



Universiteit
Leiden
The Netherlands

Vocal communication in an avian hybrid zone

Hartog, P.M. den

Citation

Hartog, P. M. den. (2008, October 16). *Vocal communication in an avian hybrid zone*. Retrieved from <https://hdl.handle.net/1887/13626>

Version: Corrected Publisher's Version

License: [Licence agreement concerning inclusion of doctoral thesis in the Institutional Repository of the University of Leiden](#)

Downloaded from: <https://hdl.handle.net/1887/13626>

Note: To cite this publication please use the final published version (if applicable).

Nederlandse samenvatting - Dutch summary

Vocale communicatie in een vogelhybridizatiezone

Soortvorming en hybridisatie

Naast de vraag hoe soorten ontstaan, staat de vraag hoe ze gescheiden blijven centraal in de evolutiebiologie. Als nauw verwante soorten samenkomen, en niet verschillend genoeg zijn in uiterlijk en gedrag, kan het zijn dat ze met elkaar kruisen. Dit proces heet hybridisatie. Ook al hebben twee soorten een verschillend uiterlijk en zingen ze een ander liedje, kan hybridisatie toch optreden. Hybridisatie komt niet vaak voor in het dierenrijk maar kan een belangrijke rol spelen bij soortvorming: het kan enerzijds het soortvormingsproces ongedaan maken of anderzijds, bijdragen aan de voltooiing ervan.

In de biologie gaan we ervan uit dat individuen handelen om hun *fitness* zo veel mogelijk te vergroten. De fitness van een individu is het aantal nakomelingen dat een individu in zijn leven produceert en die het overleven en zelf reproduceren. Fitness is dus een maatstaf voor de genetische bijdrage van een individu aan de volgende generatie. Over het algemeen wordt ervan uitgegaan dat hybridisatie nadelig is voor de fitness van individuen omdat hybriden minder vruchtbaar of zelfs niet levensvatbaar zouden zijn. Maar dit is niet altijd het geval: soms zijn hybriden wel degelijk vruchtbaar en levensvatbaar, en soms is het beter om te hybridiseren dan helemaal niet te reproduceren.

In dit proefschrift heb ik gekeken naar het proces van hybridisatie tussen twee soorten Afrikaanse duiven, de Wijnrode Turtel en de Kaapse Turtel, en in het bijzonder de rol van de koeren (vocalisaties) binnen dit proces. Deze twee soorten hybridiseren hoewel hun koeren verschillen en ze in staat zijn om elkaars koeren te onderscheiden (Figuur 3.1). Er zijn meer diersoorten die in het wild hybridiseren: de vraag is hoe het komt dat soorten hybridiseren en wat de consequenties van hybridisatie zijn voor het verdere bestaan van de twee hybridiserende soorten. Ik heb deze vraag behandeld en me geconcentreerd op de rol van het koeren van deze soorten.

Hybridiserende duiven

Er zijn zestien soorten duiven in het genus *Streptopelia*. Het zijn slanke, grijsbeige duiven die in Europa, Afrika en Azië voorkomen. Duiven produceren een typisch geluid: ze koeren. Duiven koeren hun soortgenoten zonder deze geleerd te hebben van een andere duif. De meeste *Streptopelia* soorten zijn, als ze ergens voorkomen, in grote getale aanwezig en dit maakt ze geschikte soorten om mee te werken. Ze zijn monogaam en koppels verdedigen hun territorium tijdens het broedseizoen. Een doffer, een mannelijke duif, koert op diverse plaatsen in zijn territorium om 'duidelijk te maken' dat het van hem is. Hiermee kan hij een vrouwtje, een duivin, aantrekken. Hij verdedigt zijn territorium ook fel tegen andere doffers. Als een doffer in het territorium van een andere doffer komt zal de territoriumeigenaar hem verjagen. Dit gedrag maakt deze duiven zeer geschikt om afspreekexperimenten mee te doen. Tijdens een afspreekexperiment simuleer ik een indringer in een territorium door koeren af te spelen door middel van een luidspreker. De territoriumeigenaar zal daarop reageren alsof de koeren van een indringende soortgenoot komen.

Hiermee kan ik bijvoorbeeld bekijken welke geluiden als soortspecifiek herkend worden en welke niet.

In Oeganda is er een gebied waar de Wijnrode Tortel (*Streptopelia vinacea*) en de Kaapse Tortel (*S. capicola*), twee zustersoorten, met elkaar in contact komen, een 'contactzone' (Figuur 3.2). In dit gebied zijn er individuen die een koer laten horen die intermediair lijkt te zijn tussen de soortteigen koeren van deze twee Tortels. Dit gebied is waarschijnlijk een zone waar kruisingen plaatsvinden tussen de twee soorten en hybriden ontstaan. Dit heet een hybridenzone. Als dit zo is, is het interessant om te kijken naar de dynamiek tussen deze twee soorten en hoe het koeren van de hybridenduiven zich verhoudt tot het koeren van de oudersoorten.

Genetische samenstelling van de contactzone

In hoofdstuk 2 heb ik de genetische compositie van de contactzone bekeken. Het doel hiervan was om te weten te komen of de contactzone een hybridenzone is, en wat de samenstelling ervan is. Hiervoor heb ik bloedmonsters genomen van vier groepen dieren: de Wijnrode Tortel, de Kaapse Tortel, duiven in de contactzone en zelfgekreukte F1 hybriden. F1 hybriden zijn nakomelingen van een kruising tussen een Wijnrode Tortel en een Kaapse Tortel. De kruisingen heb ik in het laboratorium in Leiden uitgevoerd. Van de F1 hybriden wist ik zeker dat het hybriden zijn en daarom kon ik ze goed vergelijken met de duiven uit de contactzone. Ik heb zowel nucleair DNA als mitochondriaal DNA geanalyseerd. Het verschil tussen nucleair DNA en mitochondriaal DNA is de plaats waar het zich bevindt in een cel. Nucleair DNA bevindt zich in de celkern (de nucleus) en is samengesteld uit nucleair DNA van zowel de vader als de moeder van een individu, die elk evenveel bijdragen. Het mitochondriaal DNA bevindt zich in de mitochondriën van een cel, en deze erft een individu alleen van de moeder (het mitochondrion bevindt zich in de eicel van de moeder). Door deze twee typen DNA te vergelijken, kunnen we een idee krijgen van welke kruisingen er plaatsvinden in de contactzone. Daarnaast heb ik ook gekeken naar morfologische kenmerken van beide soorten, F1 individuen en individuen uit de contactzone. Mijn analyses van het nucleaire DNA laten zien dat de individuen van de twee soorten genetisch goed te onderscheiden zijn en dat de contactzone inderdaad een hybridenzone is. Op basis van hun DNA kenmerken kunnen hybriden uit de hybridenzone zowel tot de ene als de andere soort behoren, hetgeen betekent dat ze genetisch intermediair zijn (Figuur 2.1). Hiermee komen ze overeen met F1 hybriden die 50% van de ene soort en 50% van de andere soort zijn. Echter, de meeste individuen in de hybridenzone hebben, zo blijkt uit het onderzoek, mitochondriaal DNA van de Kaapse Tortel (Figuur 2.3). Dit betekent dat duivinnen van de Kaapse Tortel gepaard hebben (of nog steeds paren) met doffers van de Wijnrode Tortel. Ik heb ook ontdekt dat over het algemeen de populatie van de hybridenzone, m.b.t. hun nucleair DNA, genetisch meer lijkt op de Wijnrode Tortel populatie. Waarschijnlijk zijn hybride individuen aan het terugkruisen met de Wijnrode Tortel. Dit kan zijn omdat de populatie van de Wijnrode Tortel dichtbij de hybridenzone voorkomt. Op basis van de morfologische kenmerken zoals pootlengte, snavelengte en kleur van de veren lijkt de hybridenzone populatie ook meer op de Wijnrode Tortel populatie.

Reacties op hybride koeren

In hoofdstuk 3 heb ik gekeken naar de reactie van de drie populaties (Wijnrode Tortel, Kaapse Tortel en hybridenzone) in Oeganda op het koeren van de Wijnrode Tortel, de Kaapse Tortel en individuen uit de hybridenzone. Uit eerder onderzoek is gebleken dat hybride koeren intermediair zijn tussen de koeren van de Wijnrode Tortel en de Kaapse Tortel (Figuur 3.1). Hier heb ik onderzocht hoe beide tortelsoorten reageren op de hybride koeren en hoe de hybride individuen zelf reageren op deze koeren ten opzichte van de koeren van de twee oudersoorten. Doordat hybride koeren intermediair zijn, kan het zo zijn dat ze niet effectief zijn bij het verdedigen van een territorium. Ik heb voor 24 doffers in de populaties van de Wijnrode Tortel, Kaapse Tortel en de hybridenzone de geluiden van deze drie populaties afgespeeld (Figuur 3.3). Ik kom tot de conclusie dat binnen de hybridenzone in gelijke mate gereageerd wordt op de koeren van hybriden als van beide oudersoorten. In de populaties van de twee oudersoorten wordt het meest op de soorteigen koer gereageerd, dan op de hybride koeren en het minst op de koer van de andere soort (Figuur 3.4). Dit suggereert dat in de hybridenzone de hybride koeren even goed functioneren om een territorium aan te geven als de koeren van beide oudersoorten. Met andere woorden, binnen de hybridenzone, ondervinden de hybriden geen nadeel van hun afwijkende koer, daarbuiten wel. In de populaties van de oudersoorten wordt er minder gereageerd op de koeren van hybriden. In die populaties zullen hybriden zich misschien niet kunnen vestigen. Het functioneren van de hybride koeren binnen de zone zou een aanwijzing kunnen zijn dat de zone niet zal verdwijnen maar stabiel in de tijd zal blijven bestaan. De zone zal zich mogelijk ook niet uitbreiden omdat hybriden in het nadeel zouden kunnen zijn buiten de zone.

Hybride koeren en hybride reacties

In het vorige hoofdstuk hebben ik laten zien dat de hybridenpopulatie op alle drie de koeren in gelijke mate reageert. Het is echter niet duidelijk of ieder individu evenveel op alle drie koeren reageert of dat sommige individuen meer reageren op bijvoorbeeld de koer van de Wijnrode Tortel en anderen meer op de koer van de Kaapse Tortel, met als gevolg dat ze *gemiddeld* evenveel reageren op de drie koeren. In hoofdstuk 4 heb ik bekeken of individuen verschillend reageren op de koeren van de twee oudersoorten en de hybriden. Ik heb ook bekeken of hun reactie op een willekeurige koer afhankelijk is van de mate van overeenkomst met hun eigen koer. Bijvoorbeeld, als een individu een koer heeft die veel op die van de Wijnrode Tortel lijkt, reageert hij dan ook het meest op de koer van de Wijnrode Tortel? Dit zou erop kunnen duiden dat respons en koer gekoppeld zijn. Deze koppeling kan op verschillende manieren tot stand komen. Of de koer en de respons gekoppeld zijn kan een grote invloed hebben op de fitness van de individuen. Als ze gekoppeld zijn, dan reageren de individuen op heel specifieke koeren die erg lijken op hun eigen koer. Dit zou nadelig kunnen zijn in een hybridenzone waar individuen geconfronteerd worden met een groot scala aan koeren.

Om te bestuderen of koer en respons gekoppeld zijn heb ik nogmaals afspreekexperimenten gedaan, deze keer alleen in de hybridenzone. Ik heb de geluiden die ik heb afgespeeld gemanipuleerd. Ik heb een hybride koer 'gefabriceerd' met digitale technieken door een koer van

de Wijnrode Tortel te ‘mengen’ met een koer van de Kaapse Tortel (Figuur 4.2). Dit mengen heb ik gedaan zodat ik altijd een hybride koer afspeelde die precies tussen de koeren van de twee soorten zat, om te voorkomen dat ik een hybride koer zou afspelen die zouden lijken op de koer van de ene of de andere soort (natuurlijke hybride koeren kunnen lijken op de koeren van de een of de andere soort). Ik heb de drie koeren wederom bij 24 doffers afgespeeld, en ook opnames gemaakt van de koeren van deze doffers. Vervolgens heb ik de eigen koer van de mannetjes vergeleken met de koeren die ik had afgespeeld, om een meetbaar verschil te registreren. Deze meting heb ik vergeleken met de respons op de drie koeren om te kijken of er een verband bestaat tussen de respons op de afgespeelde koer en de eigen koer. Ik heb geen verband gevonden tussen de gelijkenis van een afgespeelde koer en een eigen koer en de mate van respons (Figuur 4.5). Hybride individuen reageren wel verschillend op de drie koeren. De een reageert het meest op de Kaapse Tortel, de ander op de hybride enzovoorts (Figuur 4.4). De verschillen in reactie hebben geen relatie met de eigen koer. Hoe de reactie op de koeren tot stand komt is onduidelijk, maar het zou kunnen zijn dat individuen leren op welke koeren te reageren. Het kan zijn dat ze de eigenschappen van de koer van de vader leren, en leren daarop te reageren. Het kan ook zijn dat ze door interacties met buurmannetjes gaandeweg leren wat voor koeren er in de omgeving zijn en waar ze op moeten reageren. De laatste verklaring is erg aannemelijk omdat uit eerder onderzoek gebleken is dat volwassen duiven kunnen leren onderscheid te maken tussen koeren van verschillende soorten. Bij andere vogelsoorten is ook gevonden dat ze kunnen leren welk liedje of vocalisatie een andere soort maakt. Als individuen inderdaad door ervaring leren op welke koer te reageren zou dit kunnen bijdragen aan de stabiliteit van de hybridizone omdat er geleerd wordt om op alle soorten koeren in de hybridizone te reageren. Dus zullen alle koervariaties goed functioneren in een territoriale context.

Hybride koeren en F1 koeren

In hoofdstuk 5 heb ik de variatie van koeren resulterend uit één generatie van kruisingen tussen de twee soorten bekeken: namelijk de koeren van de F1 hybriden. Eerder onderzoek heeft aangetoond dat er in de koeren van individuen in de hybridizone een grote variatie is. Het kan zijn dat deze variatie al in de eerste generatie hybriden (F1 hybriden) aanwezig is of ontstaan is door terugkruisingen en kruisingen van hybriden onderling. De structuur van hybriden vocalisaties kan belangrijk zijn in het voortbestaan van een hybridizone. Als mannetjes een koer hebben waar niet op gereageerd wordt, zullen ze zich niet kunnen voortplanten. Of een koer goed functioneert om partners aan te trekken of een territorium te verdedigen zal afhangen van de akoestische kenmerken van die koer. Ik heb de koeren van F1 hybride doffers die in het lab gefokt zijn, opgenomen en de akoestische kenmerken ervan gemeten. Deze koeren heb ik vergeleken met de koeren van individuen uit de hybridizone, van de Wijnrode Tortel en van de Kaapse Tortel. Ik heb ontdekt dat F1 hybride koeren intermediair zijn tussen de koeren van de twee oudersoorten en alle varianten tussen de twee kunnen aannemen. De hele variatie van koeren tussen de twee oudersoorten komt voor in één generatie van hybridisatie. F1 hybriden kunnen dus heel verschillend van elkaar koeren en klinken als de één of de andere oudersoort of

iets er tussenin (Figuur 5.1). Hybriden die als één van de oudersoorten klinken, hebben misschien geen fitnessverlies omdat ze een koer hebben die niet raar klinkt. Daarmee kunnen ze zich misschien vestigen in de populaties van de Wijnrode Tortel of de Kaapse Tortel en dit zou ertoe kunnen leiden dat er meer genetische menging tussen de soorten plaatsvindt. Hierdoor zou de hybridenzone kunnen blijven bestaan tussen de twee soorten en zich mogelijk uitbreiden.

Conclusie

De meest waarschijnlijke verklaring voor de patronen van DNA, vocalisaties en responsen die ik heb gevonden is dat enkele Kaapse Tortels zijn verspreid naar het noorden en terecht zijn gekomen in het gebied van de Wijnrode Tortel. Doffers van de Kaapse Tortel zullen moeilijk een territorium hebben kunnen afbakenen, omdat er niet op hun koeren gereageerd wordt door de alom aanwezige doffers van de Wijnrode Tortel. Waarschijnlijk is het bij duiven net als bij andere soorten vogels zo dat de vrouwtjes een mannetje kiezen om mee te paren. Als gevolg van het feit, dat de Kaapse Tortels in geringe aantallen aanwezig waren in het Wijnrode Tortel gebied, zullen duivinnen van de Kaapse Tortel moeite hebben gehad om een doffer van de Kaapse Tortel te vinden en hebben ze gepaard met een doffer van de Wijnrode Tortel. Waarschijnlijk is het beter om met een individu van een andere soort te paren dan helemaal niet te paren. Toen er eenmaal hybriden waren, konden ze een territorium afbakenen en verdedigen en was de mogelijkheid aanwezig om te paren, omdat binnen de zone hun geluiden even goed functioneren als die van de oudersoorten. Dit is misschien het gevolg van de eigenschap dat individuen leren reageren op de geluiden die in hun omgeving voorkomen. Doordat de Wijnrode Tortel geografisch gezien niet ver van de hybridenzone leeft, zullen hybride individuen eerder met deze soort in contact komen en er mee kruisen. Hierdoor heeft de genetische samenstelling van de hybride populatie meer invloed van de Wijnrode Tortel. Als hybriden koeren zoals één van de twee oudersoorten, zullen ze zich kunnen vestigen in de populaties van die soorten, waardoor de hybridenzone zich mogelijk kan uitbreiden.

Dit proefschrift gaat over onderzoek naar de rol van vocalisaties in het hybridisatieproces tussen twee duivensoorten. Ik heb aangetoond dat de hybride vocale kenmerken niet per se nadelen opleveren voor hybriden binnen de hybridenzone. Er kan een grote variatie voorkomen in de koeren van hybriden. Dit kan leiden tot een grote variatie in fitness tussen hybride individuen. Ik heb geen aanwijzingen dat hybriden een verminderde levensvatbaarheid of vruchtbaarheid hebben. Dit kan betekenen dat het proces van soortvorming tussen de Wijnrode Tortel en de Kaapse Tortel nooit voltooid zal zijn omdat de verschillende soortspecifieke koeren niet altijd zullen volstaan om te voorkomen dat soorten met elkaar kruisen. Een hybride zone zoals deze is in dat geval geen tussenstadium op weg naar complete soortvorming maar een permanente toestand waarbij de soorten apart blijven maar op den duur misschien langzaam vermengen.