

University of Groningen

Sexual selection and reproductive strategies in songbirds

Berg, Mathew Leslie

IMPORTANT NOTE: You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.

Document Version

Publisher's PDF, also known as Version of record

Publication date:

2007

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

Citation for published version (APA):

Berg, M. L. (2007). *Sexual selection and reproductive strategies in songbirds: territoriality, mate attraction, parentage and parental care*. [Thesis fully internal (DIV), University of Groningen]. [s.n.].

Copyright

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

The publication may also be distributed here under the terms of Article 25fa of the Dutch Copyright Act, indicated by the "Taverne" license. More information can be found on the University of Groningen website: <https://www.rug.nl/library/open-access/self-archiving-pure/taverne-amendment>.

Take-down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.

Nederlandse samenvatting

EVOLUTIE EN VOORTPLANTINGSGEDRAG

Variaties in voortplantingsstrategieën zijn in het hele dierenrijk ongelooflijk wijdverspreid. Hierdoor staat het bestuderen van de manier waarop individuen hun middelen als tijd en energie verdelen over de verschillende aspecten van voortplanting centraal in het begrijpen van levensloopstrategieën en de diversiteit van het leven.

Sinds de publicatie van Charles Darwins' theorie over natuurlijke selectie in 1859, is een fundamentele aanname van de gedragsbiologie dat het gedrag van dieren is aangepast op het maximaliseren van hun genetische bijdrage aan toekomstige generaties. Individuen in het bezit van genen die coderen voor het meest succesvolle gedrag zullen langer overleven en/of het meest succesvol zijn in het grootbrengen van nageslacht, dat op hun beurt weer diezelfde genen zal erven. Op die manier zouden deze genen en het gedrag dat zij genereren zich verspreiden. Dit betekent dat wanneer individuen beslissen hoe, waar en wanneer ze investeren in voortplanting, ze rekening moeten houden met welke strategie hun de grootste evolutionaire opbrengst zal geven. Specifieker kunnen ze dit voor elkaar krijgen door strategieën toe te passen die hen helpen te concurreren met soortgenoten voor territoria en partners, predatie en ziekte te vermijden en succesvol nageslacht groot te brengen.

SEKSUELE SELECTIE

Seksuele selectie werd voor het eerst beschreven door Charles Darwin in 1871. Het is een vorm van evolutie die betrekking heeft op het voordeel dat sommige individuen hebben op soortgenoten van hetzelfde geslacht, specifiek gericht op de voortplanting. Seksuele selectie is van groot belang omdat het ervoor kan zorgen dat soorten ontstaan en divergeren. Daarnaast kan seksuele selectie, zoals wordt behandeld in deze thesis, ook individuen beïnvloeden in de meeste, zo niet alle, fasen van hun levenscyclus. In vogels komt deze vorm van evolutie in het algemeen tot uiting via twee verschillende processen. Ten eerste worden strategieën bevoordeeld die een individu sterk maken in het concurreren met individuen van hetzelfde geslacht (intra-seksuele selectie). Ten tweede zijn strategieën die een individu aantrekkelijker maken als partner voor het andere geslacht ook in het voordeel (inter-seksuele selectie). De competitie en conflicten die optreden tussen individuen voor voordelen aangaande hun voortplanting liggen nabij de kern van seksuele selectie. De manieren waarop individuen verschillende voortplantingsstrategieën toepassen wanneer zij geconfronteerd worden met deze soorten competitie en conflicten zijn de hoofdthema's van deze thesis.

HET BELANG VAN OMGEVINGSFACTOREN

In natuurlijke systemen kan de variatie in de voortplantingsstrategieën die individuen toepassen op elk mogelijk tijdstip vaak worden toegeschreven aan niet alleen de intrinsieke eigenschappen van het individu (bijvoorbeeld grootte, gezondheid, conditie of energiere-

erves), maar ook aan de variatie in hun extrinsieke omgevingsomstandigheden (bijvoorbeeld voedselaanbod, aanwezigheid van roofdieren, het klimaat, sociale of paringsstatus). Belangrijk hierbij is dat verschillende leden van een populatie vaak met variërende factoren in hun omgeving te maken hebben en dat van verschillende individuen verwacht kan worden dat ze verschillend reageren op verschillende milieus. Bovendien bestaan er veel interessante interacties tussen de extrinsieke en de intrinsieke factoren.

HET IDEE ACHTER DEZE THESIS

Met de studies die worden beschreven in deze thesis, hebben we geprobeerd enkele evolutionaire processen te ontrafelen achter de verscheidenheid in voortplantingsstrategieën van twee veelvoorkomende zangvogels. We doen dit door het voortplantingsgedrag van individuen te observeren, gebruik makend van de theoretische achtergrond verleend aan seksuele selectie, en met kennis over en manipulaties van hun omgeving (in het bijzonder, de beschikbaarheid van voedsel en sociale omstandigheden).

Voor veel vragen in de wetenschap die de aanpassingen van dieren aan hun natuurlijke omgeving betreffen, vormen vogels een uitstekende kans voor onderzoek. Ik heb gekozen voor zangvogels als studie model en heb hun voortplantingsgedrag bestudeerd op drie kritieke fases van hun voortplanting: het verdedigen van een territorium (deel I), het aantrekken van een partner (deel III) en de zorg voor de nakomelingen (deel IV). Dit werk is voornamelijk gedaan vanuit het perspectief van het mannetje, aangezien in de meeste soorten het de mannetjes zijn die het meest intensief concurreren, terwijl de vrouwtjes selectief zijn.

Met de opkomst van DNA fingerprinting technieken hebben we ook geleerd dat veel soorten zangvogels overspelig gedrag vertonen en dat het regelmatig voorkomt dat buitenechtelijke nakomelingen worden grootgebracht (zie **Box 1.1**). Daarom is de verwachting dat de mannetjes een verscheidenheid aan interessante strategieën toepassen om zowel zeker te zijn van hun vaderschap als hun reproductief succes te verbeteren, zonder te hoeven vertrouwen op nakomelingen van onzekere afkomst. Hierdoor kan vaak de variatie in reproductief succes tussen individuen van een bepaalde populatie veel hoger zijn voor de mannetjes dan voor de vrouwtjes.

De studies die worden beschreven zijn gebaseerd op veldwerk wat is verricht gedurende de broedseizoenen van 1999 tot 2002 in Nederland op winterkoninkjes en in Australië op Australische rietzangers. Meer informatie over de bestudeerde soorten wordt gegeven in **Box 1.2** en voor meer gedetailleerde informatie over de concepten die zijn behandeld in deze samenvatting, zie **hoofdstukken 1 en 10**.

HET VERDEDIGEN VAN EEN TERRITORIUM (DEEL II)

Voor de meeste zangvogels, en ook veel andere dieren, is de eerste stap richting voortplanting het verkrijgen van een stabiel territorium of broedplaats waar de rest van het voort-

plantingsproces kan plaatsvinden. Het verkrijgen van een eigen territorium is voor veel diersoorten een cruciaal punt in de voortplanting daar dit territorium dient te voorzien in de vele benodigdheden voor een succesvolle reproductie.

Zang wordt wereldwijd erkend in zangvogels een grote rol te spelen in het verdedigen van een territorium. In het onderzoek dat in **hoofdstuk 3** (met Sanne Boessenkool, Margreet Drijfhout en Jan Komdeur) ter sprake komt ontdekten we dat mannelijke winterkoninkjes het onderscheid konden maken tussen bekende (naburige) en onbekende concurrenten op basis van alleen de zang. Ook ontdekten we dat mannetjes agressiever reageerden op de zang van onbekenden dan op die van de burens, dit kennen we als het “geliefde vijand” effect. Interessant was wel dat toen we dezelfde mannetjes een paar dagen later opnieuw confronteerden met hetzelfde (voorheen onbekende) lied, ze stukken minder agressief reageerden dan de eerste keer. Dit toont aan dat de mannelijke winterkoning alleen al aan de zang hun concurrenten kunnen herkennen en hun reacties op deze tegenstanders snel kunnen aanpassen op basis van eerdere ontmoetingen. **Hoofdstuk 4** (met Jan Komdeur) handelt over de evolutie van zang als een seksueel signaal. Gegeven het veelvuldige voorkomen van “buitenechtelijk” vaderschap in een groot aantal zangvogels, zullen veel van de strategieën die mannetjes gebruiken om vrouwtjes aan te trekken ook ingezet worden om extra vrouwtjes te lokken om zich mee voort te planten, terwijl ondertussen het vaderschap bij hun vaste partners niet al te veel geriskeerd wordt. We ontdekten dat de mannetjes van de winterkoning tijdens zangconfrontaties veel krachtiger en vaker tegen binnendringende mannetjes in gingen zingen wanneer hun partner vruchtbaar was, terwijl ze over het algemeen niet de verdediging van hun territorium verhoogden. We vermoeden dat dit is omdat vrouwtjes hun keuze voor het beste mannetje om mee te paren baseren op de bekwaamheid van een mannetje om een ander mannetje met zang te overtreffen. Tijdens de periode dat het vrouwtje vruchtbaar is, is het dus zaak dat het mannetje bijzonder scherp is om goede prestaties te leveren omdat zijn vaderschap op dat moment in de weegschaal ligt.

HET AANTREKKEN VAN EEN PARTNER (Deel III)

De laatste dertig jaar is het aspect van hoe vogels een partner aantrekken een van de meest onderzochte onderdelen geweest in het gehele onderzoek naar seksuele selectie. De verwachting is dat de vrouwtjes van een soort op zoek zijn naar een mannetje met een zo hoog mogelijke kwaliteit. Dit kan aspecten als gezondheid en conditie behelzen, aspecten die beide al snel moeilijk in één oogopslag te meten kunnen zijn. Hierdoor wordt in onderzoek al snel de nadruk gelegd op hoe mannetjes hun kwaliteiten makkelijk tot expressie kunnen brengen, met het doel potentiële partners (zowel vaste als buitenechtelijke) aan te trekken. Hierbij is het van groot belang dat de signalen die door potentiële partners worden afgegeven zowel eerlijk zijn als moeilijk na te maken, willen de vrouwtjes hun uiteindelijke keuze voor een fitte partner op die signalen blijven baseren.

Vogelzang wordt naast territoriaal gedrag ook gezien als een vorm van adverteren richting potentiële partners. **Hoofdstuk 5** (met Nienke Beintema, Justin Welbergen en Jan

Komdeur) laat zien hoe de hoeveelheid die een mannetje kan zingen dit zou kunnen bewerkstelligen. Door de helft van de territoria van de rietzangers van extra voedsel te voorzien wordt getoond hoe de toename of afname van voedsel in het territorium ook een verandering voortbrengt in de hoeveelheid dat een mannetje zingt. Het was zelfs zo dat deze vogels hun repertoire per dag nauw aanpasten aan de hoeveelheid voedsel op dat moment aanwezig in hun territorium, wat er op duidt dat de lengte van het zingen een erg exacte manier is van de mannetjes om hun kwaliteit (ofwel dat van hun territorium) op ieder moment aan te geven.

Hoofdstuk 6 (met Nienke Beintema, Justin Welbergen en Jan Komdeur) gaat hier op door met het beschrijven van een nieuw ontdekt gedrag bij de rietzanger. Rietzangers bouwen vaak een aantal nest-achtige structuren op hun territorium. Dit doen ze voor ze een partner hebben, wat er op duidt dat dit gedrag een rol zou kunnen spelen in de concurrentie voor een partner. We vonden een duidelijke toename van deze structuren bij een toename van het voedsel aanwezig in het territorium, maar er bleek geen verband te zijn tussen het paringssucces van het mannetje en het aantal van deze structuren op hun territorium. Dit zou veroorzaakt kunnen worden doordat vrouwtjes hun keuze op verscheidene signalen van het mannetje baseren, of omdat uiteindelijk bijna alle mannetjes een partner hebben aangetrokken en er daardoor geen verschil te vinden was in het uiteindelijke/algehele paringssucces.

De voordelen voor mannetjes om met meerdere vrouwtjes te paren is duidelijk (ze krijgen de kans om meer nakomelingen voort te brengen), maar voor vrouwtjes zijn de voordelen van zulk vrij gedrag minder duidelijk. Vrouwtjes krijgen zelden extra hulp bij het grootbrengen van hun nakomelingen buiten die van hun vaste partner, daarom wordt vaak gesuggereerd dat de 'buitenechtelijke' paringen voortkomen uit een drang om betere genen te krijgen voor hun nakomelingen. In **hoofdstuk 2** wordt uitgelegd hoe we een systeem ontwikkelden om dit nader te onderzoeken in winterkoninkjes. Dit systeem is gebaseerd op microsattelieten die de vogels en hun ouders kunnen identificeren op basis van hun genotype (hun genetische 'vingerafdruk'). Bij de toepassing van dit systeem (**hoofdstuk 7**) ontdekten we dat 19% van de nakomelingen van de winterkoninkjes voortkwamen uit paringen buiten de vaste partner om, en dat zulke buitenechtelijke nakomelingen aanwezig waren in 38% van de nesten. Het ontwikkelde systeem van genotypen van individuen stond ons ook toe conclusies te trekken over de gevolgen van de genetische variabiliteit en de geschiedenis van familie-inteelt voor het individu. Er wordt verwacht dat de mate van aantrekkelijkheid van individuen voor partners door deze twee factoren sterk wordt beïnvloed. We vonden ook bewijs voor een hoger gewicht en een betere lichamelijke conditie in mannetjes met een hogere genetische variabiliteit. Daarnaast ontdekten we dat genetisch minder variabele mannetjes gepaard met ontrouwe vrouwtjes een hoger percentage 'buitenechtelijke' nakomelingen in hun nest hadden. Hiertegenover stond dat juist deze mannetjes met minder genetische diversiteit minder kans hadden om in eerste instantie het vaderschap aan andere mannetjes te verliezen. Deze intrigerende resultaten suggereren dat het verband tussen de genetische diversiteit en het paringssucces van een mannetje verre van simpel is, en veel kansen biedt voor verder onderzoek in de toekomst.

ZORG VOOR DE NAKOMELINGEN (Deel IV)

Nadat een mannetje een broedterritorium en een partner heeft verkregen, is de volgende stap de beslissing hoeveel het zal zorgen voor zijn nakomelingen. Ouderlijke zorg is aanwezig in zo goed als alle zangvogels en de meeste soorten vertonen tot in zekere mate de inzet van beide ouders. De zorg voor de jongen kan verschillende vormen aannemen, maar de meest gebruikelijke bij vogels zijn het uitbroeden van de eieren en het leveren van voedsel aan de jongen.

In **hoofdstuk 8** (met Jan Komdeur), onderzoeken we hoe mannetjes gebruik maken van de mogelijkheden om met andere vrouwtjes te paren, zelfs ten kosten van de zorg van hun bestaande nakomelingen. We ontdekten dat mannelijke rietzangers de zorg voor hun aanwezige jongen drastisch verminderden zodra ze meer burens kregen (vrouwtjes veranderden niet hun investering in de zorg voor de nakomelingen). Experimenten toonden aan dat dit waarschijnlijk wordt veroorzaakt door de extra aandacht die de mannetjes aan de verdediging van hun territorium moeten besteden, als ook de extra aandacht die aan de naburige vrouwtjes wordt besteedt (die ze waarschijnlijk zien als potentiële extra partners).

Vervolgens onderzoeken we in **hoofdstuk 9** de ouderlijke zorg vanuit een voornamelijk vrouwelijk perspectief, in dit geval met de aandacht op het uitbroeden van de eieren. In de Australische rietzanger broedt alleen het vrouwtje de eieren uit. We toonden door middel van een experiment met voedselaanvulling aan dat de tijd die een vrouwtje doorbrengt op de eieren deels wordt bepaald door de hoeveelheid voedsel die voor haar beschikbaar is. Daarnaast leek dit ook te gelden voor de periode voordat haar broedsel compleet was, wat tot gevolg had dat de eerste eieren de neiging hadden eerder uit te komen dan de later gelegde eieren. Dit resulteerde in een versterkt verschil in grootte tussen de oudste en jongste kuikens in een nest. Het is aannemelijk dat het makkelijker is om zowel de eieren langer uit te broeden als de jongen asynchroon op te voeden wanneer er veel te eten is. We denken dat het voor het vrouwtje voordelig is deze strategie toe te passen, met als voorwaarde dat er genoeg voedsel beschikbaar is, zodat de periode die de jongen in het nest doorbrengen is gereduceerd. Gedurende deze tijd zijn de jongen namelijk erg weerloos tegen predatie door slangen en de in Australië geïntroduceerde ratten.