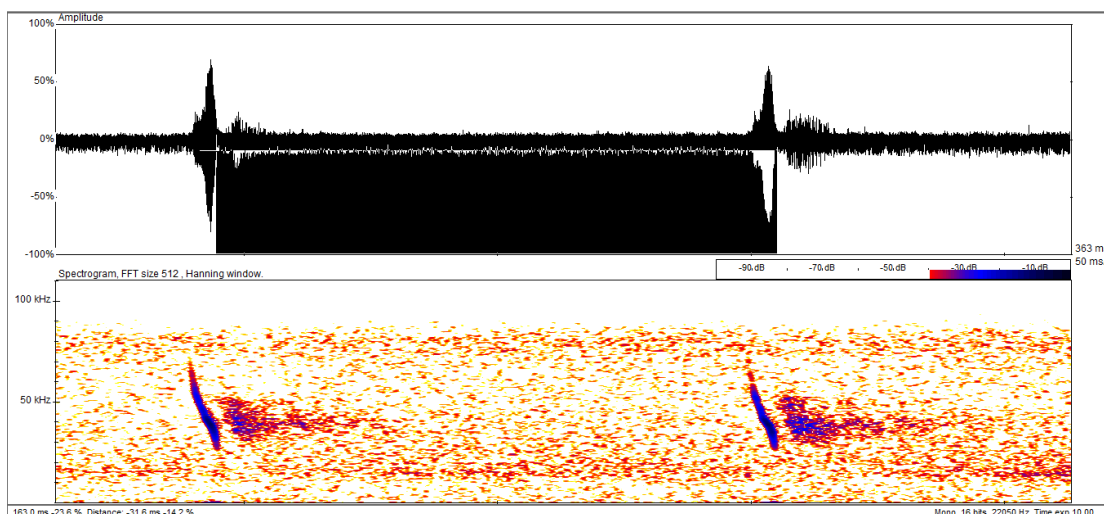
Tijdscharacteristieken zijn het meest nauwkeurig te meten op basis van een oscillogram (zie ook Hoofdstuk 3.2). Het oscillogram⁵ heeft een goede resolutie in de tijd, waardoor begin en einde van pulsen – en afgeleiden daarvan – goed te meten zijn. Afhankelijk van de signaal/ruis-verhouding en/of overlappende signalen door multiple-reflecties, zijn begin en einde van het signaal minder precies te bepalen.

⁵ EEN WEERGAVE VAN DE STERKTE VAN HET SIGNAAL IN DE TIJD

Ook in het sonogram is een begin en eind van de puls zichtbaar (zie Figuur 30). Maar bij het berekenen van het sonogram moet er worden afgewogen tussen de resolutie in de frequentie (y-as) en de resolutie in de tijd (x-as). Het gaat er immers om een beeld te creëren van het frequentieverloop in de tijd, veelal inclusief informatie over het verloop van de sterkte van het signaal in de tijd. Daarin zijn begin en einde minder nauwkeurig te bepalen.



Figuur 31. De meting van een inter-puls-interval (IPI) in het oscillogram.



Figuur 32. De meting van pulsafstand in het oscillogram.

5.5.2 Invloeden op de meting van pulslengte, inter-puls-interval, en de pulsafstand

De feitelijke start van de puls, zoals de vleermuis hem maakte, is door het spreidingsverlies en de relatief sterke demping van hoogfrequente geluiden door de atmosfeer, niet meer exact te bepalen. Hoe groter de afstand en hoe minder luid de roep was, hoe meer hoge frequenties verloren gaan en hoe minder goed het begin van de puls te bepalen is. Het is echter wel zo dat bij FM-soorten de puls aan het begin stijl is, waardoor de hoogste frequenties die verloren gaan slechts een klein deel van de totale lengte vertegenwoordigen.

De invloed van de signaal/ruis-verhouding en multiple-reflecties werden al genoemd. Van belang is dat de signaal/ruis-verhouding het nauwkeurig meten van zwakkere signalen (soort, afstand) of van zwakkere delen van de puls (in geval van amplitude modulatie) meer in de weg zit, dan bij sterkere signalen of sterkere delen van een signaal. Het zachtere begin van een puls kan dus vaak minder goed worden bepaald, dan het luidere einddeel – als het signaal zo is opgebouwd (fm-QCF).

In het geval dat begin- en eindtijd niet goed te bepalen zijn door een slechte signaal-ruisverhouding, kan het sonogram, als tweede keus, toch de betere meetplek zijn. Ook al zijn de metingen niet heel nauwkeurig, het is wel mogelijk om grovere vergelijkingen te maken in de zin van dat de puls i.i.g. langer is dan een x aantal ms.

Het effect van overlappende sterke echo's zal het nauwkeurig bepalen van zowel begin als einde in de weg zitten. In dat geval is wellicht i.i.g. het einde van de puls (relatief) beter te bepalen in een sonogram. Dit blijft echter tweede keus.

De programma's Batexplorer, Batscope, Sonobat en Ecoobs bepalen tijdskenmerken automatisch. Maar dit automatisch bepalen gebeurt op basis van vooraf ingestelde criteria. Stel je deze waarden anders in, dan wordt er net wat anders gemeten.

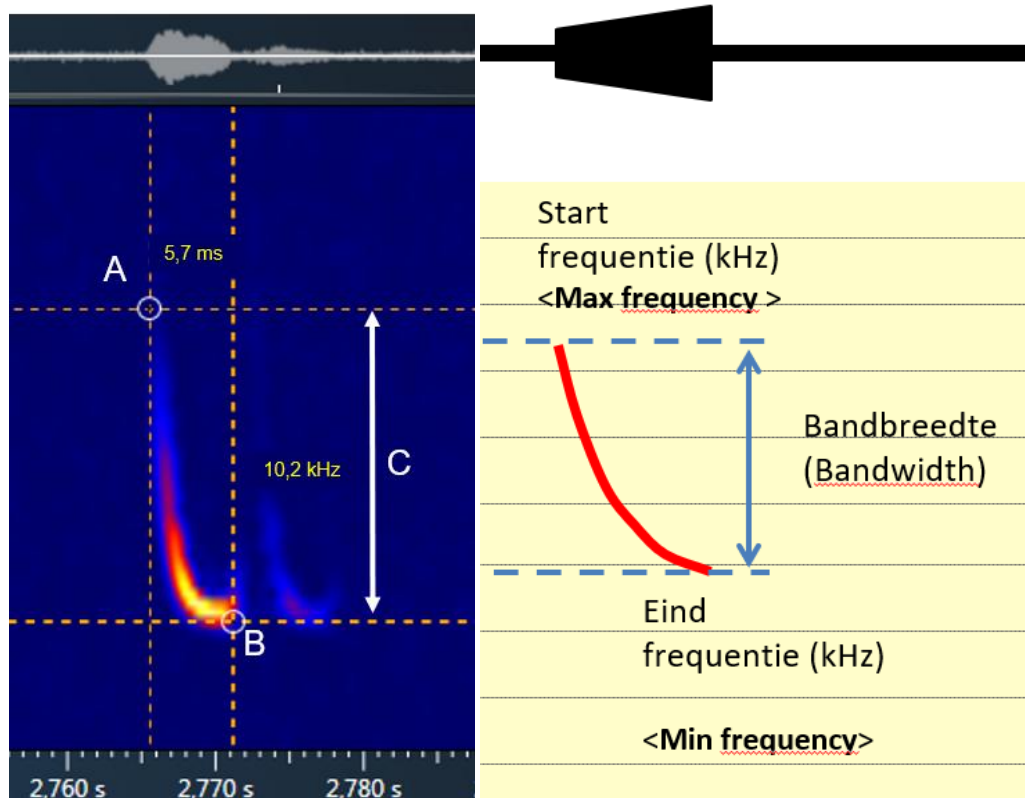
N.B: Geluidsprogramma's kunnen geen onderscheid maken tussen de verschillende fasen (zoek-, detectie, benadering- en vangst-) of typen gedrag. Ook stoorgeluiden en echo's worden in meer of minder mate opgemeten (of mee-gemeten bij bepalen van kenmerken van een pulstrein, of van de gehele opname, of gemiddelden). Sociale geluiden worden beoordeeld alsof het normale echolocatiegeluiden zijn. Wij raden daarom aan die programma's vooral te gebruiken, maar zeker niet klakkeloos op de door de programma's gemeten parameterwaarden, of de door de programma's gesuggereerde soortdeterminatie te vertrouwen.

5.6 Bepalen van frequentiekenmerken

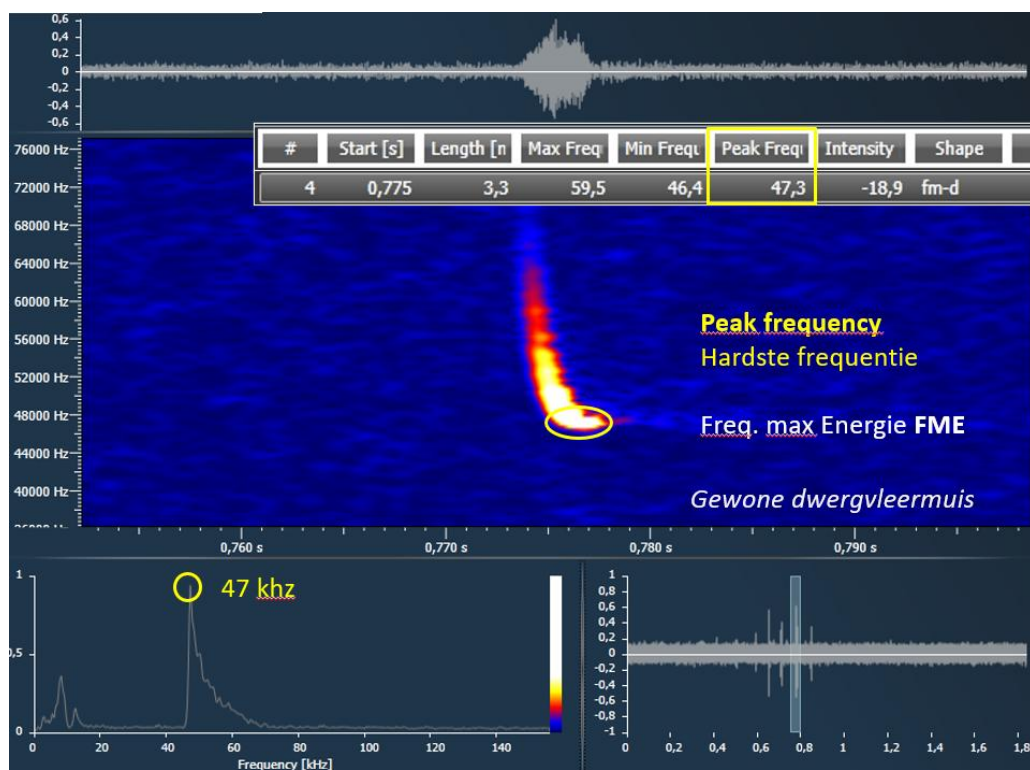
5.6.1 Het meten van de startfrequentie, eindfrequentie, bandbreedte en piekfrequentie

In een geluidsopname kunnen een paar parameters in relatie tot frequentie je helpen bij het bepalen van de soort (zie ook Figuur 33 en Bijlage 1). Het gaat hierbij om:

- Startfrequentie (ofwel F_{start}). Dit is de hoogst gemeten frequentie van een puls (in Khz), zie Figuur 33;
- Eindfrequentie (ofwel F_{eind}). Dit is de laagst gemeten frequentie van een puls (in Khz), zie Figuur 33;
- De bandbreedte. Dit is het verschil in frequentie tussen de start van een puls en het eind van een puls (in Khz), zie Figuur 33;
- De piekfrequentie. Dit is de frequentie (in Khz) met de hoogste amplitude, ofwel de hardste frequentie (de piekfrequentie wordt vaak afgekort tot F_{piek} , $F_{max-energie}$ en F_{maxE}), zie Figuur 34.



Figuur 33. Startfrequentie (A), eindfrequentie (B) en bandbreedte (C).



Figuur 34. Piekfrequentie meten in Batexplorer.

De piekfrequentie kan worden bepaald door in het oscillogram de hoogste waarde(n) te zoeken en dan het bijbehorende sonogram de bijbehorende frequentie te zoeken. Een andere mogelijkheid is door in een powerspectrum de frequentie of frequentieband te zoeken met de hoogste gesommeerde energie, dit is de Fpiek-energie.

Fstart en Feind⁶ zijn de meest basale frequentiekenmerken. Daarmee wordt tegelijk de –gemeten– bandbreedte bepaald. Ook boventonen zijn direct meetbaar en zichtbaar.

Op basis van die frequentiekenmerken en de tijd, of pulslengte, kunnen verder pulsvormen worden beschreven, zoals :

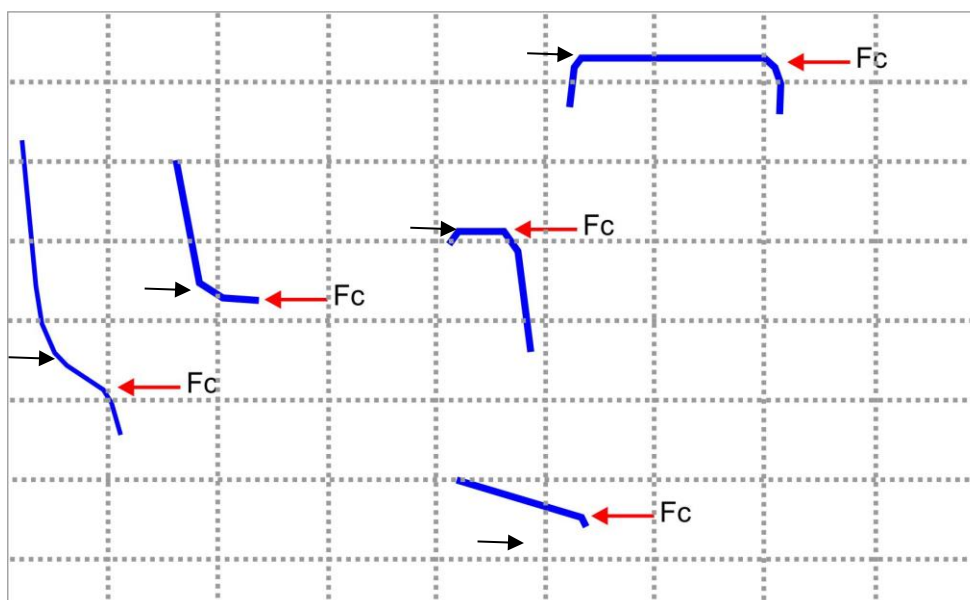
- constante, afnemende of toenemende frequentie in de tijd,
- het daarin waargenomen verloop van de frequentie in de tijd,
- en daarmee het spectrum van pulsvormen van puur FM tot puur QCF en CF (zie ook Hoofdstuk 5.3 en 5.4).

Deze interpretatie van de pulsvorm kan worden gekwantificeerd door

- het waargenomen frequentieverloop te meten als frequentieverandering per ms.

Dit kan worden gedifferentieerd, door – visueel te onderscheiden – parameters in de pulsvorm te definiëren en te meten als

- het frequentieverloop, de waargenomen en gemeten frequentieverandering per ms beschrijven voor specifieke onderdelen van de pulsvorm zoals enkel, knie, nek, lichaam/middendeel en start (Figuur 35).



Figuur 35. Bepalen van specifieke onderdelen van de pulsvorm zoals enkel, knie, nek, lichaam/middendeel en staart enkel, knie, nek, lichaam/middendeel en staart.

⁶Het gebruik van de benaming Fstart en Feind is voor het beschrijven van de pulsen eenduidiger, maar batexplorer gebruikt de benamingen Fmax en Fmin.

Naast frequentie en snelheid van frequentieverandering of frequentiemodulatie, zijn ook 'de verdeling van de energie' over de puls belangrijke kenmerken. Dit wordt behandeld bij de amplitudekenmerken (Hoofdstuk 5.7.1).

5.6.2 Invloeden op het interpreteren en meten van frequentiekenmerken

Door het spreidingsverlies en de relatief sterke demping van hoogfrequente geluiden door de atmosfeer zijn beginfrequenties en soms ook eindfrequenties, niet meer exact te bepalen. Hoe groter de afstand en hoe minder luid de roep was, hoe meer hoge frequenties verloren gaan en hoe minder goed de startfrequentie van de puls te bepalen is. Wanneer de puls eindigt met afnemende energie, zoals bij veel soorten uit het geslacht *Myotis*, geldt dit ook voor de eindfrequentie. Maar de invloed werkt sterker op de hoge frequenties dan op de lage.

De signaal/ruis-verhouding maakt het nauwkeurig meten bij zwakkere signalen (soort, afstand) of van zwakkere delen van de puls (in geval van amplitude modulatie) moeilijker, dan bij sterkere signalen of sterkere delen van een signaal. Wanneer de start en het einde van de puls verloren gaan in de ruis, zullen ook de start- en eindfrequentie niet nauwkeurig kunnen worden bepaald. Als gevolg daarvan hebben we ook de bandbreedte minder goed in beeld.

Multiple-reflecties en de daaruit resulterende knopen, kunnen het interpreteren van de juiste positie – en juiste frequentie of frequentieverloop – van specifieke onderdelen van de pulsvorm, zoals enkel, knie, nek, lichaam/middendeel en staart van de puls in de weg zitten.

5.7 Bepaling amplitudekenmerken

5.7.1 Het bepalen van amplitudekenmerken

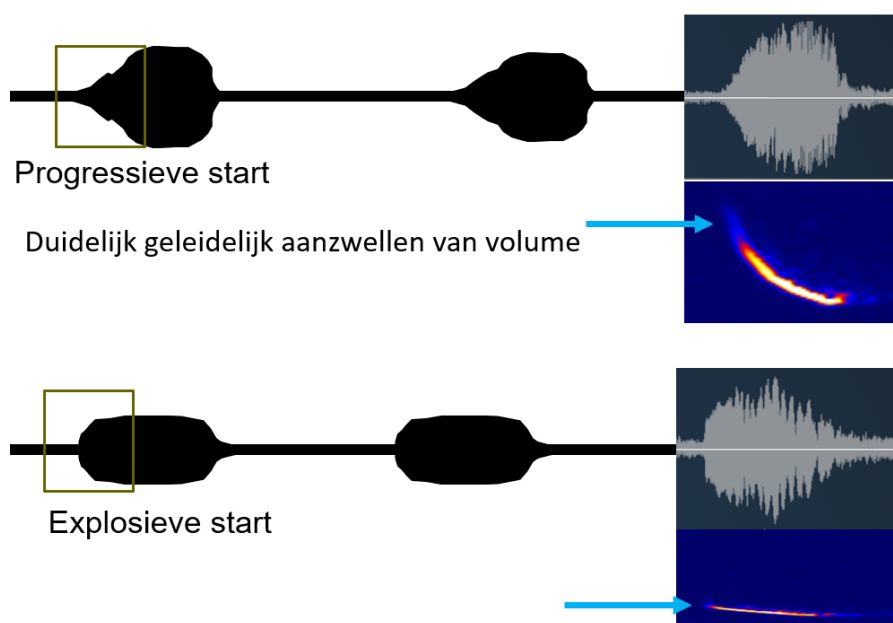
In een geluidsopname kan ook de vorm van de amplitude je helpen bij het bepalen van de soort. De vorm van de amplitude, ofwel het oscillogram, kan diverse vormen hebben (zie ook Figuur 36 en Figuur 37).

- Het oscillogram van soorten van het genus *Myotis* heeft meestal een scherpere ruitvorm of driehoeksvorm;
- Bij soorten met een FM-QCF-pulsvorm zien we vooral een ovaal oscillogram;
- Bij soorten met een QCF-pulsvorm zien we een meer kogelvormig oscillogram.

Dit laat zien dat de amplitude van *Myotis*-soorten (relatief) snel en sterk toeneemt en ook weer afneemt, terwijl bij soorten met QCF de amplitude toeneemt tot een maximum dat vervolgens enige tijd wordt aangehouden. De lengte van de puls van een bepaalde soort bepaalt mede de amplitudevorm. Het is daarnaast goed om te bedenken dat er naast de verschillen tussen soorten ook altijd enige mate van intraspecifieke variatie zal zijn.

Explosieve start	Explosieve start	Progressieve start	Explosieve start
			
Pflaumen-form	Rechteck-form	Ansteigendes Dreieck	Abfallendes Dreieck

Figuur 36. Naamgeving van vorm van de amplitude volgens Skiba (2011).



Figuur 37. Verschil tussen een progressieve start en een explosieve start.

5.7.2 Invloeden op het interpreteren en meten van amplitudekenmerken

Spreidingsverlies en de relatief sterke demping van hoogfrequente geluiden door de atmosfeer maken dat gemeten amplitude, en ook het verschil in amplitude of in geluidssterkte van het signaal tussen soorten, sterk afhangt van de afstand tussen vleermuis en microfoon.

Met name multiple-reflecties en de daaruit resulterende knopen, kunnen het interpreteren van de amplitudemodulatie, de verdeling van de energie over de puls in de weg zitten. Een slechte signaal/ruis-verhouding kan dit nog moeilijker maken.

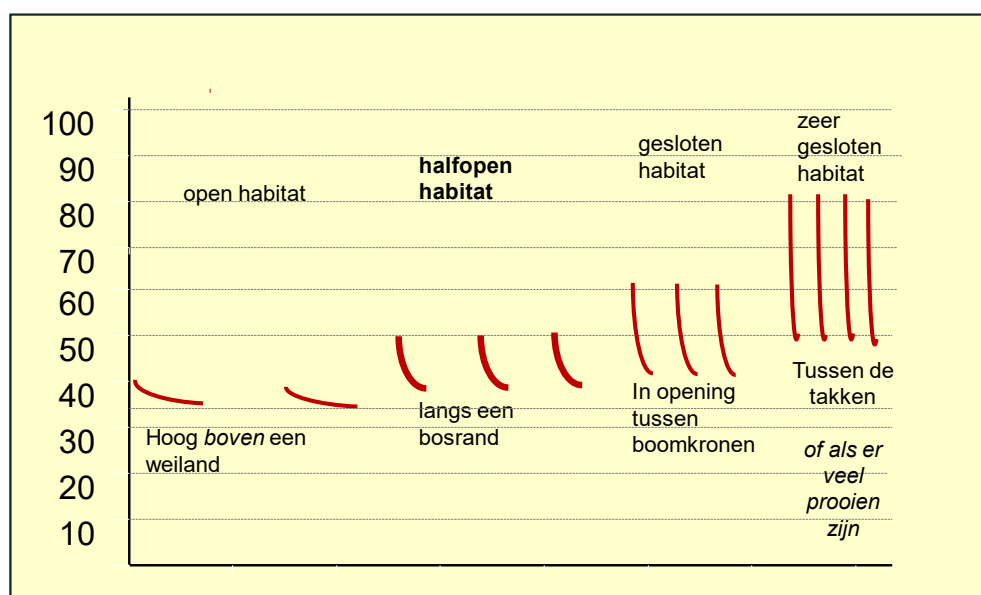
6 Soortherkenning

6.1 Intraspecifieke variatie: de variatie binnen een soort

Echolocatiegeluiden zijn voor veel vleermuizen essentieel als oriëntatiemiddel en manier om prooien te vinden. Vleermuizen zijn opportunisten met betrekking tot voedselkeuze en jachtwijze. Wanneer lokaal grote hoeveelheden prooidieren aanwezig zijn, kunnen meerdere individuen en soorten hier gaan jagen. De eigen lichaamsgrootte, maar afgeleid daarvan de bek grootte en kaakkracht, bepalen welke insectengroepen en insectengroottes er gegeten kunnen worden. Vleugelvorm en gewicht per vleugeloppervlakte bepalen welke manoeuvres mogelijk zijn en wat de minimale en maximale vliegsnelheden zijn.

Echolocatiegeluiden van puur FM tot puur QCF (zie Hoofdstuk 5.4) zijn daarbij altijd een afweging tussen een hoge resolutie en een grootte reikwijdte of zoekvolume. Vanuit de “niche” van soorten die aangepast zijn aan het jagen in meer besloten of juist meer open habitat, met een minder grote of juist grotere afstand tot de reflecterende omgeving, leidt deze aanpassing tot geluidskenmerken die onderscheid tussen soorten mogelijk maken (interspecifieke differentiatie). Maar ook soorten en individuen bewegen zich altijd binnen relatief kleine of juist grotere afstand tot de omgeving, en ook zij passen hun echolocatie dan aan door echolocatiesignalen te gebruiken die relatief meer aan de FM-kant van het spectrum zitten of juist meer aan de OCF-kant. Dit is de intraspecifieke variatie. Het geluid van een soort beweegt zich dan ook, voor het overgrote deel van de geluiden, binnen een bepaald stuk van het spectrum van puur FM tot puur QCF.

Dus voor individuele vleermuizen geldt dan ook, dat als ze dicht bij de vegetatie of lager bij de bodem jagen, de puls korter en steiler wordt en er meer FM in de puls wordt gebruikt, en andersom. Figuur 38 geeft afzonderlijke pulsen weer van een gewone dwergvleermuis, van jarend boven open water of weiland (links), jarend in een laan of dicht bij boomkronen (midden) tot aan jarend tussen en in de boomkronen (rechts).



Figuur 38. Intraspecifieke variatie bij gewone dwergvleermuis. Aanpassing van het geluid aan de omgeving, binnen een soort. Soorten die aangepast zijn aan een (half) open omgeving laten veelal de grootste variatie aan echolocatiepulsen zien.

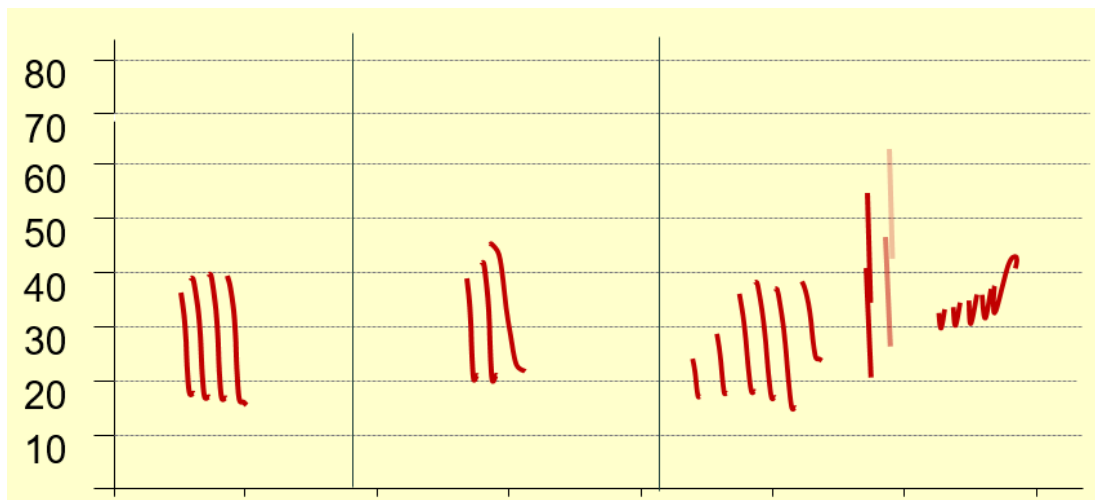
6.2 Sociale geluiden

Iedere vleermuis gebruikt ook diverse sociale geluiden. Deze worden gebruikt bij de moeder-jong interacties, het “wijzen” naar verblijfslocaties, bij ‘verdedigen’ van jachtterritoria, en bij de interacties tussen mannetjes en tussen mannetjes en vrouwtjes in paarterritoria.

Een bijzondere groep zijn de baltsgeluiden waarmee mannetjes onderling paarterritoria of verblijven ‘verdedigen’, en ze hun aanwezigheid en het hebben van een paarterritorium/-verblijf adverteren. Het zijn geluiden die mannetjes (en soms ook vrouwtjes) laten horen tijdens de paartijd.

Sociale geluiden en zeker de baltsgeluiden zijn meestal – t.o.v. echolocatie – relatief lage frequenties, omdat deze over grotere afstanden hoorbaar moeten zijn.

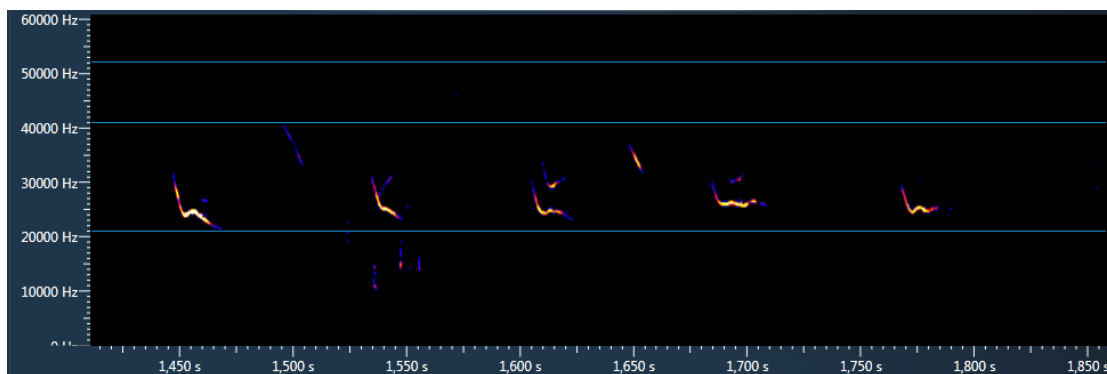
Sociale geluiden (zie Figuur 39) zijn vaak complexe signalen met één of meerdere strofen (een strofe is een reeks sociale pulsen kort op elkaar). Deze signalen hebben vaak ook sterke boventonen. De geluiden hebben meestal ook een relatief hoge geluidssterkte, ook bij soorten die voor het jagen eerder een zachter signaal gebruiken. Ook hier geldt weer dat het sociale geluid juist over een grote afstand gehoord moet worden.



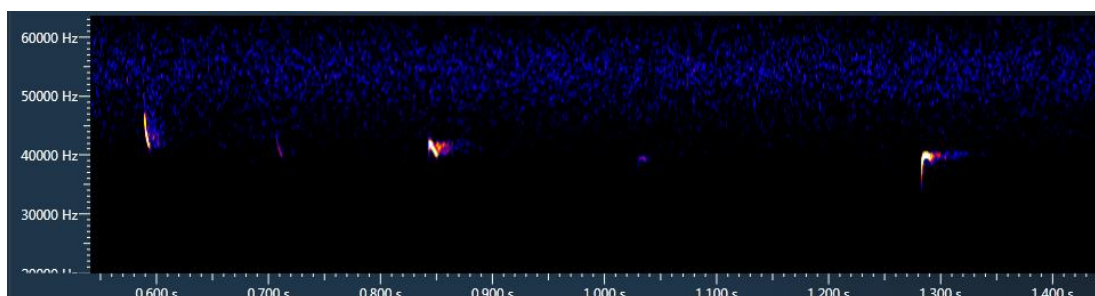
Figuur 39. Baltsroep van gewone dwergvleermuis, kleine dwergvleermuis en ruige dwergvleermuis.

De lage frequenties en grote geluidssterkte maakt ook, dat i.i.g. een deel van zo'n complex of strofe, ook voor – jonge – mensen goed met het blote oor hoorbaar is.

Soms zijn sociale geluiden alleen kleine modulaties op het echolocatiesignaal. Dit laatste type valt met het luisteren naar bv. Heterodyne of korte Time Expansion opnamen niet meteen op, deels omdat je ze mist bij het direct naluisteren, deels doordat het subtiele veranderingen zijn. Bij langere opnamen van Time Expansion-signalen, zoals van een Pettersson D240x, en bij Real Time opnamen, zoals van een Batlogger blijken deze modulaties regelmatig aanwezig te zijn (zie Figuur 40 en Figuur 41).



Figuur 40. Modulaties op echolocatiesignalen van een gewone dwergvleermuis bij een kolonieplaats.



Figuur 41. Kleine modulatie van echolocatiegeluid (ruige dwergvleermuis op migratie).

6.3 Geluidsanalyse In 6 Stappen

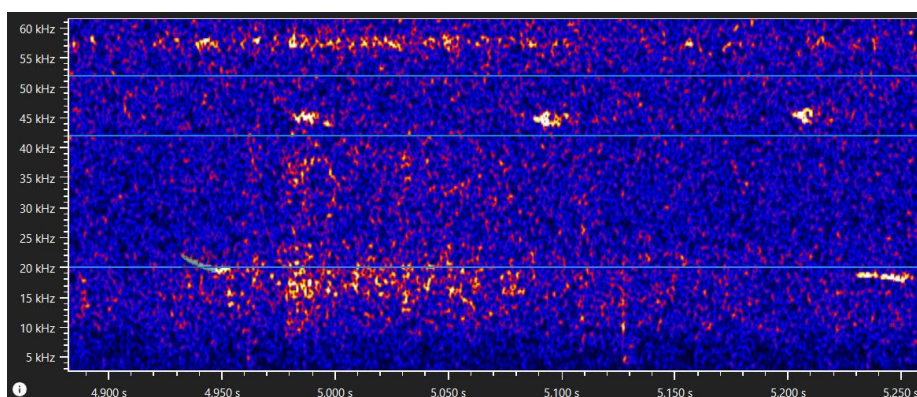
6.3.1 Stap 1: Beoordeel of er een vleermuis in de opname zit of alleen ruis

Het is van belang snel te herkennen of een geluid dat is opgenomen een vleermuisgeluid is of juist niet.

- Gebruik kennis en ervaring met betrekking tot vleermuisgeluiden om zelf meteen een beeld te hebben.

De vleermuisgeluiden die we oppikken in NEM-VTT zijn altijd frequentiegemoduleerd, ze laten altijd verandering (afname of toename) van de frequentie in de tijd zien. De snelheid van verandering van frequentie kan op sommige plekken in de puls duidelijk anders zijn. Onze soorten vinden we daarom altijd op een spectrum van puur FM tot puur QCF. De gebruikte frequenties zijn altijd boven 12 kHz en daardoor voor veel mensen niet meer hoorbaar met het blote oor. De pulslengte is relatief kort en puls-afstand relatief lang.

- Ga actief stoorgeluiden opnemen (dat kan ook overdag), er naar luisteren en bekijken hoe dat er in het geluidsanalyseprogramma uitziet en klinkt.
- Bouw actief ervaring op m.b.t. luisteren en herkennen van stoorgeluiden.
- Kijk naar de opname in Batexplorer of je pulsen ziet van een vleermuis en luister in “pitch”. Dan kun je –met enige oefening– goed horen of je alleen (mechanische) stoorgeluiden hoort, of dat er ook een vleermuis in de opname zit.
- Kijk en luister goed of je tussen de stoorgeluiden geen echolocatiegeluiden of sociale geluiden van vleermuizen ziet of hoort (Figuur 42).



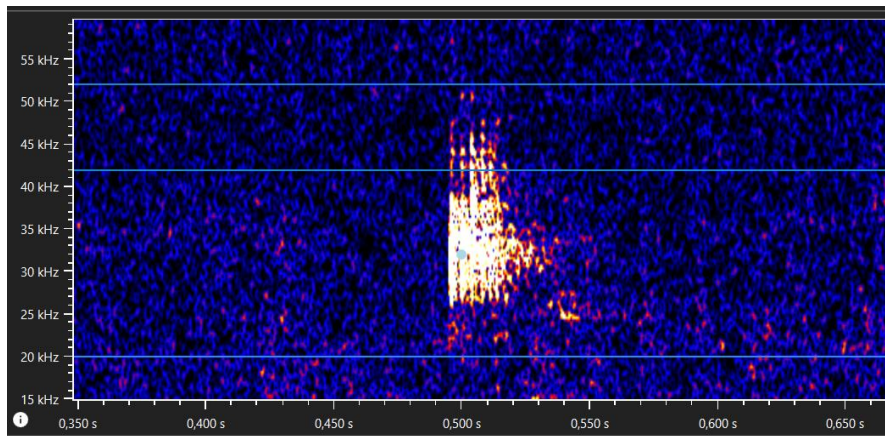
Figuur 42. Kijk en luister goed of je tussen de stoorgeluiden geen echolocatiegeluiden of sociale geluiden van vleermuizen ziet of hoort. In deze opname zit een rosse vleermuis.

Niet vleermuisgeluiden kunnen onder Andere zijn:

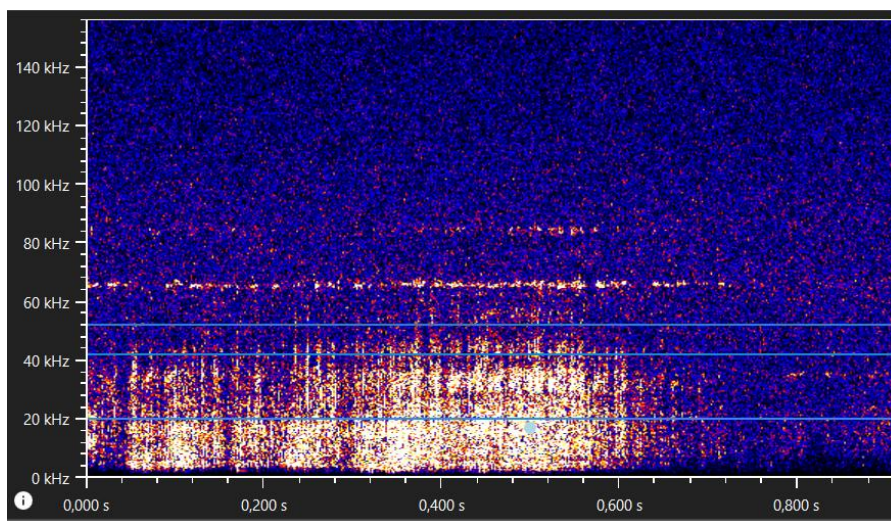
- Vogels⁷, muizen;

⁷ SOMMIGE HARMONISCH. SOMMIGE (ZANG)VOGELS OOK MELODISCH MET FREQUENTIEGEMODULEERDE SIGNALLEN.

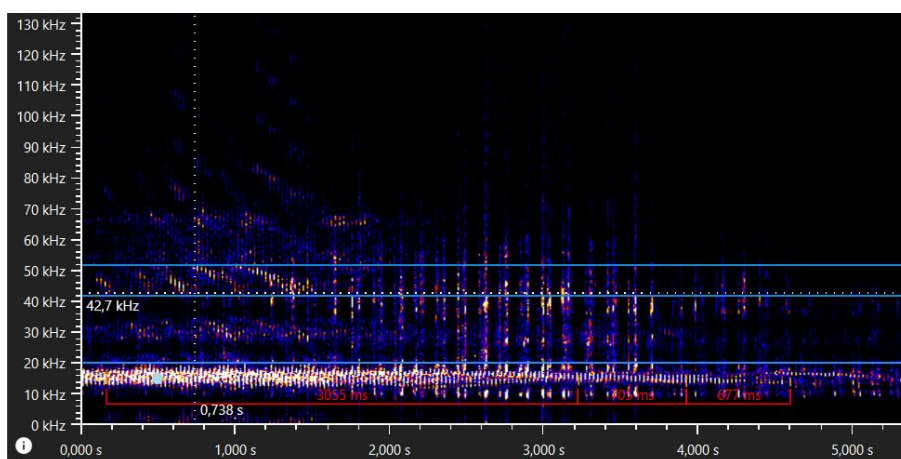
- Insecten: sprinkhanen (zie Figuur 43), kreken, tijgermotten;
- Mechanisch (Figuur 44): rem van auto, fiets e.d., versnellingsnaaf, mechanische ventilatie;
- Elektromagnetisch veld: marterverschrikker, parkeersensor, ultrasoon autoalarm (Figuur 45), schrikdraad, Wifi's, lichtschakeling, mobiel netwerk;



Figuur 43. Voorbeeld van een veelvoorkomend stoorgeluid tussen de vleermuisgeluiden: sprinkhaangeluiden.



Figuur 44. Voorbeeld van een stoorgeluid in Batexplorer.



Figuur 45. Voorbeeld van een stoorgeluid in Batexplorer. Mogelijk een alarm van een auto.

6.3.2 Stap 2: Bepaal de kwaliteit van de opname

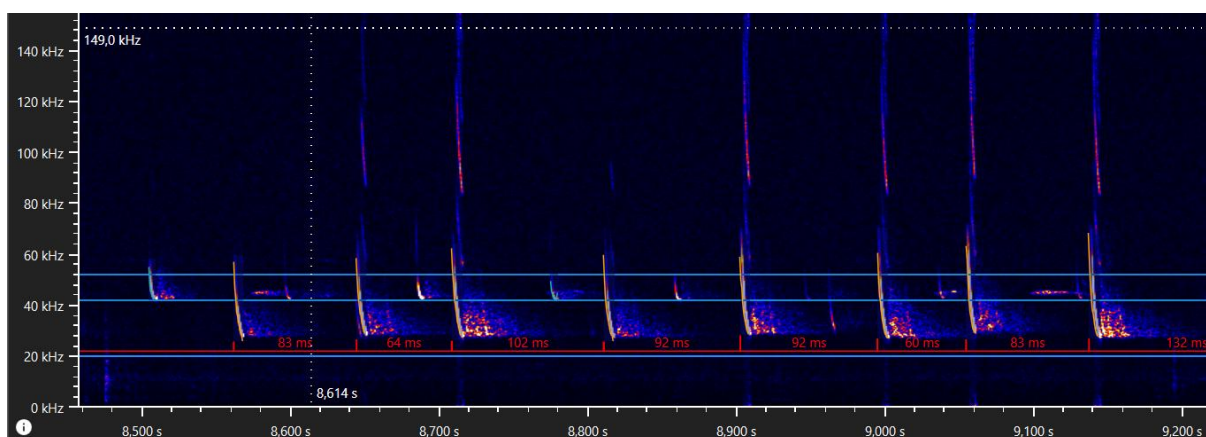
- Wat is de kwaliteit van de opname?
- Is er een voldoende goede signaal/ruis verhouding? Zie ook Hoofdstuk 4.2.
- Check bewust of er sprake kan zijn van overlappende echo's (knopen), zie ook Hoofdstuk 4.4.
- Houd rekening met effect daarvan op geluidskenmerken.
- Houd rekening met het effect daarvan bij automatische soortherkenning.

- Zijn er artefacten in de structuur van het geluid aanwezig?
 - Zoals bijvoorbeeld oversturing (zie ook Hoofdstuk 4.6)?

- Kan er sprake zijn van Dopplerverschuiving?
 - Is de soort een snelle vlieger? De meervleermuis en rosse vleermuis zijn bijvoorbeeld snelle vliegers, grootoorvleermuizen langzame vliegers.
 - Vloog het dier bij het maken van de opname relatief snel of langzaam voor de eventuele soort?
 - Bepaal of schat de grootte van de Dopplerverschuiving (zie ook Hoofdstuk 2.11)
 - Houd rekening met effect daarvan op geluidskenmerken.
 - Houd rekening met het effect daarvan bij automatische soortherkenning.

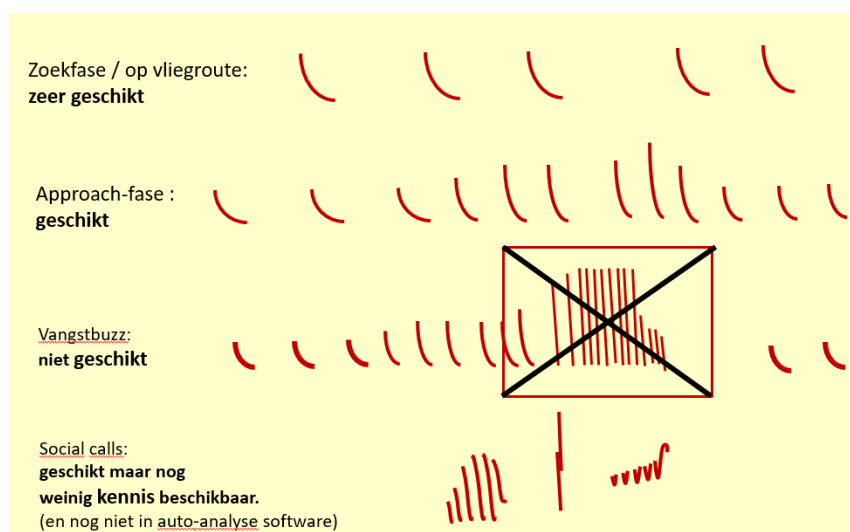
6.3.3 Stap 3: Bepaal het mogelijk aantal aanwezige individuen/soorten en het gedrag

- Bepaal bewust het aantal dieren en aantal soorten (zie Figuur 46):
 - check verschillen in pulsvorm (zie 5.4), frequenties, IPI's (zie 5.5.1) en ritme;
 - denk ook aan echolocatie versus sociale geluiden (zie 6.2);
 - Houd rekening met effect daarvan op geluidskenmerken;
 - Houd rekening met het effect daarvan bij automatische soortherkenning.



Figuur 46. Kijk goed of er één of meerdere vleermuissoorten in de opname aanwezig zijn. In deze opname zitten bijvoorbeeld een laatvlieger en een gewone dwergvleermuis.

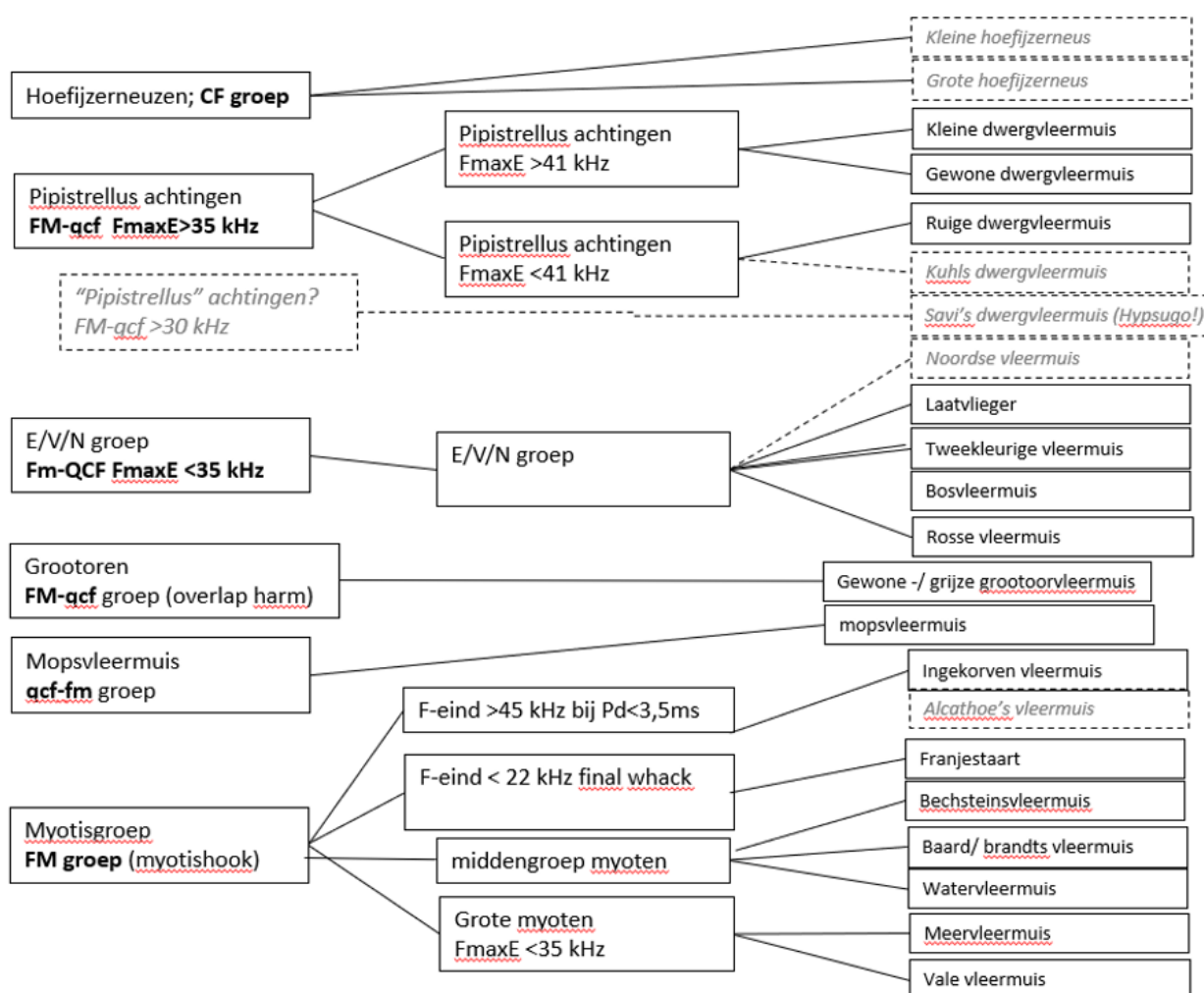
- Beoordeel het gedrag van de vleermuis (Figuur 47):
 - Voorbij vliegend (bv. op vliegroute)
 - Jagen: zoekfase (geschikt), fase detectie en benadering (vaak minder geschikt) en vangstfase (niet geschikt)
 - Zwermen (minder geschikt)
 - Sociale roep of baltsroep? (veelal zeer geschikt)
 - Houd rekening met effect daarvan op geluidskenmerken
 - Houd rekening met het effect daarvan bij automatische soortherkenning



Figuur 47. Pulsen en pulstreinen, geschikt en ongeschikt voor de soortherkenning.

6.3.4 Stap 4: Classificeer pulstypen(n)

- Beoordeel pulstypen (Figuur 48):
 - FM-qcf (>35 kHz) → Dwergvleermuisgroep
 - fm-QCF (<35 kHz) → EVN-groep
 - FM-qcf (< 35 kHz) → Grootoorvleermuizen-groep of korte pulsen van diverse soorten uit EVN-groep
 - FM puur (eind >15 kHz) → *Myotis*-groep
 - FM puur (eind >40 kHz) → zeldzame soorten uit geslacht *Myotis*

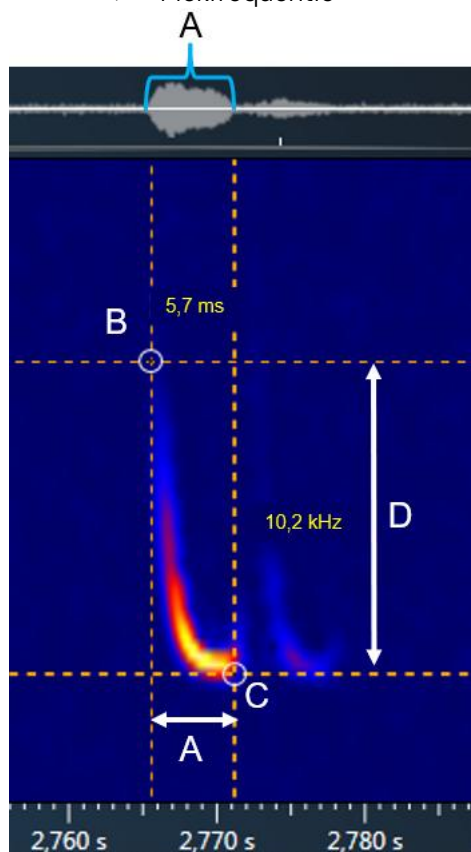


Figuur 48. Classificatie op basis van pulstypen en piekfrequentie (kHz).

6.3.5 Stap 5: Het meten van vleermuisgeluiden

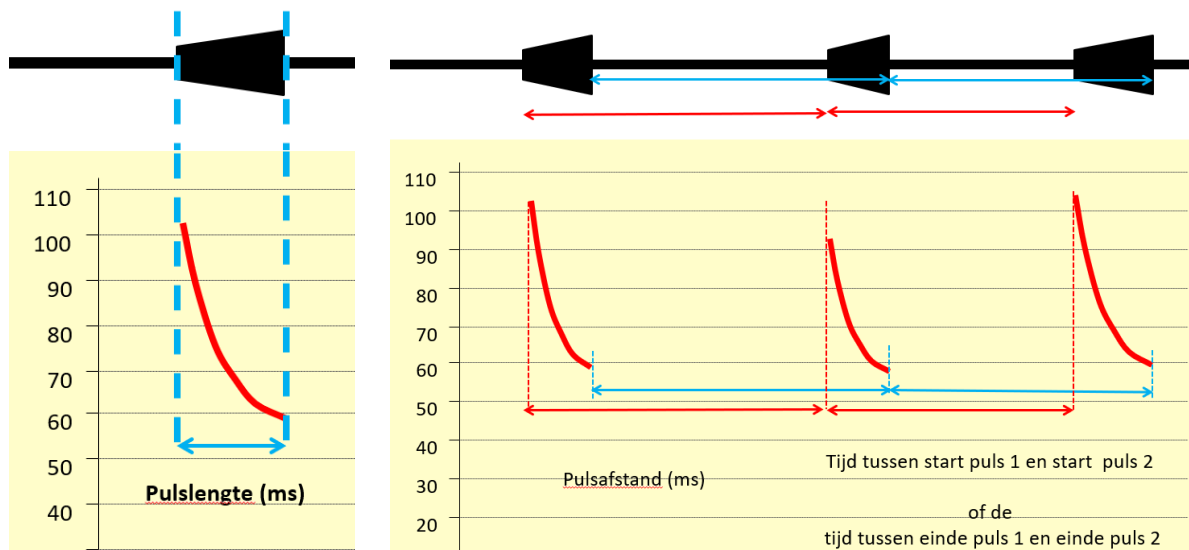
Er zijn belangrijke algemene parameters die nodig zijn voor het bevestigen van de soortgroep, en er zijn verschillende specifieke parameters nodig voor het bepalen van de soort binnen een soortgroep. Bijlage 1 geeft een samenvatting en een omschrijving van de meestgebruikte parameters en termen.

- Bepaal de belangrijke frequentie-gerelateerde parameters (Figuur 49 en zie ook Hoofdstuk 5.6.1):
 - Startfrequentie
 - Eindfrequentie
 - Bandbreedte
 - Piekfrequentie



Figuur 49. Het meten van de pulslente (A), startfrequentie (B), eindfrequentie (C) en de Bandbreedte (D) in een sonogram.

- Bepaal de belangrijkste tijd-gerelateerde parameters (zie ook Hoofdstuk 5.5.1 en Bijlage 1):
 - Pulslengte (zie Figuur 50)
 - Pulsafstand (zie Figuur 50)
 - Interpulsinterval
 - Pulsherhalingsfrequentie

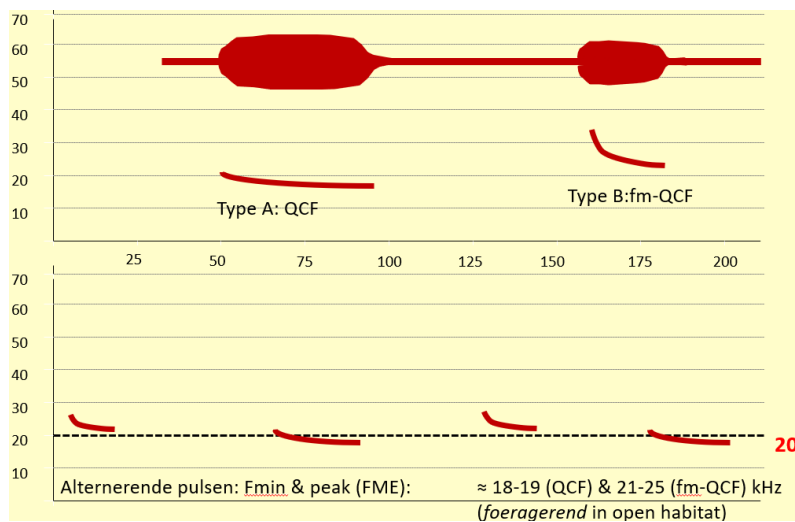


Figuur 50. Puls lengte (links) en pulsafstand (rechts).

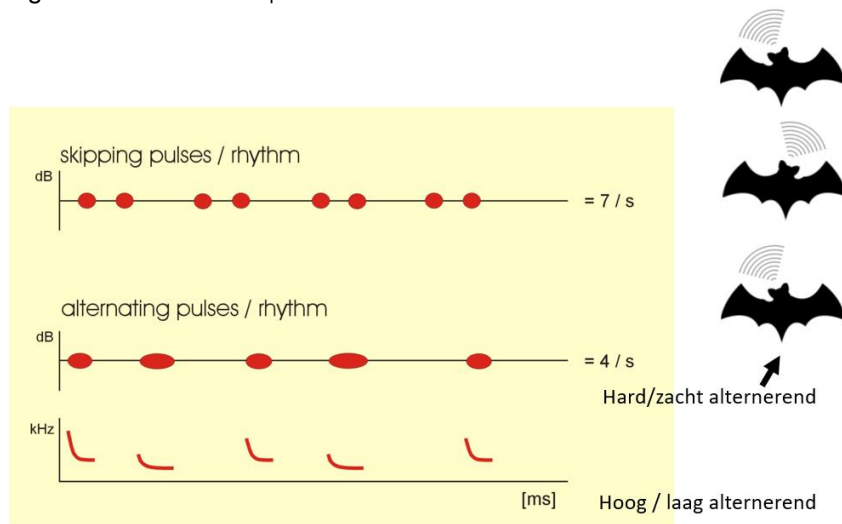
- Bepaal de belangrijkste amplitude-gerelateerde parameters (zie ook Hoofdstuk 5.7.1 en Bijlage 1):
 - Interpreteer de vorm van de energieverdeling over de tijd; de enveloppe.

Verder nog van belang:

- Interpreteer het ritme. Is dit haperend? Regelmatig?
- Zijn in een serie pulsen de eindfrequenties globaal gelijk? Of zie je juist afwisselend twee verschillende pulstypen? Het afwisselen van twee verschillende pulstypen noem je "alterneren", zie ook Figuur 51.
- Bij afwisseling van puls-types (zoals bij Rosse vleermuis) is i.i.g. het ritme eerder zichtbaar
- Als je alternerende pulsen lijkt te zien en horen, is dit dan alternierend van laag naar hoog in frequentie of van hard naar zacht? Zie ook Figuur 52. Soorten uit het geslacht *Nyctalus* gebruiken bijvoorbeeld vaak alternerende pulsen. De laatvlieger gebruikt geen alternerende pulsen, maar kan tijdens het foerageren wel vaak de ene en vervolgens weer de andere kant op roepen. De roepen klinken dan afwisselend wat harder en wat zachter. Dit is ook te zien in Figuur 52.



Figuur 51. Alternierende pulsen. Hier te zien in een voorbeeld van de rosse vleermuis.



Figuur 52. Ritme van pulsen.

6.3.6 Stap 6: Het vergelijken met de juiste referenties

Soorten laten variatie in morfologie zien, zeker als zij een grote verspreiding hebben en over een groter deel van de verspreiding gekeken wordt. Zo kan het ook zijn dat in verschillende gebieden een verschillende set aan karakteristieken van het geluid dominant zijn. Het is dus belangrijk referenties te gebruiken uit hetzelfde land of uit omliggende landen.

Het is niet goed bekend hoe gewoon (geografische) variatie is, zoals ook bij bv. vogels kan worden waargenomen. Wel duidelijk is dat een soort in de ene regio een grotere variatie in jachtgedrag of een ander jachtgedrag kan laten zien dan in een andere regio. Dat kan aan het landschap en prooiaanbod liggen, maar bv. ook het ontbreken van een 'concurrerende soort' waardoor ruimte in het landschap beschikbaar is. De vleermuis zal daardoor in de ene regio in andere typen habitat jagen en wellicht op andere prooien jagen dan in de andere. Omdat de kenmerken van de echolocatie worden aangepast aan de structuur van het landschap, de vegetatie en de plek daarin waarin er gejaagd wordt, kan het algemeen naar boven komend beeld van de kenmerken van de soort variëren.

7 De soorten

7.1 De hoge 'FM'-soorten

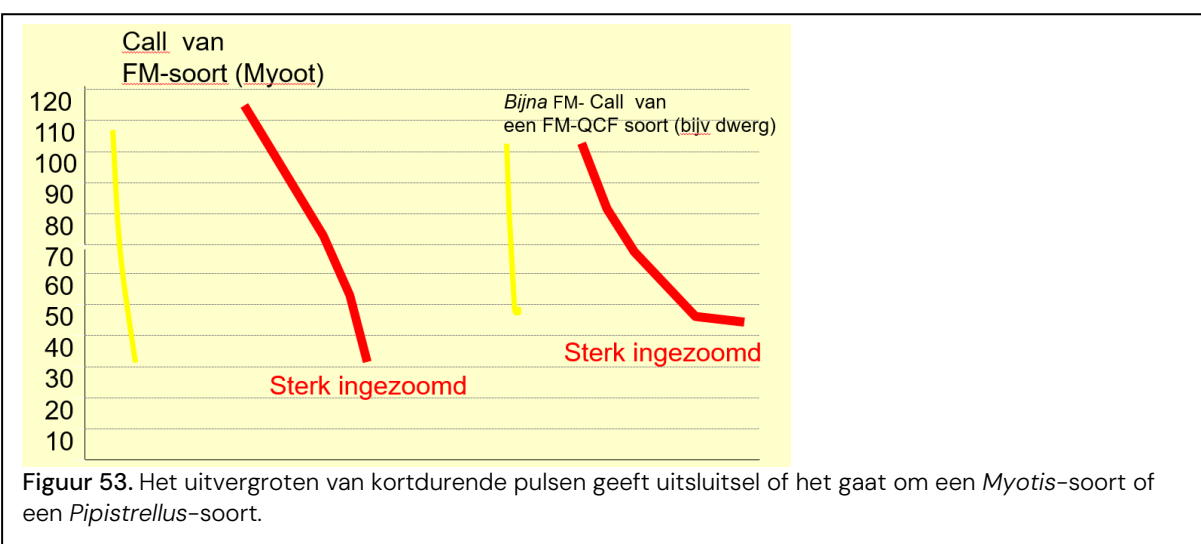
De groep van 'hoge' fm-QCF soorten bestaat in Nederland uit de soortgroep dwergvleermuizen (*Pipistrellus*) en is aan de hand van hun jachtgeluid betrekkelijk eenvoudig te herkennen. De pulsvorm is vrijwel altijd FM-QCF. Afhankelijk van de jachtomgeving zijn pulsen kort (3ms) tot middellang (8 ms), met meer of minder brede bandbreedte. De energieverdeling is ovaalvormig, d.w.z. een vrij snelle oploop en vrij snelle afloop van energie. De frequentie met de meeste energie ligt aan het einde van de puls, vrij dichtbij de Feind. In heel open omgeving en op migratie wordt een langere en bijna vlakke pulstype gebruikt.

In Nederland zijn tot nu toe drie soorten dwergvleermuizen vastgesteld. Dit zijn op volgorde van de hoogte van hun echolocatiegeluid de kleine dwergvleermuis, de gewone dwergvleermuis en de ruige dwergvleermuis. Deze dwergvleermuizen zijn met enige analyse ervaring goed aan de hand van hun jacht- maar ook in hun baltsroepen van elkaar te onderscheiden⁸.

De waarden van F-maxE is in de meeste gevallen toereikend om de soorten van elkaar te onderscheiden. Bij waarden rond de grenswaarden of bij zeer korte pulsen zijn aanvullende kenmerken nodig.

In zeldzame situaties, waarbij de gewone dwergvleermuizen in dicht bos of in stallen jagen is een verwarring met ingekorven vleermuis mogelijk, maar bij uitvergroting van de pulsvorm is goed te zien of het gaat om een convexe FM-qcf-puls of om een convexe FM-puls (Figuur 53).

In bijzondere gevallen is ook verwarring mogelijk tussen ruige dwergvleermuis en meervleermuis.



We benoemen drie situaties waarin onderscheid tussen de soorten dwergvleermuizen niet goed mogelijk, of lastig is.

⁸ NB: Het basisgegeven dat niet elke individuele echolocatiepuls geïdentificeerd kan worden geldt natuurlijk ook hier.

Dit is het geval:

- als extreem korte pulsen vanaf enige afstand zijn opgenomen. Dit zijn meestal pulsen van minder dan 3 milliseconden.
- als F-maxE rond de 41 kHz ligt, de pulsen niet kort of lang zijn en met behulp van de bandbreedte niet uit te maken is of het een ruige dwergvleermuis is die in besloten omgeving vliegt of het juist een gewone dwergvleermuis is in relatief open gebied.
- als de F-max E rond de 51-53 kHz en de Feind op 49-50 kHz ligt en met behulp van de bandbreedte niet is uit te maken of het een gewone dwergvleermuis is die in besloten omgeving vliegt of het juist een kleine dwergvleermuis is die in relatief open gebied vliegt.

Sleutel voor de dwergvleermuizen bij pulslengte > 3 ms

F-maxE	> 53 kHz	+ Feind > 50 kHz	→ kleine dwergvleermuis
F-max E	= 42 kHz -51kHz	+ Feind = 40kHz-50khz	→ gewone dwergvleermuis
F-maxE	< 40 kHz	+ Feind <39 kHz	→ ruige dwergvleermuis

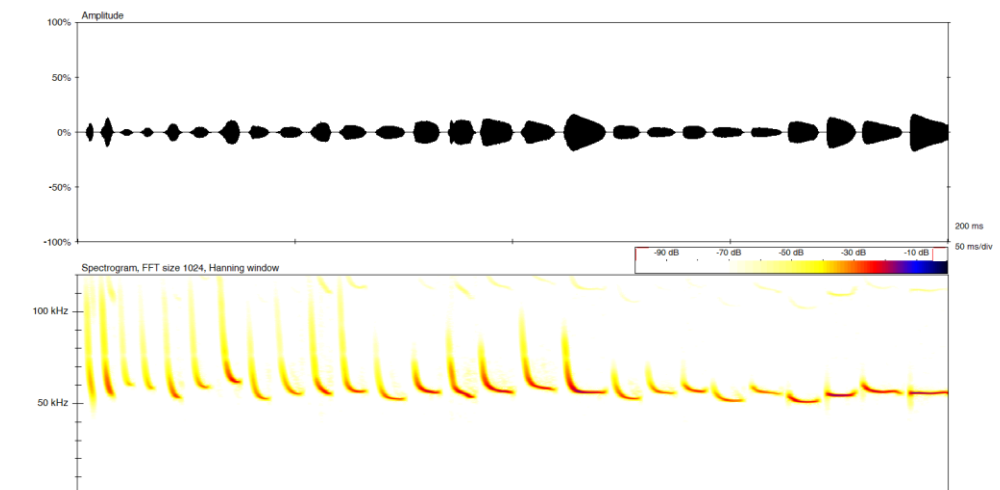
NB: in omringende landen komt nog een vierde soort dwergvleermuis voor, de Kuhls dwergvleermuis. Deze roept net iets hoger dan de ruige dwergvleermuis. De soort heeft wat smallere vleugels en vliegt sneller. De pulsen en de pulsafstanden zijn wat langer en frequentieverloop in is minder hoekig of meer geleidelijk dan bij ruige dwergvleermuis. Kuhls dwergvleermuizen zijn vaak territoriaal ten opzichte van soortgenoten en andere dwergvleermuissoorten en uiten regelmatig karakteristiek sociale roepen. In verband met de klimaatverandering is de Kuhls dwergvleermuis in zuid Europa bezig met een uitbreiding naar het noorden. Het is dus mogelijk dat de we de soort met NEM-VTT gaan tegenkomen in Nederland.

7.1.1 De kleine dwergvleermuis

De kleine dwergvleermuis (*Pipistrellus pygmeus*) is de dwergvleermuis met de hoogste FmaxE en de hoogste Feind. Het ritme is matig snel en merkbaar sneller dan een gewone dwergvleermuis jagend in eenzelfde omgeving. Vaak jagen kleine dwergvleermuizen op zeer korte afstand rond een boom, of op en neer vliegend in een bomenrij. Soms jagen kleine dwergvleermuizen ook laag boven water en zijn dan te verwarren met watervleermuizen.

Mannetje kleine dwergvleermuizen zijn in het najaar territoriaal en hebben een specifieke baltsroep. Deze baltsroepen uiten zij vliegend. Mannetjes kleine dwergvleermuizen roepen veel frequenter dan de mannetjes van de gewone dwergvleermuis. Vaak is er in een rij baltsroepen maar één zachte jachtroep te horen, dit is bij gewone dwergvleermuizen precies omgekeerd.

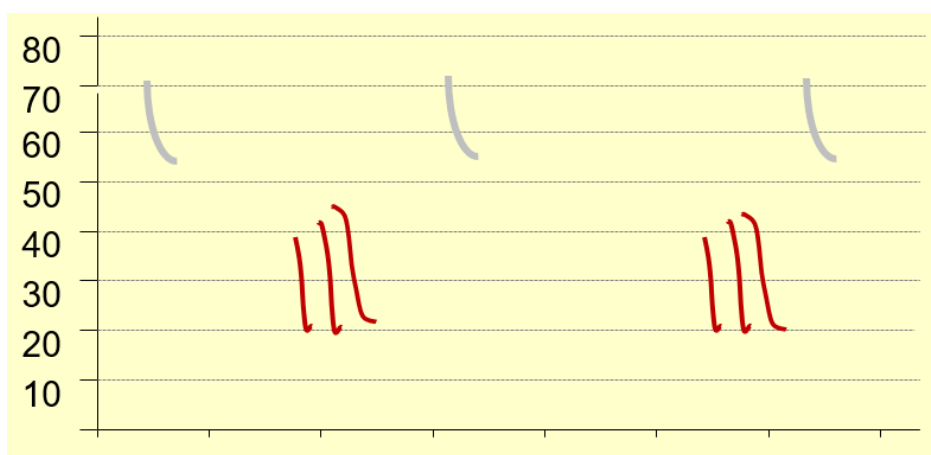
De baltsroep bestaat uit 2-3 kort op elkaar volgende pulsjes. De laatste puls heeft een duidelijk hogere Feind dan de voorgaande (Figuur 55).



Figuur 54. Variatie aan pulsvormen van de kleine dwergvleermuis (naar Markmann 2010).

Diagnostische kenmerken echolocatiepulsen:

- FM-QCF puls
- Pulslengte >2ms
- Feind duidelijk boven de 50 kHz
- FmaxE is meestal duidelijk boven de 53 kHz.
- Alleen bij zeer lange pulsen en een dopplershift omlaag (bijvoorbeeld door het bewegen van de waarnemer) kan de FmaxE weleens 52 kHz zijn.
- Relatief snel ritme 9-13 pulsen per seconde.



Figuur 55. De baltsroep van een kleine dwergvleermuis (rood). In grijs de echolocatiepuls.

Diagnostische kenmerken van de baltsroepen:

- 2-3 losse pulsen
- Feind 20 kHz
- Herhalingen 1½x sneller dan gewone dwergvleermuis
- laatste element 2 kHz hoger eindigend

Verwisselingsmogelijkheid

- De zeer korte FM-QCF pulsen, korter dan 3 ms, zijn vaak niet goed op soort te brengen en leiden tot mogelijke verwisseling met de gewone dwergvleermuis.

Tabel 3. Geluidskarakteristieken van de kleine dwergvleermuis in verschillende situaties.

	Zwermend	tussen bladerdek	besloten omgeving	langs vegetatie	op route direct/halfopen omgeving	open omgeving
Frequentie	bijna FM	bijna FM	FM-QCF	Fm-QCF	Fm-QCF	QCF
Pulstype						
F-maxE		58-61 kHz	57-58 kHz	54-57	55-57 kHz	>53 kHz
Pulslengte		2,1-4 ms*	4-6 ms	5-6 ms	6-8 ms	8-11,5 ms
F-start		90-120 kHz	80-90 kHz	80 kHz	95 kHz (5)	105-60 kHz
F-eind		54-58 kHz	52-60 kHz	51 kHz	53 kHz	51-53 kHz
IPI		20-50 ms	50-60 ms	90 ms /150-162	90-100 ms	100-217 ms
Herhalings-frequentie/Ritme		12-18 /s	9-11 /s	7-11 /s	6-7 /s	?-7/s
Envelope		ovaalvormig	peervormig	sigaarvormig	Sigaar tot licht pijlpuntvormig	Pijlpuntvormig

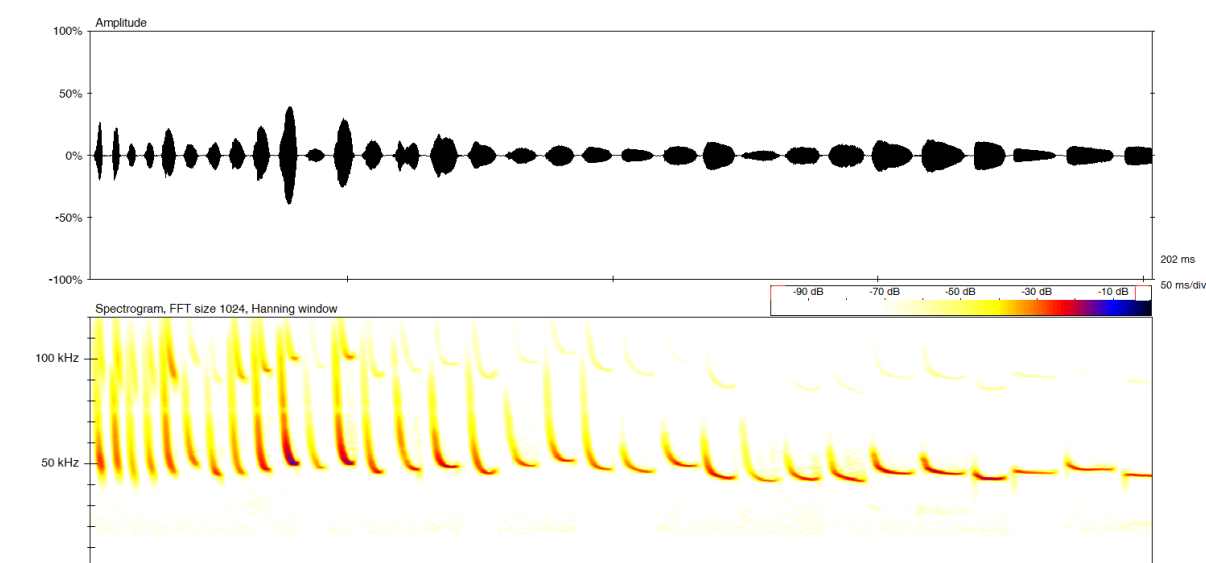
* Zeer korte pulsen, <3 ms zijn niet met zekerheid te onderscheiden van de gewone dwergvleermuis, en zullen gedetermineerd moeten worden als *Pipistrellus spec.* of *Ppip/Ppyg*.

7.1.2 De gewone dwergvleermuis

Bij de gewone dwergvleermuis (*Pipistrellus pipistrellus*) liggen F_{maxE} en F_{eind} tussen die van de kleine dwergvleermuis en de ruige dwergvleermuis in. De pulsen kunnen zacht tot matig hard klinken, maar geven nooit de indruk van zwaar (lang en luid). Het ritme is matig snel en kan wat onregelmatig zijn, maar geeft nooit de indruk van een galopperend paard. In open gebied, hoog overvliegend is het ritme traag.

De gewone dwergvleermuis komt nagenoeg in heel Nederland voor. Hun aantallen zijn geringer in grote open gebieden en veel voorkomend in halfopen gebieden langs wegen en lanen. Gewone dwergvleermuizen kunnen plaatselijk zeer talrijk zijn in natte gebieden met veel windbeschutting. Gewone dwergvleermuizen zijn veel minder talrijk in droge bosgebieden.

Als meerdere individuen bij elkaar gaan jagen wordt de jachtruimte verdeeld. Één dier jaagt dan bijvoorbeeld tussen de boomkruin, één dier langs de bosrand of boven het pad en één dier op enige afstand van de bosrand. Net na de winterslaaperperiode en gedurende perioden met warm droog weer zijn er ook individuen die gaan drinken. Dit doen zij vliegend laag boven het water.

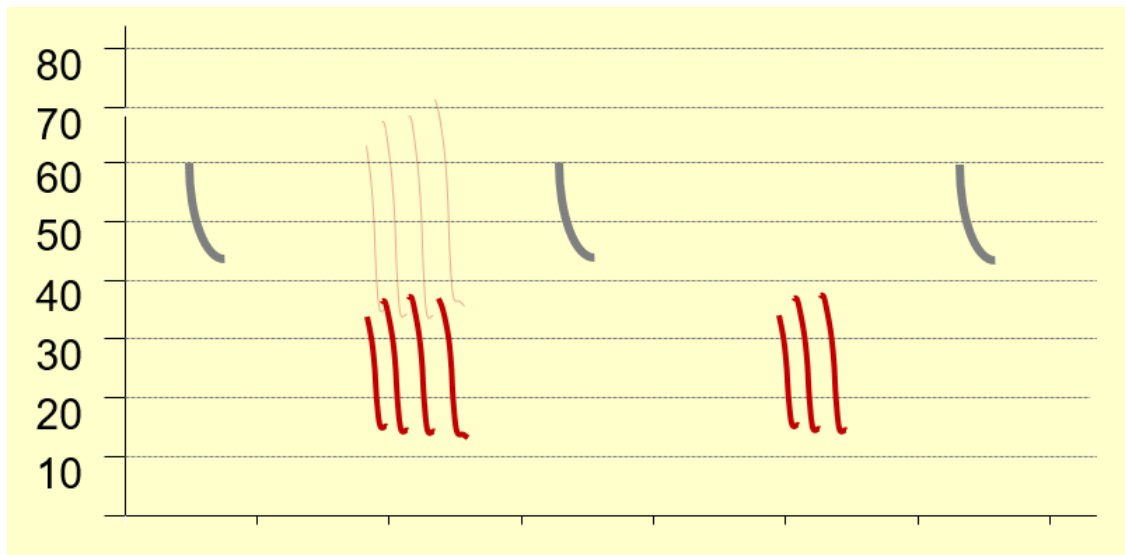


Figuur 56. Variatie aan pulsvormen van de gewone dwergvleermuis (naar Markmann 2010).

Diagnostische kenmerken van de echolocatiepulsen:

- FM-QCF puls
- Pulslengte >3ms
- F_{eind} duidelijk boven de 40 kHz, maar onder de 52 kHz (bij pulslengte >2ms)
- F_{maxE} is (meestal) duidelijk boven de 42 kHz, maar onder de 53 kHz.
- Alleen bij zeer lange pulsen en een sterke dopplershift (door snel het bewegen van de waarnemer) kan de F_{maxE} 41 kHz zijn.
- Snel maar wisselend ritme met 8-11 pulsen per seconde
- Een matig snel tot langzaam ritme, opname heeft enkele Dopplershifts.

Mannetje gewone dwergvleermuizen zijn in het najaar territoriaal en hebben een specifieke baltsroep die soms tot in het voorjaar nog te horen is. De baltsroep bestaat uit 3-5 kort op elkaar volgende pulsjes (Figuur 57). De laatste puls heeft een iets lagere Feind dan de voorgaande.



Figuur 57. De baltsroep van de gewone dwergvleermuis (in rood) en jachtpulsen in grijs.

Diagnostische kenmerken van de baltsroepen:

- 3-5 losse pulsen
- Feind 20-18 kHz
- Trager dan kleine dwergvleermuis, maar duidelijk sneller dan ruige dwergvleermuis
- Laatste pulsen in reeks nagenoeg altijd lager eindigend dan voorlaatste

Verwisselingsmogelijkheid

- Opnamen met zeer korte steile pulsen zijn te verwarren met opnamen van ingekorven vleermuizen. Inzomen op een enkele puls geeft duidelijkheid of het een pure FM puls is of toch een FM-qcf puls (zie ook Figuur 53).
- De zeer korte FM-qcf pulsen, korter dan 3 ms, zijn niet goed op soort te brengen.

Tabel 4. Geluidskarakteristieken van de gewone dwergvleermuis in verschillende situaties.

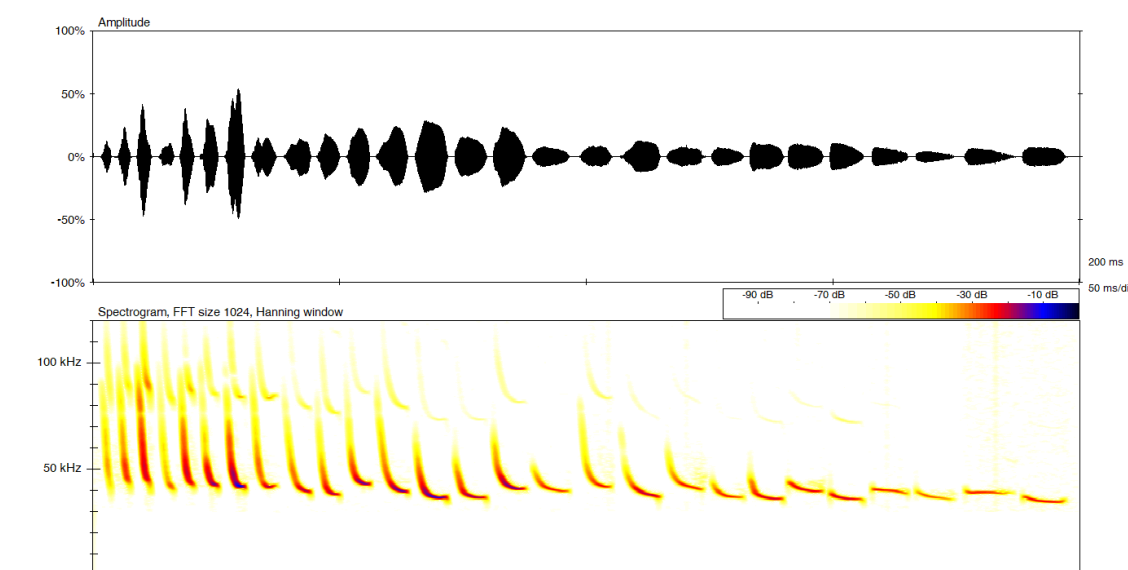
	Zwermend	tussen bladerdek	besloten milieu	langs vegetatie	op route direct	open milieu
Frequentie Pulstype		bijna Fm	FM-QCF	fm-QCF	fm-QCF	QCF
F-maxE	52-65 kHz	49-52 kHz	46-49 kHz	46 kHz	43-45 KHz	42-44 kHz
Pulslengte		2,5-4 ms	4-8 ms	7-8 ms	8-13 ms	12-13 ms
F-start		106-82 kHz	80-100 kHz	68-73 kHz	68-73 kHz	47-50 kHz
F-eind			43-50	43-47 kHz	42-46 kHz	41-43 kHz
IPI		60-90 ms?	75-90 ms	95-110 ms / 165-230 ms	95-110 ms /165 ms	95-110 ms /165 ms
Herhalings- frequentie/Ritme		11-16 /s		8-11 /s	6-10 /s	
Envelope		ovaal	ovaal	ovaal	zwak pijlpuntig	zwak pijlpuntig

7.1.3 De ruige dwergvleermuis

De ruige dwergvleermuis (*Pipistrellus nathusii*) is een relatief snel vliegende dwergvleermuis met relatief brede vleugels. De FmaxE en Feind zijn relatief laag. De pulsen klinken matig hard, maar in open gebied met een langzaam ritme klinken zij zwaar (lang en luid). In besloten gebied, bijvoorbeeld in een dicht bos of bij een verblijfplaats zijn de pulsen zacht en kort en de opnamen hebben vaak maar enkele pulsen van matige kwaliteit, verwarring met soorten uit het geslacht *Myotis* of *Plecotus* (grootoorvleermuizen) is dan mogelijk.

In open gebied klinkt het ritme als van een galopperend paard. In zeer open gebied, bijvoorbeeld boven groot open water, wordt een vrij typisch puls gebruikt die klinkt als "pjielp". Deze pulsen hebben aan het begin een klein in frequentie stijgend deel.

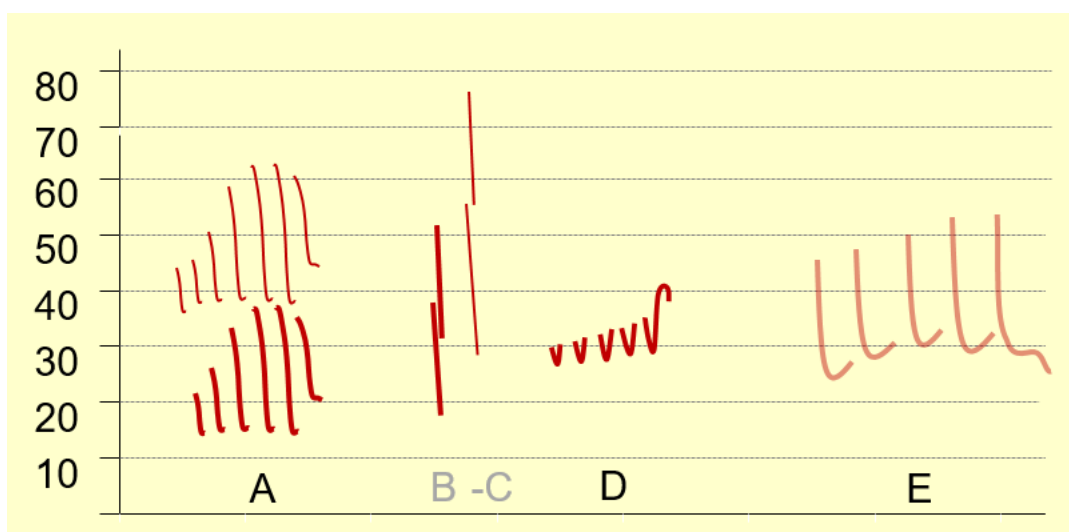
Mannetjes ruige dwergvleermuizen zijn in het najaar territoriaal en hebben een specifieke baltsroep die soms tot in het voorjaar nog te horen is. De baltsroep is complex en bestaat uit vijf delen/strofen, waarvan drie delen luid zijn en twee delen zeer zacht. Op grotere afstand wordt alleen het lagere deel opgenomen. Soms laten dieren alleen maar de strofen drie tot vijf horen.



Figuur 58. Variatie aan pulsvormen van de ruige dwergvleermuis (naar Markmann 2010).

Diagnostische kenmerken van de echolocatiepulsen:

- FM-QCF puls
- Pulslengte >5ms
- F-eind duidelijk boven de 34 kHz, maar onder de 42 kHz
- F-maxE is (meestal) duidelijk boven de 35 kHz, maar onder de 41 kHz.
- Alleen bij zeer korte pulsen en een sterke dopplershift (door snel het bewegen van de waarnemer) kan de FmaxE 41 kHz zijn.
- Een matig langzaam tot langzaam ritme in een halfopen en open omgeving.



Figuur 59. De baltsroep van een ruige dwergvleermuis is een strofe van 5 delen (syllabels) bestaande uit één of meerdere pulsen. De delen C en E zijn zachter dan de delen A en D.

Diagnostische kenmerken van de baltsroepen:

- Baltroep bestaat uit 5 strofen, waarvan vooral A en D duidelijk in de analyse te zien zijn
- Strofe A bestaat uit 4-7 pulsen, met duidelijk oplopende Feind-frequenties, soms golvend
- Feind eerste strofe op 15-18 kHz
- Strofe A heeft meer pulsen, en langere pauzes tussen de pulsen dan bij de gewone dwergvleermuis
- De strofen B-C zijn zacht en worden alleen in een opname op korte afstand zichtbaar in een sonogram.
- Strofe D bestaat uit 4-6 pulsen, waarvan de laatste altijd hoger eindigend is
- Feind laatste strofe is sterk oplopend van 39 tot 51 kHz.
- Strofe D is hoger in frequentie en kan bij een opname op grotere afstand niet meer worden geregistreerd.
- Strofe E is zacht en wordt alleen in een opname op korte afstand zichtbaar in een sonogram.
- Toch zijn ook baltsroepen op grotere afstand nog te herkennen wanneer ze zijn opgenomen met een Real Time recorder of met Time Expansion.

Verwisselingsmogelijkheid

- Bij opnamen van slechte kwaliteit is verwisseling met meervleermuizen of laatvlieger mogelijk.
- Het amplitudeverloop van een puls is bij ruige dwergvleermuizen duidelijk vierkant/ovaalvormig ofwel explosief, en bij meervleermuizen duidelijk progressief (aanzwellend naar piek en weer aflopend) en explosief bij de laatvlieger maar dan met een lagere Feind.
- Het naluisteren in de mixer laat duidelijk klankverschillen horen, waarbij de meervleermuis "droog" klinkt en de ruige dwergvleermuis "nat".
- Door het variëren van de weergave instellingen is het soms mogelijk toch een vage myotishaak te zien.

Tabel 5. Geluidskarakteristieken van de ruige dwergvleermuis in verschillende situaties.

	tussen bladerdek zwermend	besloten milieu	dicht langs vegetatie	Beschut bij vegetatie	open milieu
Frequentie	bijna FM		fm-QCF	fm-QCF	QCF
Pulstype					
F-maxE		39-41 kHz		37-38 kHz	35-39 kHz
Pulslengte		5-7 ms	8-9 ms	9-11 ms	9-12 ms
F-start		64-95 kHz	50-64 kHz	38-41 kHz	36-41 kHz
F-eind		39-41 KHz	36-37 kHz	36-38 kHz (2)	34-40 kHz
IPI		85-90 /170-190	100-110 /160-190	193-215 / 280-290	193-215 /380-435
Herhalings- frequentie/Ritme		regelmatig	5-8 /s onregelmatig	3-5 /s galopperend	2-5 /s galopperend of langzaam
Enveloppe			peervormig	rechthoekig	rechthoekig

7.2 De lage fm-QCF soorten

Deze groep van fm-QCF-soorten bestaat uit de rosse vleermuis (*Nyctalus noctula*), bosvleermuis (*Nyctalus leisleri*), tweekleurige vleermuis (*Vespertilio murinus*) en laatvlieger (*Eptesicus serotinus*). De eerste drie soorten hebben lange smalle vleugels en jagen met grotere snelheid, vaak op grotere hoogte. De vierde soort, de laatvlieger, heeft bredere vleugels en jaagt met lagere snelheden en t.o.v. van de andere drie soorten lager bij de grond; boven weilanden, langs heggen in bossen en in bomenlanen. Daarnaast zijn rosse vleermuizen en laatvliegers grote vleermuizen en bosvleermuizen en tweekleurige vleermuizen relatief kleine(re) vleermuizen.

In omliggende landen komt nog een vijfde soort voor die in deze akoestische groep thuishoort, de noordse vleermuis. Dit is een kleine soort met brede vleugels.

De soorten uit deze groep hebben de grootste variatie aan echolocatiegeluiden, van meer dan 20 milliseconden lange bijna vlakke pulsen tot korte steile pulsen. De soorten zijn in veel situaties aan de hand van echolocatiegeluiden vaak lastig onderling te onderscheiden. Daarnaast komt het ook regelmatig voor dat op een goede insectenrijke locatie, tenminste twee soorten uit de E/V/N groep tegelijk aanwezig zijn. Vooral korte opnamen van bv. in de omgeving van lantaarnpalen jagende dieren zijn lastig te determineren.

In een geluidsopname moeten in de regel minimaal 5–7 pulsen aanwezig zijn om met zekerheid tot een goede soortdeterminatie te komen. Bij zeer karakteristieke lange pulsen, is een soortdeterminatie ook mogelijk met 1–3 pulsen van redelijke kwaliteit. Opnamen van pulsen met een pulslengte van 5–6 ms lengte zijn moeilijk op naam te brengen. Vaak is het nodig om zowel de langste als ook kortere pulsen op te meten. Opnamen van pulsen met pulslengten korter dan 5 ms zijn vaak niet op naam te brengen.

De karakteristieke echolocatiegeluiden van de rosse vleermuis en bosvleermuis bestaan uit alternerende pulsen. Dit zijn pulsen met verschillen in pulslengten, in FmaxE en in Feind. Deze twee pulstypen worden in meer of minder regelmatig patroon na elkaar gebruikt. Maar beide soorten maken bij het jagen ook regelmatig gebruik van slechts één van beide pulstypen. Individuen jagen dan hoog in de lucht of juist dicht bij de grond.

Laatvliegers en tweekleurige vleermuizen hebben geen alternerende pulsen. Bij deze twee soorten kan soms een indruk van alternerende pulsen ontstaan door het regelmatig bewegen van de kop, je krijgt dan een afwisseling van harde en minder harde pulsen.

A: Sleutel bij voor opnamen met alternerende pulsen:

puls A: FmaxE =17-24 kHz, Feind= 16-20 kHz

Puls B: FmaxE =20-34 kHz, Feind= 16-27 kHz

Vershil in FmaxE en Feind tussen puls A en puls B = 3-5 kHz → rosse vleermuis

Puls A: FmaxE= 22-25 kHz, Feind= 21-27 kHz

Puls B: FmaxE= 23-29 kHz, Feind= 22-28 kHz

Vershil in FmaxE en Feind van puls A en puls B = 1-2 kHz → bosvleermuis

A: Sleutel bij voor opnamen met alternerende pulsen

	FmaxE	Feind		
Puls A	17-24 kHz	16-20 kHz		
Puls B	20-34 kHz	16-27 kHz		
Vershil A <> B	3-5 kHz	3-5 kHz	→	rosse vleermuis
Puls A	22-25 kHz	21-27		
Puls B	23-29 kHz	22-28 kHz		
Vershil A <> B	1-2 kHz	1-2 kHz	→	bosvleermuis

B: Sleutel voor opnamen zonder alternerende pulsen met pulslengten = 8–10 ms:

FmaxE = 26 kHz, BW = 3–5 kHz, explosieve start middellange pulsafstanden: →bosvleermuis

FmaxE = 26 kHz, BW >25 kHz, progressieve start: →laatvlieger

FmaxE = 25 kHz, BW = 7–12 kHz, progressieve start: →tweekleurige vleermuis

FmaxE = 25 kHz, BW = 2–3 kHz, explosieve start, korte pulsafstanden: →rosse vleermuis

B: Sleutel voor opnamen zonder alternerende pulsen met pulslengten = 8–10 ms. De bandbreedte is het verschil in frequentie tussen de start van een puls en het eind van een puls (in Khz).

FmaxE (kHz)	Bandbreedte (kHz)	start	Pulsafstanden		
26 kHz	3–5 kHz	explosief	middellang	→	bosvleermuis
26 kHz	> 25 kHz	progressief		→	laatvlieger
25 kHz	7–12 kHz	progressief		→	tweekleurige vleermuis
25 kHz	2–3 kHz	explosief	korte	→	rosse vleermuis

C: Sleutel voor opnamen zonder alternerende pulsen en pulslengten > 12 ms:

FmaxE = 23-24 kHz BW= 1-2 kHz, instant tot explosieve start, lange pulsafstanden 360, zeldzaam 500 ms : →bosvleermuis

FmaxE = 25-24 kHz, BW>9 kHz, progressieve start, lange gelijkmatige pulsafstanden 280/310 ms : →laatvlieger

FmaxE = 23-22 kHz BW= 7-12 kHz, progressieve tot explosieve start, lange (270ms) en zeer lange pulsafstanden 390/470 ms : →tweekleurige vleermuis

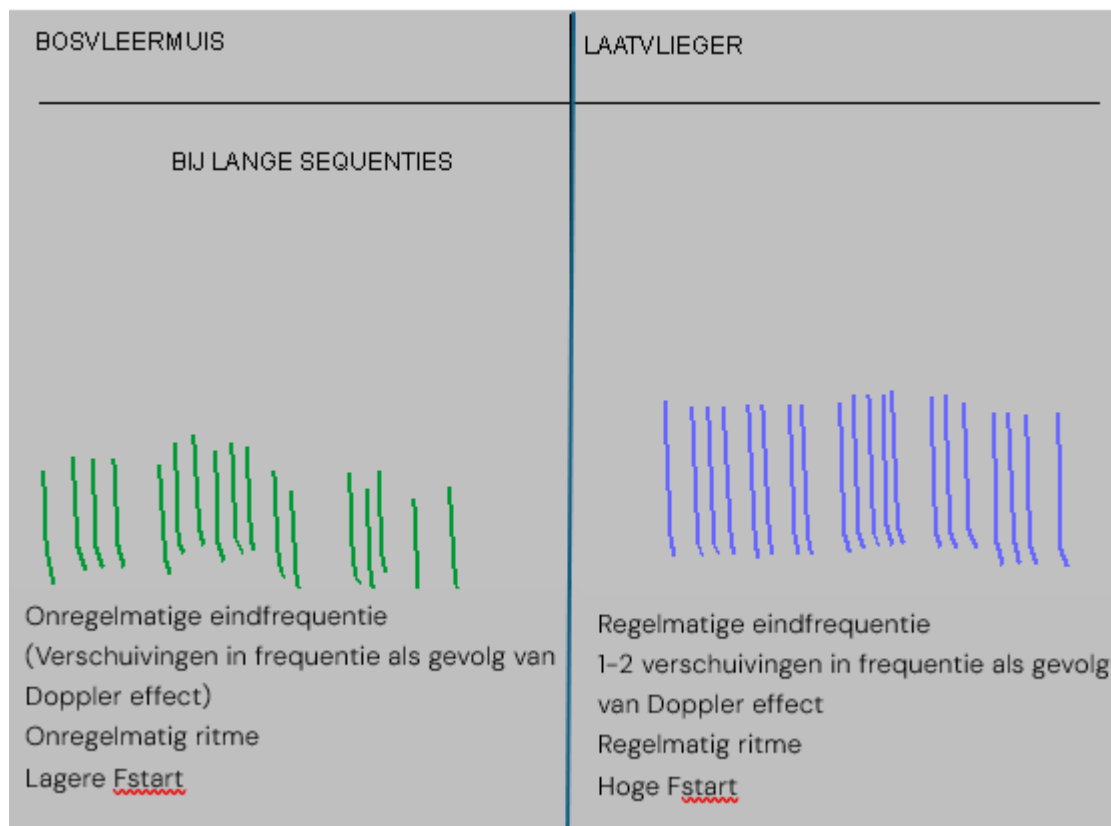
FmaxE <21 kHz BW= 2-3 kHz, explosieve start, lange 210-290 en zeer lange pulsafstanden 420-580 /500-620ms : →rosse vleermuis

C: Sleutel voor opnamen zonder alternerende pulsen en pulslengten > 12 ms. De bandbreedte is het verschil in frequentie tussen de start van een puls en het eind van een puls (in Khz).

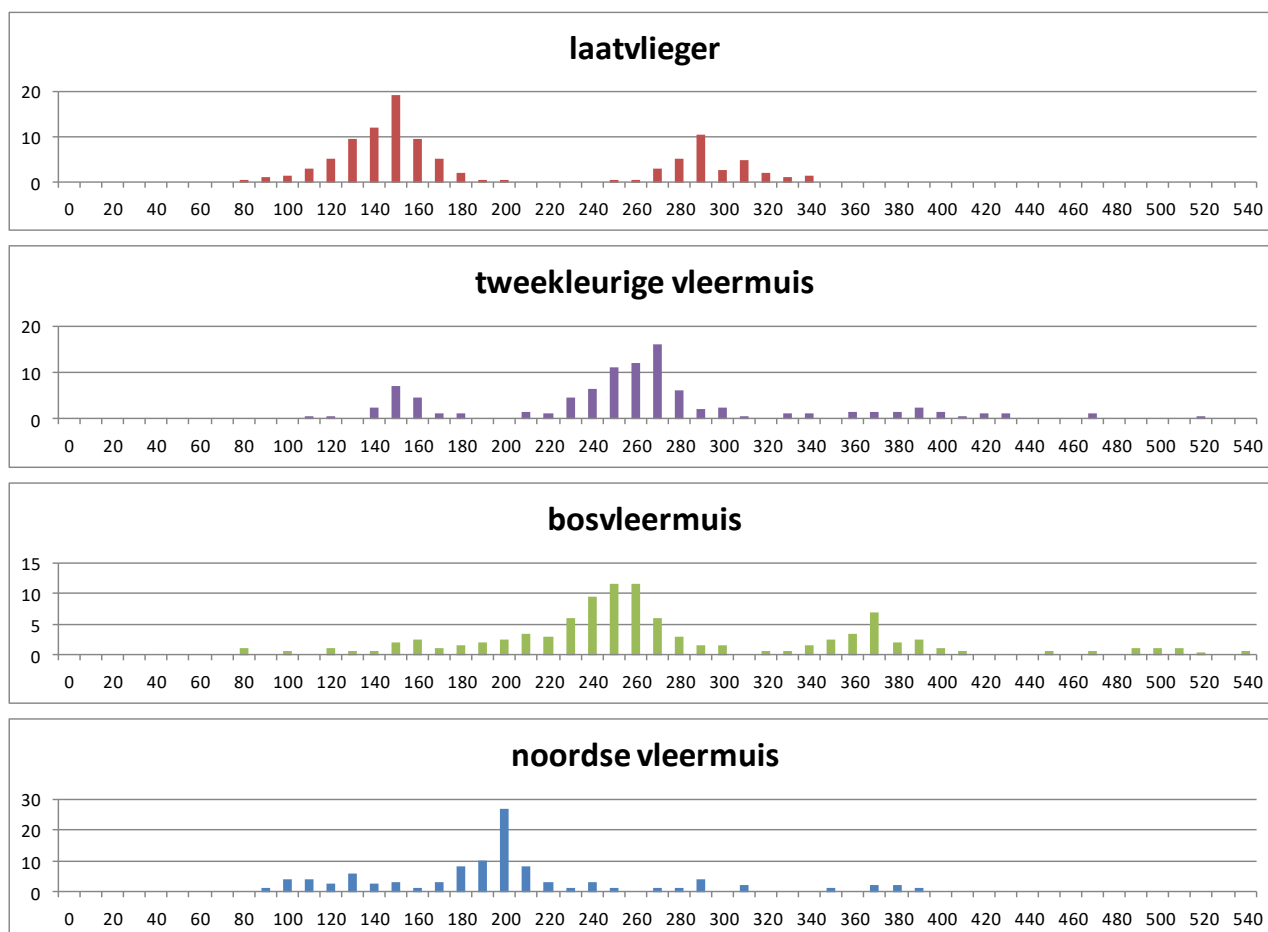
FmaxE (kHz)	Bandbreedte (kHz)	start	Pulsafstanden		
23-24 kHz	1-2 kHz	instant – explosief	Lang 360 ms Zeldzaam 500 ms	→	bosvleermuis
24-25kHz	> 9 kHz	progressief		→	laatvlieger
22-23 kHz	7-12 kHz	progressief – explosief		→	tweekleurige vleermuis
< 21 kHz	2-3 kHz	explosief	korte	→	rosse vleermuis



Figuur 60. Pulsvormen van de vier lage fm-QCF soorten bij pulslengten van 7-12 ms en F-maxE's van 25 tot 27 kHz.



Figuur 61. Verschuivingen in Fstart en Feind-frequentie als gevolg van Doppler-effect (bij gelijkblijvende pulslengten) als gevolg van verschillen in jachtgedrag bij bosvleermuis (c.f. rosse vleermuis, tweekleurige vleermuis) en laatvlieger.



Figuur 62. Pulsherhalingsfrequenties (in percentages) voor 4 sterk gelijkende soorten. Bron: Skiba 2011.

7.2.1 De rosse vleermuis

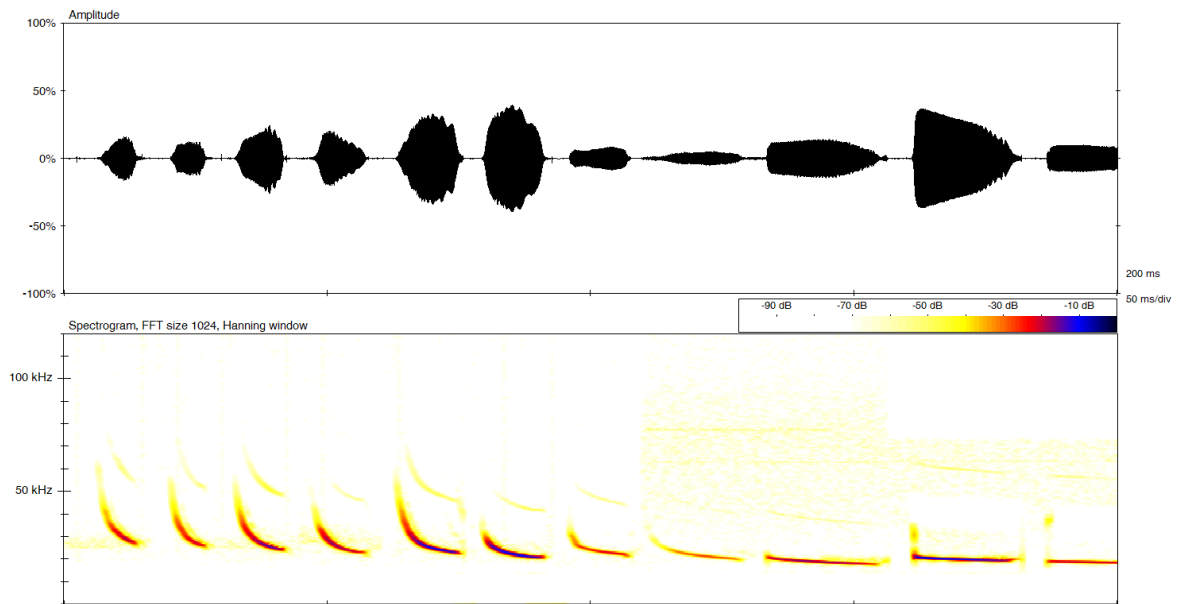
De rosse vleermuis is een grote snel vliegende vleermuis die vaak in een open omgeving jaagt. Hij maakt regelmatig gebruik van alternerende pulsen, maar niet altijd. Op route of bij een hoge jachtlucht wordt alleen de lange lage puls gebruikt (FmaxE 20–18 kHz). In jacht bij verlichting of op route laag bij de grond wordt alleen het korte hoge pulstype gebruikt (FmaxE 25–32kHz). De enveloppe van de puls is meestal kogelvormig of sigaarvormig met veel energie in het begin van de puls en met een energieverdeling die langzaam iets afloopt.

Op route door een bos valt vooral een sneller ritme of pulsherhalingsfrequentie op en het zeer snel verdwijnen van de pulsen in vergelijking tot een laatvlieger in dezelfde situatie. De weinige pulsen komen vaak doordat de rosse vleermuis in snelle vlucht voorbij is gevlogen. De pulsen zijn 3–4 ms lang en verschillen ten opzichte van elkaar iets in vorm en lengte. De Fstart is met 48–43 kHz duidelijk lager dan bij laatvliegers met vergelijkbare pulslengten. Dit laatste is alleen goed te bepalen bij luidere opnamen.

In wat meer open situaties, vliegend laag boven of om de vegetatie (jagend op bijvoorbeeld langpootmuggen of meikevers), gebruikt een jagende rosse vleermuis verkorte pulsen zowel van de korte puls als van de lange puls. De combinatie van pulslengte, FmaxE en Feind geven dan uitsluitsel of het rosse vleermuis is of een bosvleermuis. Het verschil in FmaxE is dan meestal maar 2–3 kHz.

In een open omgeving met weinig wind gebruikt de rosse vleermuis vaak alternerende pulsen. Het verschil in FmaxE tussen de korte en lange puls is dan 3–5 kHz. Dit is 2x zo groot als bij beide andere Nyctalus soorten; de bosvleermuis en de grote rosse vleermuis.

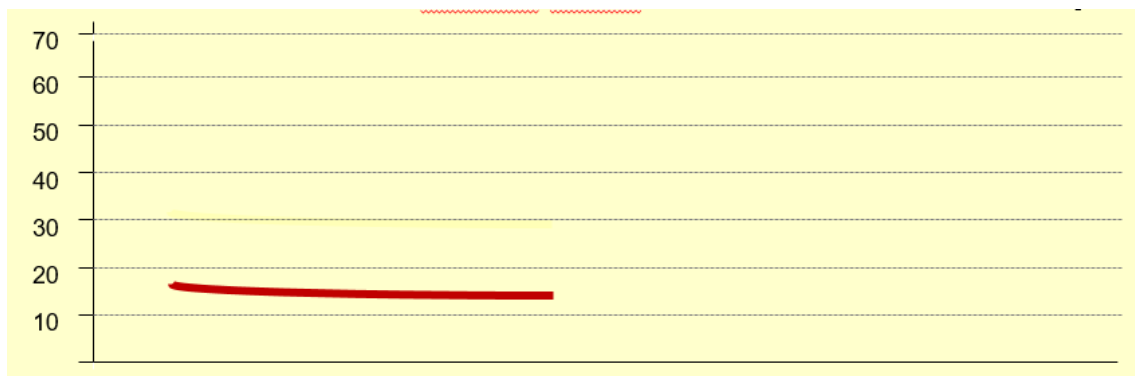
In zeer open omgeving gebruikt de rosse vleermuis alleen nog de lage puls. Deze kan dan tot 25 ms lang zijn. De eindfrequenties is 17 kHz en hoger, maar met een doppler door het rijden met een waarneemauto kan dit 16 kHz worden.



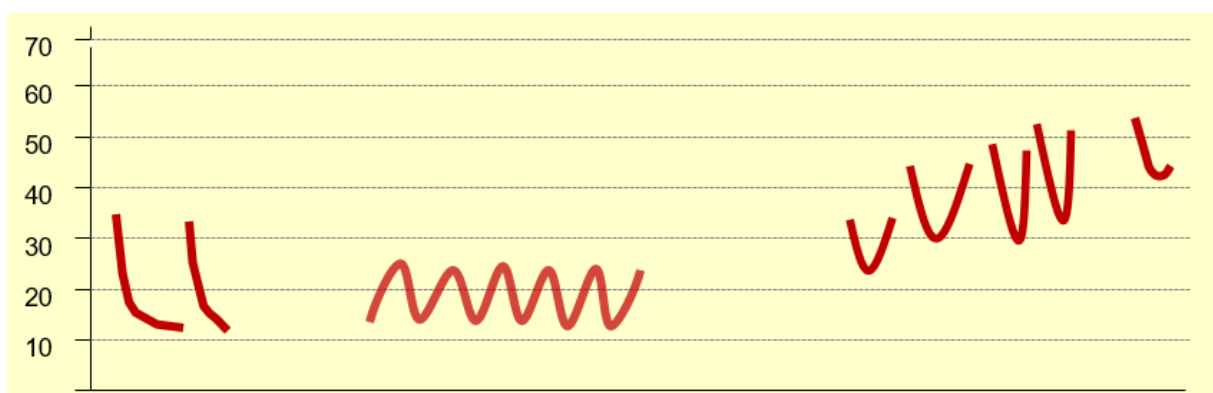
Figuur 63. Variatie aan pulsvormen van de rosse vleermuis (naar Markmann 2010).

Diagnostische kenmerken van de echolocatiepulsen:

- FM-QCF puls
- Pulslengte >8ms
- Amplitudeverloop explosief. Alternierend tussen twee pulstypen
- Bij alternerende pulstypen verschil tussen F_{maxE} beide pulsen is 3–5 kHz
- Bij niet alternerende pulsen
 - Pulsvorm niet hoekig
 - Snelle uitdoving bij passeren en/of wisselende frequentie als gevolg van Doppler-effect op Feind
 - lage F_{start} <40 kHz



Figuur 64. De baltsroep van de rosse vleermuis.



Figuur 65. De contactroep van de rosse vleermuis.

Diagnostische kenmerken van de baltsroep:

- Lange luide roep.

Contactroep:

- Afwisseling van diverse golvende pulsen.

Verwisselingsmogelijkheid

- Verwisseling met bosvleermuis en laatvliegers is mogelijk wanneer door rosse vleermuizen dichtbij de vegetatie wordt gejaagd (bijvoorbeeld bij harde wind).
- Verwisseling met laatvlieger is mogelijk wanneer dieren op route door het bos komen vliegen. Amplitude verloop en Fstart geven dan vaak uitsluitsel.
- Ook is soms verwisseling met tweekleurige vleermuis mogelijk, maar de laatste soort heeft bij lagere jachtvluchten en op route een duidelijk hoger ritme en scheve licht geknikte pulsvorm. In open omgevingen op grote hoogte heeft de tweekleurige vleermuis een 12-23 ms lange puls met een FmaxE van 23-24 kHz.

Tabel 6. Geluidskarakteristieken van de rosse vleermuis in verschillende situaties.

	tussen bladerdek/ zwemend	besloten milieu	Laag bij vegetatie	jagend	open luchtruim
		(in laan)	2m hoog	8m hoog	op route direct
					> 20m hoog
Alternerend	nee	nee	ja	deels	nauwelijks
Pulstype			FM-QCF	fm-QCF	QCF
F-MaxE	31-32.5 kHz	B: 24-28 kHz*	A: 20-24 kHz	A type: 17-23 kHz	A: QCF
			B: 32-34 kHz	B type: 20-25 kHz	18-21 kHz
			B: 9-12 ms	B:type: 8-21 ms	
F-start	47-48 kHz	B: 33-43 kHz	A: 38-42 kHz	A type : 17-23 kHz	A: 20-27 kHz
			B: 27-60 kHz	B type: 35-27 kHz	
F-eind	28-27 kHz	B: 23-32 kHz	A: 19-20 kHz	A type: 16-20 kHz	A: 17-21 kHz
			B: 23-30 kHz	B type: 20-27 kHz	
Pulslengte	3-4 ms	B: 6-9 ms	A: 8-9 ms	A type: 10-26 ms	A: 20-24 ms
			B: 9-12 ms	B:type: 8-21 ms	
IPI	40-65 ms	100-115 ms	240-290 ms	240-242 ms	210-290
			/365-415 ms		/420-580
					/500-620
Pulsherhaling/ritme				3-5 /s	2,5 /s <<< 2- 3/s?
Envelope/ energieverdeling	Progressief- ovaal	ovaal	explosief Platte kogelvorm	Instant explosief kogelvorm	Instant explosief

* Vaak met korte sequenties (pulstrein) van 4 – 5 pulsen.

7.2.2 De laatvlieger

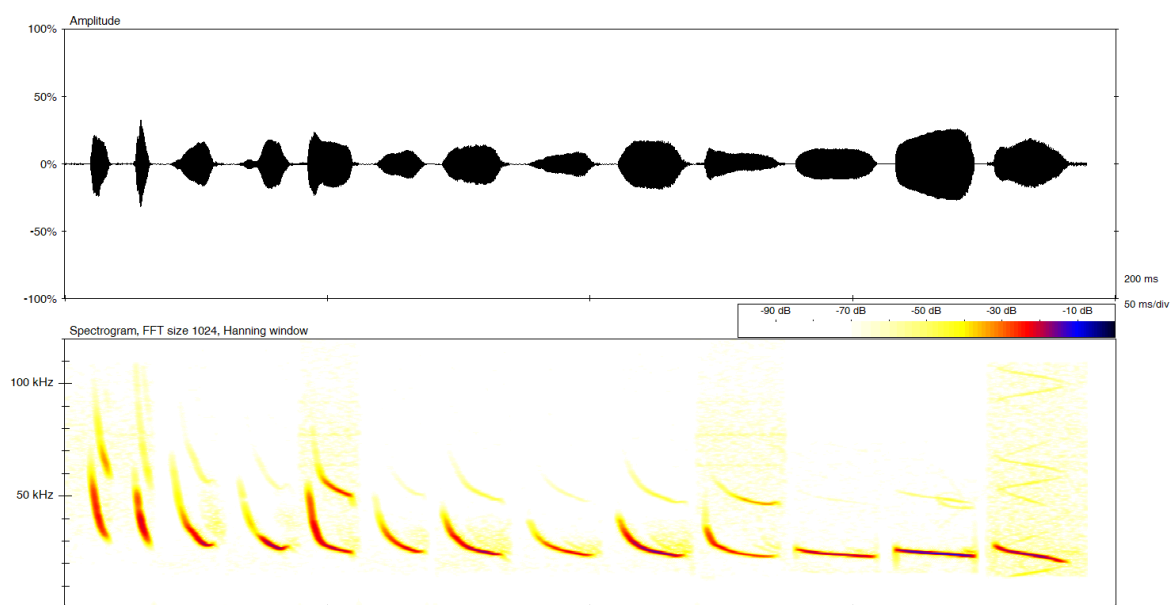
De laatvlieger is een grote, relatief langzame vliegende vleermuis met brede vleugels. In halfopen omgeving is het karakteristieke tapdansritme te horen. Pulsafstand is meestal 275–305 ms en af en toe 125–170 ms.

Het ritme bij een jachtvlucht in meer besloten omgeving of zeer open omgeving is regelmatig.

De middellange pulsen (7–9 ms) hebben vaak de karakteristieke hockeystick vorm en de enveloppe heeft vaak de karakteristieke luidsprekervorm met langzame opbouw van energie over de tijd en een piek in energie in de laatste helft tot kwart van de puls.

De laatvlieger kan ook op grotere hoogte in vrije ruimte jagen. Het pulssritme is dan langzaam en de pulsen zijn lang.

Laatvliegers kunnen ook '*gleanen*'. Dit is met een langzame vlucht dicht op en deels in de begroeiing jagen. De pulsen zijn dan zeer zacht en moeilijk op te nemen. Het echolocatiegeluid wat hierbij gebruikt wordt is zacht en bestaat uit korte pulsen die elkaar matig snel opvolgen. De startfrequentie is hoog, maar alleen goed te bepalen als het geluid ook op korte afstand is opgenomen.



Figuur 66. Variatie aan pulsvormen van de laatvlieger (naar Markmann 2010).

Diagnostische kenmerken van de echolocatiepulsen:

- FM-QCF puls
- Puls lengte 6-10 (14) ms
- Pulsafstand 270-305 ms en 140-170 ms.
- Amplitudeverloop (meestal) progressief
- Nooit alternerend
- Vaak relatief hoge Fstart (t.o.v. *Nyctalus*)
- Vaak brede bandbreedte (BW > 30 kHz)
- Middellange pulsen vaak duidelijk gehoekt (ijshockeystick)
- ijshockeystick-vorm verdwijnt in besloten habitat en in zeer open omgeving!!
- Slechts 1-2 verschuivingen in frequentie als gevolg van Dopplereffect in één opname

Diagnostische kenmerken van de baltsroep:

- Er is nog maar weinig bekend over baltsroepen van de laatvlieger.

Verwisselingsmogelijkheid

- Bij opnamen met weinig pulsen en/of van veraf is verwisseling met laagvliegende rosse vleermuizen en tweekleurige vleermuizen mogelijk.
- Op route of bij jacht in meer besloten omgeving is verwisseling met bosvleermuis en rosse vleermuis mogelijk. In zeer open omgeving is verwisseling met tweekleurige vleermuis mogelijk.

Tabel 7. Geluidskarakteristieken van de laatvlieger in verschillende situaties.

	tussen bladerdek	besloten milieu	Langs vegetatie jagend	op route direct	Hoog jagend
			4-8 m hoog		> 8m hoog of zeer open omgeving
Alternerend	nee	nee	Hard/zacht		nee
Pulstype			FM-QCF		bijna QCF
F-MaxE	29-33 kHz	31-33 kHz	27-28 kHz	26-29 kHz	24-25 kHz
F-start	53-60 kHz	57-80 kHz	48-60 kHz	48-45 kHz	27-24 kHz
F-eind	28-29 kHz	28-29 kHz	23-26 kHz	22.5-27 kHz	20-22 kHz
Pulslengte	2-3 ms	3-5 ms	7-9 ms	8-12 ms	12-15 ms
IPI	40-60 ms	58-84	125-170	140-170 ms	244-280
		/110-128	/278-300 ms		
Pulsherhaling/ritme	Kort + snel		haperend		Langzaam
Envelope/energieverdeling	explosief	progressief	progressief	progressief	ovaal

* Heeft typische pulstype bij halfopen habitat

7.2.3 De tweekleurige vleermuis

De tweekleurige vleermuis is een binnen deze groep kleine, snel vliegende vleermuis die vaak in open gebieden jaagt. Meestal is dit op grotere en mogelijk ook zeer grote hoogte langs en boven grote waterplassen.

Tweekleurige vleermuizen jagen soms ook langs bomenrijen. Bij minder gunstig weer wordt er ook bij verlichting en hoog opgaande groenstructuren in de stad gejaagd. Uitvliegende dieren cirkelen enkele keren boven een nabij gelegen open plek om hoogte te maken.

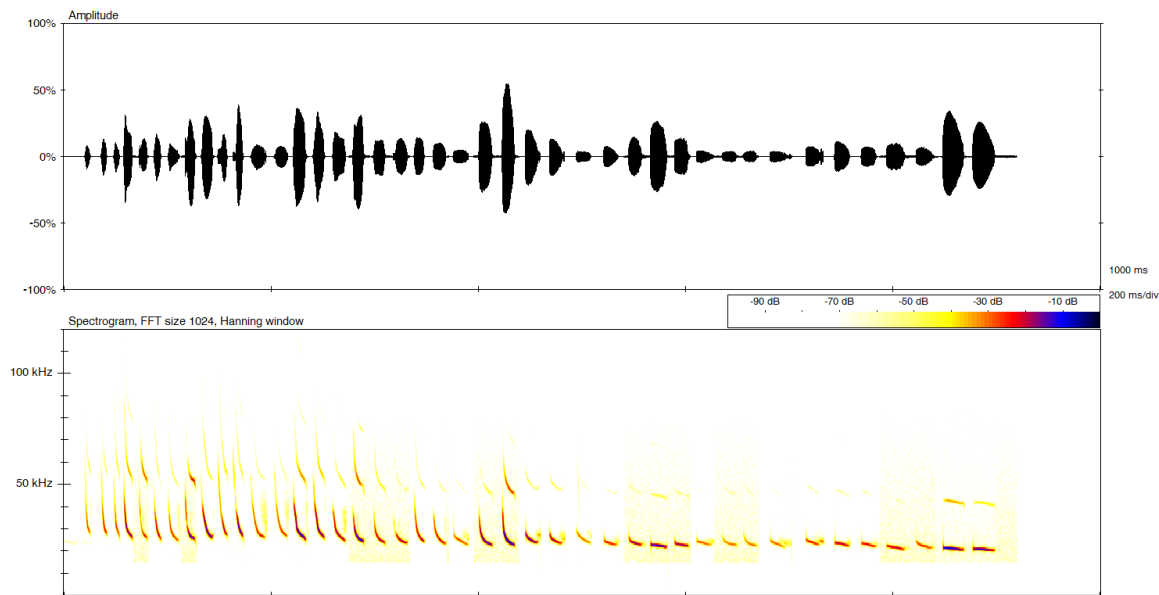
In een open omgeving op grote hoogte worden lange pulsen gebruikt met een FmaxE van 23 kHz met een langzaam ritme. De pulsafstand is dan variabel. De iets kortere pulsen klinken door de aflopende puls klagend. De pulsen zijn dan zeer lang (> 15 ms) en de pulsafstanden zijn groot (320–360 ms).

Regelmatig jagen tweekleurige vleermuizen ook lager bij de grond. De kortere pulsen met een lagere F-maxE van rond de 27 kHz zijn dan te verwarren met laatvliegers qua klank en ritme. Het ritme is net iets sneller en duidelijk regelmatig. De pulsen hebben duidelijk minder FM dan van laatvliegers. De bandbreedte voor tweekleurige vleermuis is dan 16–19 kHz, terwijl deze voor laatvliegers 25–34 kHz is.

De pulsenmerken van tweekleurige vleermuizen kunnen sterk overeenkomen met bosvleermuizen. Het ritme van tweekleurige vleermuizen is vaak duidelijk regelmatig dan van bosvleermuizen. Als bosvleermuizen op dezelfde korte afstand van de begroeiing gaan jagen, zullen zij kortere en duidelijk alternerende pulsen gaan gebruiken.

Rosse vleermuizen gebruiken de pulsen met FmaxE van 25–27 KHz alleen in een zeer besloten omgeving zoals op route in een laan. Dan zijn pulsen relatief kort (6–7ms) en door de snel groter wordende afstand verdwijnt het FM-deel snel (door de laan vliegend) of pulstype veranderd naar langere luidere langere pulsen (boven bomendek uitvliegend).

Als meerdere dieren bij een verblijfplaats zwermen met een lage ingang worden luide “laatvliegerachtige” pulsen gebruikt. Individueel zwermende en invliegende tweekleurige vleermuizen gebruiken korte zachte echolocatiepulsen met ruime pulsafstanden.



Figuur 67. Variatie aan pulsvormen van de tweekleurige vleermuis (naar Markmann 2010).

Diagnostische kenmerken van de echolocatiepulsen:

- FM-QCF puls
- Pulslengte 12–20 (23) ms
- Pulsafstand 230–250 ms en 120–140ms en 320–360 ms
- Amplitudeverloop explosief tot zeer explosief, licht aflopend
- Nooit alternerend
- Vaak enkele verschuivingen in frequentie als gevolg van Dopplereffect
- Vaak middelhoge Fstart (t.o.v. *Nyctalus* en *Eptesicus*)
- Vaak korte bandbreedte (BW<30 kHz)
- Middellange pulsen vaak duidelijk gebogen (boemerang met langer laag deel*)

Diagnostische kenmerken van de baltsroep:

- Een 90–110 ms lange serie van 5–11 zachte pulsen gevolgd door een langere complexe eindroep, die in de vlucht worden geproduceerd. De zachte pulsen hebben een FmaxE van 22 kHz, de lange eindroep heeft een FmaxE van 14 KHz, en is dus ook zonder detector hoorbaar.
- Deze serie van pulsen wordt meerdere keren achter elkaar herhaald gevolgd door korte pauzes. De baltsperiode van de tweekleurige vleermuis loopt van begin september tot ver in februari.

Verwisselingsmogelijkheid

- Bij opnamen met weinig pulsen en/of van veraf is verwisseling met rosse vleermuizen, bosvleermuis en laatvliegers mogelijk. Puls lengte en bandbreedte geven uitsluitsel bij verwisseling bosvleermuis/tweekleurige vleermuis.
- Bij jacht op lagere hoogte is verwisseling met laatvlieger mogelijk, maar amplitudeverloop en IPI geven uitsluitsel. Laagvliegende tweekleurige vleermuizen, hebben pulsherhalingsfrequentie en een pulsklank die lijken op laatvliegers (ietsje sneller), maar zijn dan veel regelmatig (zonder haperingen).
- Op route of bij jacht op lage hoogte is verwisseling met bosvleermuis, laatvlieger en rosse vleermuis mogelijk.

Tabel 8. Geluidskarakteristieken van de tweekleurige vleermuis in verschillende situaties.

	Zwermend	Besloten milieu	Langs vegetatie jagend	Op 10-15 m hoogte jagend	op route direct open milieu
			4-8 m hoog		
Alternerend	nee	Nee	Hard/zacht	Hard/zacht	Nee
Pulstype			FM-QCF	fm-QCF	QCF
F-MaxE	27-29 kHz	26 kHz	23-25 kHz	22-23 kHz	23-25 kHz
F-start	45-42 kHz	36-42 kHz	25-34 kHz	32-38 kHz	25-29 kHz
F-eind	26-27 kHz	24-26 kHz	21.5-23 kHz	22-25 kHz	21-23Khz
Puls lengte	3-5 ms	7-12 ms	12-16 ms	16-18 ms	15-20 ms
IPI	Afhankelijk van situatie zie tekst	120-140 ms	140-170 ms	260-320 ms	260-320 ms
			230-250 ms	160-200 ms	380-460 ms
Pulsherhaling/ritme					3-4 /s
Enveloppe/energieverdeling		Explosief, instant	Explosief, instant	Explosief-ovaal	Explosief

7.2.4 De bosvleermuis

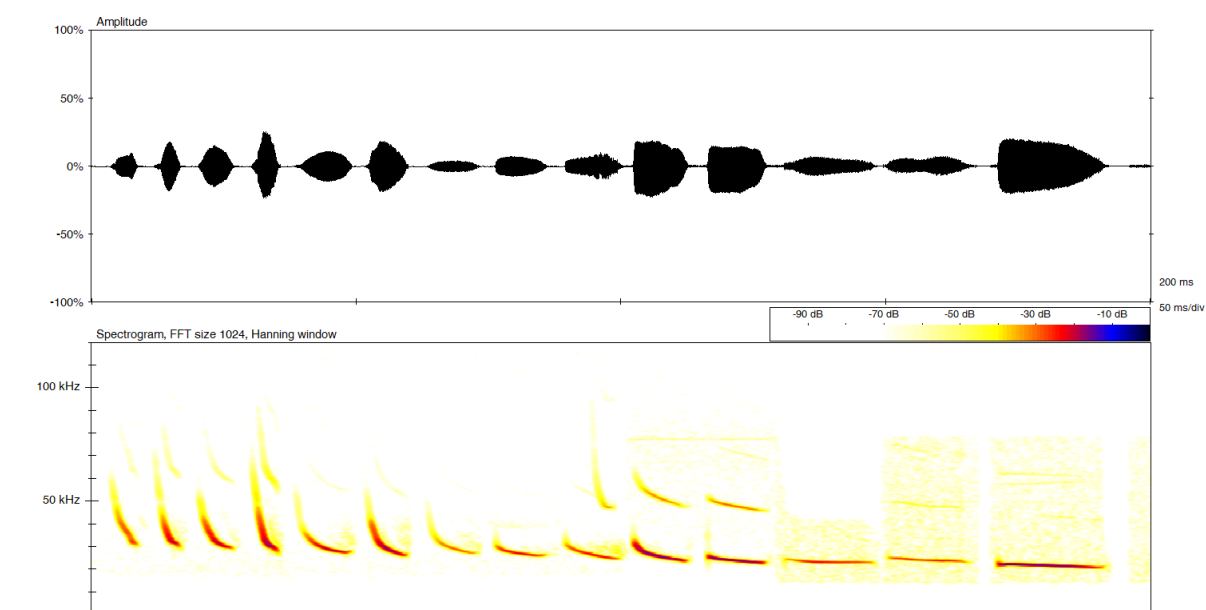
De bosvleermuis is een, binnen de groep, kleine snel vliegende vleermuissoort die vaak in halfopen gebieden jaagt.

Dit kunnen bosvijvers zijn alsook bomenrijen langs rivieren en beken. Bosvleermuizen kunnen ook op zeer grote hoogte jagen. Daarnaast is er in Nederland waarschijnlijk ook sprake van een doortrek van migrerende dieren, waarbij individuen op zeer diverse plekken jagen, zoals aan de Noordzeekust.

De twee meest waargenomen manieren van jagen zijn het jagen op korte afstand van bomenrijen en het jagen bij verlichte bruggen over rivieren en beken. Bosvleermuizen die in het najaar opgenomen worden laten vaak alleen de lange lage puls en lange pulsafstanden zien.

De soort is vaak goed te herkennen aan de (t.o.v. de rosse vleermuis) relatief korte pulsen (6–8 ms) gecombineerd met wisselende middellange of regelmatige lange pulsafstanden. De lange pulsen (>10ms) zijn nagenoeg vlak, is er nauwelijks nog een FM-deel en FmaxE is maar net iets hoger dan Feind.

Bij korte pulsen wordt er gealterneerd tussen twee pulstypen A en B. De pulsenmerken van pulstype A en B verschillen maar weinig van elkaar en de opeenvolging van de A en B pulsen is onregelmatig. Een veel voorkomende volgorde is B,B,B,A,B, B, B,B,B,A.



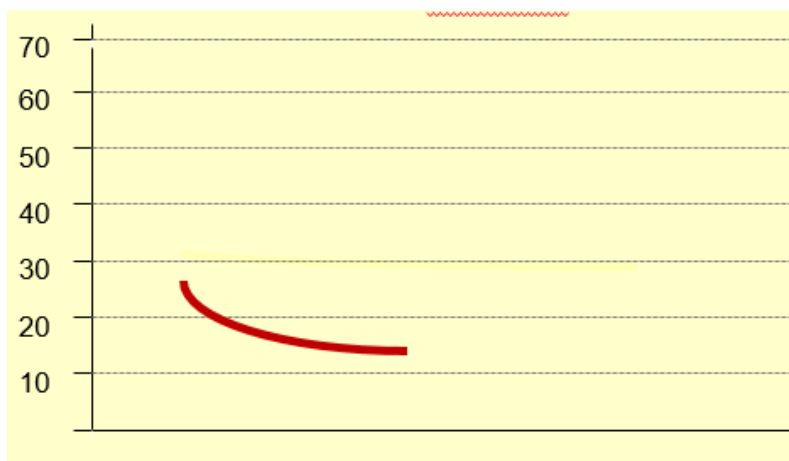
Figuur 68. Variatie aan pulsvormen van de bosvleermuis (naar Markmann 2010).

Diagnostische kenmerken van de echolocatiepuls:

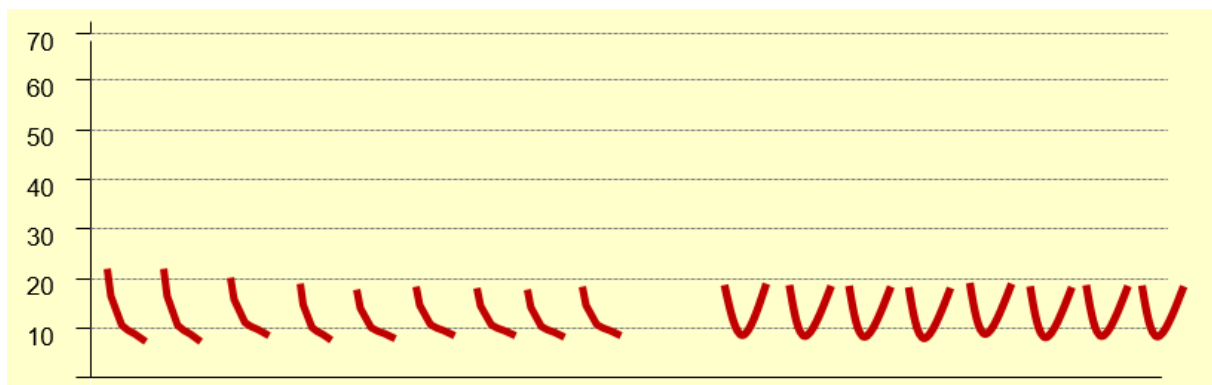
- FM-QCF puls / fm-QCF puls
- Amplitudeverloop explosief
- Alternerend tussen twee pulstypen
- Verschil in FmaxE en Feind van puls A en puls B vaak 1-2 kHz
- Pulsherhalingsfrequentie en ritme sneller dan bij rosse vleermuis

Tabel 9. Geluidskarakteristieken van de bosvleermuis in verschillende situaties.

	tussen bladerdek/ zwermend	besloten milieu	Bij vegetatie jagend	open milieu	op route direct
		(in laan")	4-8m hoog	>10-14m hoog	> 25 m
Alternerend	nee	weinig	ja	ja	nauwelijks
Pulstype			FM-QCF	fm-QCF	QCF
F-MaxE	31-33 kHz	25-35 kHz	A: 22-25 kHz	A: 22-25 kHz	(A: 23-29 kHz)
			B: 24-28 kHz	(B: 23-29 kHz)	B: 21-28 kHz
			B: 9-13 ms		B: 17-20 ms
F-start	58-62 Khz	50-70 kHz	A: 32-35 kHz	A: 23-32 kHz	(A: 23-32 kHz)
			B: 25-28 kHz	(B: 26-30 kHz)	B: 45-30 kHz
F-eind	23.5-25 kHz	25-27 kHz	A: 22-24 kHz	A: 21-27 kHz	(A: 20-27 kHz)
			B: 24-27 kHz	(B: 22-28 kHz)	B: 21-23 kHz
Pulslengte	3-6 ms	7-9 ms	A: 6-8 ms	A: 11-12 ms	(A: 8-17 ms)
			B: 9-13 ms	(B: 8-17 ms)	B: 17-20 ms
IPI		40-50 ms?	100-130 ms/	230- 250 ms?	400-700 ms
			210-270 ms	/320-430 ms	
Pulsherhaling/ritme		Relatief snel	3-10 /s	2-3 /s <<< 3-5/s?	2-3 /s
Envelope/ energieverdeling	Progressief- ovaal	ovaal	explosief	Instant explosief	Instant explosief



Figuur 69. De baltsroep van de bosvleermuis.



Figuur 70. Twee typen contactroepjes van de bosvleermuis.

Diagnostische kenmerken van de baltsroep:

- Een 26–35 ms lange puls met een startfrequentie van 20 kHz en een FmaxE van 15 kHz.
- De baltsroep is duidelijk korter dan van de baltsroep van de rosse vleermuis.
- Als de contactroep gebruikt de bosvleermuis korte trillers van 90–135 ms, bestaande uit 9–17 calls. Deze roep wordt vooral (uitsluitend?) in de vlucht gebruikt. Soms zijn er lange trillers te horen tot een lengte van 300ms.

Verwisselingsmogelijkheid

- Overlap in pulsenkenmerken tussen bosvleermuis en laatvlieger bij pulsen met een FmaxE rond de 25 kHz.
- De bosvleermuis heeft een gering FM-deel en het FM-deel is meer onder een hoek
- In sommige gevallen is het niet goed mogelijk een jagende bosvleermuis te onderscheiden van een rosse vleermuis. Bijvoorbeeld als de verschillen tussen de A en B puls rond de 2 kHz zijn en de pulsen van gemiddelde lengte. In zo'n geval wordt de soort gedetermineerd als *Nyctalus spec.*

8 Literatuurlijst

Referentie geluiden zijn te vinden op de CD's van Michel Barataud. Referentiewaarden en informatie voor interpreteren van specifieke situaties worden onder andere gegeven in:

Ahlén, I., 1981. Identification of Scandinavian bats by their sounds. Department of Wildlife Ecology, Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, Report 6: 1-56.

Ahlén, I., 1990. Identification of bats in flight. Swedish Society for Conservation of Nature & Swedish Youth Association for Environmental Studies. Stockholm.

Ahlén, I., 1993. Species identification of bats in flight. In: Proceedings of the first european bat detector workshop (K. Kapteyn, ed.): 3-10. Netherlands' Bat Research Foundation, Amsterdam.

Ahlen, I. 2004. Heterodyne and time-expansion methods for identification of bats in the field and through sound analysis. p. 72-79. in: Brigham, BRIGHAM, R.M., E.K.V. KALKO, G. JONES, S. PARSONS & H.J.G.A LIMPENS eds. 2004. Bat Echolocation Research: tools, techniques and analysis. Bat Conservation International, Austin, Texas. 167 pp.

Ahlén, I. & H.J. Baagøe. Use of ultrasound detectors for studies in Europe – experiences from field identification, surveys and monitoring. Acta Chiropterologica 13:137-150.

Baratraud, M. 2012. Ecologie acoustique des chiropteres d'europe. uitgave 2015.

Brigham, R.M., E.K.V. Kalko, G. Jones, S. Parsons & H.J.G.A Limpens, eds. 2004. Bat Echolocation Research: tools, techniques and analysis. Bat Conservation International, Austin, Texas. 167 pp.

Fraser, E.E., A. Silvis, R.M. Brigham, & Z.J. Czenze, , eds. 2020. Bat Echolocation Research: A handbook for planning and conducting acoustic studies. Second Edition. Bat Conservation International. Austin, Texas, USA.

Jansen, E.A. & H.J.G.A. Limpens, 2014. Herkenning van vleermuissoorten en gedrag aan de hand van echolocatiegeluiden. Zoogdiervereniging, Nijmegen.

Limpens, H.J.G.A., 2004. Field Identification: Using Bat Detectors to Identify Species. p. 46-57 in: Brigham, R.M., et al., eds. 2004. Bat Echolocation Research: tools, techniques and analysis. Bat Conservation International, Austin, Texas. 167 pp.

Limpens, H.J.G.A. & G.F. McCracken, 2004. Choosing a Bat Detector: Theoretical and Practical Aspects. P. 28-37 in: Brigham, R.M., et al., eds. 2004. Bat Echolocation Research: tools, techniques and analysis. Bat Conservation International, Austin, Texas. 167 pp.

Markman U. & Runkel V. 2010b: batident Version 1.02. <http://www.batident.eu/ManualbatIdent.pdf>

Markman, U. & Pfeiffer, B., 2020. Bestimmung von Fledermausrufaufnahmen und Kriterien für die Wertung von akustischen Artnachweisen – Teil 1. Bayerischen Landesamtes für Umwelt (LfU).

Obrist e.a., 2010. Batit een open geluiden bibliotheek behorend bij het programma batscope.

Russ, J., 2012. British bat calls. A guide tot species identification.

Skiba, R., 2011. Europäische fledermäuse: Kennzeichen, Echoortung und Detektoranwendung.

Sijpe, M. 2009. Determinatie van Myotis-soorten op basis van geluidsanalyse. Natuurfocus 2: 67–72.

Pfalzer, G., 2002. Inter- und intraspezifische Variabilität der Soziallaute heimischer Fledermausarten (Chiroptera: Vespertilionidae). Vom Fachbereich Biologie der Universität Kaiserslautern zur Erlangung des akademischen Grades „Doktor der Naturwissenschaften“ genehmigte Dissertation (D 386). 251pp + 5 Anhänge.

Middleton, N, Froud, A, French, K, 2022. Social Calls of the Bats of Britain and Ireland. Pelagic Publishing

9 Bijlagen

Bijlage 1: Samenvatting van definities en termen

Bijlage 1: Samenvatting van definities en termen

	Afkorting	Beschrijvingen	Interpretatie
Tijd			
Pulslengte (in ms)	PL	De lengte van de puls in ms. Dit is de tijd tussen de start van de puls tot het einde van de puls.	De pulslengte wordt gemeten van het begin van de puls tot het einde van de puls.
Inter-Puls-interval (in ms)	IPI	Dit is de tijd tussen het einde van de puls tot het begin van de nieuwe puls.	De inter-puls-interval (IPI) wordt gemeten van het einde van de puls tot begin van de volgende puls.
Pulsafstand (in ms)		Dit is de tijd tussen de start van puls 1 en de start van puls 2 of de tijd tussen het einde van puls 1 en het einde van puls 2.	De puls-afstand wordt gemeten van begin puls tot begin volgende puls
Pulsherhalingsfrequentie		Aantal pulsen per seconde	
Frequentie			
Startfrequentie	Fstart (Fs) of Fmax	Dit is de hoogst gemeten frequentie van een puls (in Khz)	
Eindfrequentie	Feind (Fe) of Fmin	Dit is de laagst gemeten frequentie van een puls (in Khz)	
Bandbreedte	Bw	Dit is het verschil in frequentie tussen de start van een puls en het einde van een puls	
Piekfrequentie	Wordt vaak afgekort tot Fpiek, Fmax-energie en FmaxE	Dit is de frequentie (in Khz) met de hoogste amplitude, ofwel de hardste frequentie	
Amplitude-verandering & tijd			
Enveloppevorm	H2, H3, H4	De vorm van de amplitude. Dit kan worden omschreven als: ovaalvormig, kogelvormig, sigaarvormig, driehoek stijgend, driehoek dalend	
Pulsstart vorm		explosief/progressief	
Pulseind vorm		geleidelijk / abrupt	

Parameter	Hoe te beoordelen in Batexplorer
FM-snelheid / vorm / kromming	- zichtbaar in sonogram: interpretatie door persoon - de tijd en frequentie instellingen van het scherm bepalen mede hoe de puls eruit ziet. Begin daarom voor het beoordelen van de vorm van het signaal altijd met een standard verhouding tussen tijd en frequentie - Batexplorer geeft dit weer in 8 categorieën
Frequentie met maximum energie	- Voor FM-soorten zichtbaar en gemeten in oscillogram en spectrogram - voor FM-QCF-FM soorten: zichtbaar in sonogram, oscillogram en spectrogram - het beste te meten in FFT-spectrogram van (specifiek deel van) de puls
QCF frequentie	- voor 'QCF soorten $\approx$ beste luister frequentie - zichtbaar en meetbaar in sonogram - het beste te meten in FFT-spectrogram van QCF-deel in sonogram
Dopplereffect	- zichtbaar en meetbaar in QCF frequentie, valt vooral op als dier snel en rechtlijnig langs waarnemer vliegt
Afwisselende puls types	- zichtbaar en meetbaar in QCF frequentie - meetbaar in FFT-spectrogram (van specifiek deel van QCF) van op elkaar volgende pulsen - batexplorer geeft twee piek frequenties aan
Verdeling van energie /	- zichtbaar en interpreteerbaar in oscillogram, FFT-spectrogram en sonogram
Aanwezigheid harmonischen	- zichtbaar en meetbaar in sonogram en FFT-spectrogram - het best te meten in FFT-spectrogram
Bandbreedte	- zichtbaar en meetbaar in sonogram en FFT-spectrogram - het best te meten in FFT-spectrogram van begin- en einde deel van de puls
$F_{\max} / F_{\text{start}}$	- zichtbaar en meetbaar in sonogram en FFT-spectrogram - het best te meten in FFT-spectrogram van begin deel van de puls
$F_{\min} / F_{\text{eind}}$	- zichtbaar en meetbaar in sonogram en FFT-spectrogram - het best te meten in FFT-spectrogram van einde deel van de puls
Aan tijd gerelateerde parameters	
pulslengte	- zichtbaar (en meetbaar) in sonogram en oscillogram - het beste meetbaar in oscillogram
Intervaltijd	- zichtbaar (en meetbaar) in sonogram en oscillogram - het beste meetbaar in oscillogram
Inter-puls-interval	- van eind puls tot begin volgende puls - zichtbaar (en meetbaar) in sonogram en oscillogram - het beste meetbaar in oscillogram
herhalingsfrequentie	- van begin puls tot begin volgende puls - zichtbaar (en meetbaar) in sonogram en oscillogram - het beste meetbaar in oscillogram
ritme	- interpreteerbaar door luisterende mens - Te objectiveren door weergeven groter aantal IP's of intervallengtes in staafdiagram