



Universiteit
Leiden
The Netherlands

The effects of rearing conditions on sexual traits and preferences in zebra finches

Holveck, M.J.

Citation

Holveck, M. J. (2008, February 28). *The effects of rearing conditions on sexual traits and preferences in zebra finches*. Retrieved from <https://hdl.handle.net/1887/12621>

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/1887/12621>

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

Nederlandse samenvatting (Dutch summary)

Het effect van de opgroei conditie op de seksuele kenmerken en voorkeuren in zebra vinken

In seksueel voortplantende soorten worden alleen de genen van individuen die zich met succes voortplanten geselecteerd. Een succesvolle voortplanting, waarbij de nakomelingen zich ook weer voortplanten, hangt af van of het individu overleeft tot het seksueel volwassen is en of het in staat is om een partner te vinden of daarvoor te strijden. De morfologische en gedragskenmerken van een dier, ook wel het fenotype genoemd, zijn dus niet alleen aangepast aan het overleven, maar aan het aantrekken van zoveel mogelijk goede partners.

Binnen een soort, echter, zien we vaak een grote variatie in de fenotypes, en individuen verschillen enorm in hun succes in het vinden van partners en hoeveel nakomelingen ze produceren. Begrip over de oorzaken en consequenties van de variatie in fenotypes tussen individuen binnen een soort is van centraal belang om vragen over life-history strategieën van individuen en over de evolutie van hun fenotypes te kunnen beantwoorden. De studies in dit proefschrift hebben tot doel bij te dragen aan het onderzoek aan de potentiële oorzaken van de variatie in mannelijke secundaire seksuele kenmerken en in vrouwelijke partner voorkeuren en keuzes in voortplanting.

Veel onderzoeken hebben het bestaan van grote variatie in mannelijke secundaire seksuele kenmerken, de vaak overdreven ornamenten (zoals de staart van de pauw, of uitgebreide zang), laten zien. De gedachte is dat deze grote variatie bestaat omdat het kostbaar is zulke overdreven kenmerken te krijgen en te onderhouden. Als gevolg hiervan kunnen alleen de mannetjes in goede conditie zich zulke vergrootte ornamenten veroorloven. Zulke kenmerken kunnen dus een betrouwbare indicatie zijn van de kwaliteit van een man. Inderdaad hebben diverse correlatieve en experimentele onderzoeken in diverse diersoorten laten zien dat mannetjes met overdreven ornamenten een groter aantal nakomelingen hebben doordat ze vaker gekozen worden door een vrouwtje.

De kenmerken van vrouwtjes vertonen ook variatie, en kunnen, net als de kenmerken van mannetjes, fenotypische plasticiteit vertonen. In tegenstelling tot het grote aantal studies dat is geweid aan de variatie in secundaire seksuele kenmerken van mannetjes, zijn er weinig studies

Nederlandse samenvatting

die de variatie in de kenmerken van vrouwtjes proberen te verklaren, en deze in relatie te brengen met het reproductief succes van de vrouwtjes. Niet alleen het adverteren voor partners, maar ook het kiezen van een partner kan kostbaar zijn. De variatie in de kwaliteit van de vrouwtjes zou dan dus van invloed moeten zijn op hoe de partnerkeuze geoptimaliseerd is, wat betekent dat de voorkeur van vrouwtjes afhankelijk is van de conditie van het vrouwtje. De theorie van seksuele selectie is echter grotendeels gebaseerd op de aanname dat alle vrouwtjes er de voorkeur aan geven te paren met de man met de beste kwaliteiten en in zulke broedsels ook relatief meer zullen investeren. Dit zou hun reproductief succes maximaliseren. Veel studies negeren daarom de partner voorkeuren van vrouwtjes die afwijken van de norm als ruis in de data. Hierdoor is er dus *erg* weinig bekend over hoe de variatie in partner voorkeuren en reproductieve beslissingen ontstaan en blijven bestaan. Toch zijn er een aantal factoren geïndiceerd die zulke variatie kunnen verklaren. Deze variatie zou genetisch van aard kunnen zijn, vrouwtjes kunnen leren, en de ecologische condities in het verleden en heden van het individu kunnen van invloed zijn. Deze factoren kunnen variatie in de partnervoorkeur van vrouwtjes veroorzaken, doordat ze bijvoorbeeld het inschattingsvermogen van potentiële partners beïnvloeden (het decoderen van broedsignalen), of aan welke signalen vrouwtjes meer aandacht besteden (zijn akoestische signalen belangrijker dan visuele?).

Tegen deze achtergrond wordt in dit proefschrift de rol onderzocht van de context in welke de broedsignalen worden gegeven (Hoofdstuk 2) en de conditie tijdens de ontwikkeling van het mannetje en het vrouwtje (Hoofdstukken 3 t/m 5). Het is tot nu toe niet goed bekend hoe deze twee factoren (context en ontwikkeling) de variatie in hoe vrouwtjes verschillende broed signalen wegen en decoderen (akoestisch en visueel) beïnvloed, en hoe vrouwtjes de kwaliteit van mannetjes beoordelen op basis van de informatie in het signaal.

Deze vragen heb ik gesteld in mijn onderzoek aan een zangvogelsoort, de zebra-vink: *Taeniopygia guttata*. In deze soort speelt de zang van het mannetje (akoestisch signaal) een belangrijke rol in partnerkeuze. Maar de relatieve rol van de zang in relatie tot de visuele signalen en de intensiviteit van het baltsgedrag is onbekend, omdat verschillende studies verschillende test opstellingen gebruikt hebben. Bovendien is er verrassend weinig bekend over welke structurele kenmerken van een liedje de aantrekkelijkheid ervan bepalen voor een vrouwtje, en hoe zulke kenmerken gerelateerd zijn aan de kwaliteit van

een mannetje. Zebravinken zijn daardoor een goed model systeem om systematisch zowel de afhankelijkheid van verschillende signaal dimensies te onderzoeken, als ook welke kenmerken de zang aantrekkelijk maken voor vrouwtjes en wat de liedjes zeggen over de zanger.

Een verwaarloosd aspect in deze context is de mogelijke interactie tussen ecologische (het voeden van de jongen in het nest) en sociale (het aantal jongen in het nest) factoren tijdens de ontwikkeling op de zang van het mannetje, de aangeleerde voorkeur van het vrouwtje voor de zang en op hun reproductieve beslissingen. Zebravinken, zoals zovele andere zangvogels, hebben een gevoelige periode gedurende welke de blootstelling aan zang de details van het liedje dat een mannetje later zingt en het vrouwtje later verkiest, beïnvloed. Omdat variatie in de mannelijke zang hoofdzakelijk cultureel overgedragen wordt, is het de vraag hoe dit kenmerk betrouwbaar de kwaliteit van het mannetje kan aangeven. De 'ontwikkelingsstress hypothese' stelt dat de aangeleerde zang de kwaliteit van een mannetje kan aangeven, omdat hersenstructuren die het zangleren en het zingen zelf mogelijk maken zich vormen (ontwikkelen) tijdens de periode van de snelste groei, dat is dus wanneer de jonge vogels het meest kwetsbaar zijn. De mannelijke, aangeleerde zang kan dus een lange termijn signaal zijn van conditie, en vrouwtjes zouden zo dus betrouwbare informatie kunnen krijgen over hoe goed het mannetje de kwetsbare vroege periode heeft doorstaan. Op het moment is er weinig, en evenveel bewijs voor als tegen, de hypothese dat ontwikkelingsstress verschillen veroorzaakt in het zangleren van mannetjes in zangvogels, en tot zover is er nog geen bewijs aan zebravinken. Bovendien is er weinig bekend over de gevoeligheid van de aangeleerde vrouwelijke voorkeuren voor de conditie tijdens de ontwikkeling. De zebravink is extra interessant om te bestuderen in deze context omdat, hoewel alleen mannetjes zingen, zowel mannetjes als vrouwtjes de kenmerken van de zang leren. In deze soort ondergaan de individuen een snelle ontwikkeling naar seksuele volwassenheid, wat hen nog kwetsbaarder maakt voor de effecten van stress tijdens de ontwikkeling, wat repercussies heeft voor hun volwassen fenotype. Zebravinken zijn daardoor een goed modelsysteem om de lange termijn effecten van variaties in de ontwikkeling op de mannelijke aangeleerde zang, de vrouwelijke aangeleerde zangvoorkeur en hun reproductieve beslissingen.

Hoofdstuk 2 onderzoekt het relatieve belang van akoestische (zang) en visuele signalen van de mannetjes in verschillende contexten

Nederlandse samenvatting

voor de voorkeur van vrouwtjes. Vrouwelijke partner voorkeuren werden getest in drie verschillende, veel gebruikte, opstellingen: operant conditioneren (vrouwtjes wordt geleerd om op knopjes te pikken, zodat ze een liedje horen elke keer dat ze een knopje indrukken en ze kunnen zo zelf hun blootstelling aan de liedjes controleren), phonotaxis (waarbij gemeten wordt hoe dichtbij een vrouwtje naar de bron van het geluid toenadert) en associatie testen met levende mannetjes. In deze drie test opstellingen konden vrouwtjes steeds kiezen tussen twee mannetjes, of de liedjes van twee mannetjes. De operant conditionering en de phonotaxis testen gaven de vrouwtjes de slechts de keuze tussen twee liedjes, terwijl de associatie test met levende mannetjes de vrouwtjes de kans gaf de volledige balts te zien en te horen. Hun voorkeuren werden gemeten door de relatieve frequentie van de keuze voor een stimulus ten opzichte van de tweede stimulus. In de operant conditionering opstelling heb ik het aantal pikken op de knopjes genomen als keuze voor een stimulus. In de phonotaxis test en de associatie test heb ik het aantal keren en de duur van de toenadering naar beide stimuli genomen. Vrouwtjes lieten significante en consistente voorkeuren voor de levende mannetjes en hun liedjes zien in de drie verschillende test opstellingen. Structurele kenmerken aan de zang die de voorkeuren van de vrouwtjes het beste voerspelden (deze kenmerken maten de uitvoering van de zang) waren onafhankelijk van de context van de test en voerspelden ook de lichaamskenmerken van het mannetje (de grootte van de snavel en het gewicht). Behalve dat dit de verschillende test opstellingen om voorkeuren te meten valideert, laten deze resultaten ook zien dat de zang genoeg informatie bevat over de zanger dat het vrouwtje om een keuze te kunnen maken.

Hoofdstukken 3 tot 5 onderzoeken het gecombineerde effect van ecologische (voeden van jongen in nesten) en sociale (aantal jongen per nest) factoren gedurende de ontwikkeling op hun individuele fenotypes, zang leren, zang voorkeuren en de reproductieve beslissingen als volwassenen. De conditie van de jongen en de ouders werd experimenteel beïnvloed door manipulatie van de broedsel grootte. Dit is een gevestigde methode om indirect de voedsel inname van de jongen te manipuleren. Dit gebeurt eigenlijk voornamelijk door de competitie van de nestgenoten voor het voedsel; deze competitie is groter in grotere broedsels. De zebra-vinken werden grootgebracht door adoptie ouders in legsel groottes die varieerden binnen de normale grenzen, namelijk ofwel in kleine broedsels van 2-3 jongen, of in grote

broedsels van 5-6 jongen. Nadat de jongen voor voedsel van hun ouders onafhankelijk waren (leeftijd 1 maand), werden ze in een groep van gemengde behandeling en gemengde sekse gezet van 4 individuen met een onbekende, niet verwante volwassen man met partner, die de 'zang tutor' was tijdens de zang acquisitie fase (van 1 tot 2 maanden oud).

Hoofdstuk 3 laat zien dat de conditie tijdens de ontwikkeling ten minste gedeeltelijk de metabole verbrandingsgraad bepaald in zebrovinken: 1 jaar oude vogels die opgegroeid waren in grote broedsels hadden een hogere verbranding dan vogels uit kleine broedsels, wat betekent dat ze meer energie nodig hebben dan vogels in kleine broedsels (zebrovinken zijn volwassen als ze 3 maanden oud zijn). Bovendien is dit effect sterker in vrouwtjes dan in mannetjes. Eerder onderzoek had al laten zien dat zebrovinken die opgroeien in grote broedsels minder lang leven, en dit effect is ook sterker in vrouwtjes dan in mannetjes. Deze resultaten suggereren dat de metabole efficiëntie een rol kan spelen in de overleving op de lange termijn, en dat dit een van de consequenties is van de conditie tijdens de ontwikkeling.

In Hoofdstuk 4 wordt onderzocht of de ontwikkelingsconditie het leren van de zang en de kenmerken van de zang beïnvloed. Ik heb de zang van volwassen mannetjes die uit het broedsel manipulatie experiment kwamen opgenomen zodra ze seksueel volwassen waren (3 maanden oud). Met de computer heb ik verscheidene zang kenmerken geanalyseerd (zang complexiteit, de uitvoering van de zang en de consistentie van de zang) en het aantal elementen en de transities tussen elementen die geleerd zijn van de tutor. Ik heb gevonden dat de vogels uit grote broedsels minder element transities leren zoals ze in de zang van de tutor voorkomen, dan de vogels uit kleine broedsels. Bovendien vertoonden de vogels uit de grote broedsels minder consistente zang dan de vogels uit kleine broedsels. Deze resultaten ondersteunen dus de ontwikkelingsstress hypothese: de conditie tijdens de ontwikkeling beïnvloedt de precisie waarmee de syntactische structuur van de zang geleerd wordt en introduceert conditie afhankelijkheid in de zang consistentie.

Hoofdstuk 5 onderzoekt of de conditie tijdens ontwikkeling (de broedsel grootte) bijdraagt aan de variatie in de vrouwelijke partnervoorkeuren en reproductieve beslissingen. Gebruik makende van een welbekende operant conditionering opstelling (Hoofdstuk 2), heb ik de voorkeuren van volwassen vrouwtjes getest, opgegroeid in een klein

Nederlandse samenvatting

dan wel een groot broedsel, voor de zang van mannetjes uit een groot of een klein broedsel (andere broedsels dan die van het te testen vrouwtje). Vrouwtjes vertoonden conditie afhankelijke voorkeuren: vrouwtjes uit kleine broedsels (dus een goede conditie) hadden een voorkeur voor mannetjes uit kleine broedsels. Echter, vrouwtjes uit grote broedsels (dus een slechtere conditie) hadden een voorkeur voor mannetjes uit grote broedsels ten opzichte van mannetjes uit kleine broedsels. Deze partnervoorkeuren werden nog eens bevestigd tijdens de voortplanting: vrouwtjes die gepaard werden met mannetjes uit een zelfde broedsel grootte (groot met groot en klein met klein) broedden eerder dan vrouwtjes die gepaard werden met een mannetje uit een andere broedsel grootte (groot met klein en klein met groot). Dit suggereert dat mannetjes met een vergelijkbare conditie tijdens de ontwikkeling als het vrouwtje sneller geaccepteerd werden als partner. Het is hierbij belangrijk te vermelden dat de perceptie van de vrouwtjes over de conditie van het mannetje niet verstoord was omdat alle vrouwtjes meer investeerden in het gewicht van de eieren wanneer ze gepaard waren met een mannetje uit een klein broedsel. De vrouwtjes waren dus eensgezind over de beoordeling van de conditie van het mannetje, hoewel ze wel verschillende voorkeuren hadden. Deze resultaten leveren bewijs dat de conditie tijdens de ontwikkeling variatie kan veroorzaken in de individuele conditie, en dat deze zich vertaalt in substantiële fenotypische plasticiteit, met name in de richting van de partnervoorkeuren van de vrouwen.

Heeft het werk in dit proefschrift ons begrip verbeterd van de oorzaken en consequenties van de variatie in mannelijke secundaire seksuele kenmerken en in vrouwelijke partnervoorkeuren en reproductieve beslissingen? Hoofdstuk 5 laat zien dat de conditie tijdens de ontwikkeling een belangrijke bron is voor variatie in de vrouwelijke partner voorkeuren en reproductieve beslissingen. Vrouwtjes die een goede of een slechte conditie ondervonden tijdens de ontwikkeling vertoonden tegenovergestelde voorkeuren. Dit suggereert dat er een verandering plaats vindt in hoe ze informatie verwerken, maar dit impliceert niet dat de cognitieve capaciteit verminderd door de conditie tijdens de ontwikkeling. Het is interessant dat dit effect zo ver gaat dat de vrouwtjes actief kiezen voor mannetjes die ook een slechte conditie hadden. Dit is op het eerste gezicht tegen-intuïtief, omdat de theorie van de seksuele selectie voorspelt dat vrouwtjes altijd een voorkeur zouden moeten hebben voor de mannetjes van de hoogste kwaliteit wanneer ze de keuze hebben. Echter, recente theoretische

modellen laten zien dat een voorkeur voor mannetjes van mindere kwaliteit een adaptieve strategie kan zijn als die geëvolueerd is onder bepaalde selectie drukken. Wanneer de competitie voor de toegang tot partners hoog is, of wanneer beide partners kiezen, is het waarschijnlijk dat de vrouwtjes van mindere kwaliteit eruit geconcurrereerd worden door de vrouwtjes van hogere kwaliteit, of dat mannetjes ze links laten liggen, of ze verlaten ze om verder te gaan met een vrouwtje van hogere kwaliteit. Door meteen een partner te kiezen die van een relatief lagere kwaliteit is, verlagen die vrouwtjes zulke risico's en besparen ze tijd en energie, wat blijkbaar erg kostbaar voor ze is, gezien de effecten van de conditie tijdens de ontwikkeling op hun metabole verbrandingsgraad (Hoofdstuk 3) en overleving kansen. Uiteindelijk kan een actieve voorkeur voor lagere, in plaats van hogere kwaliteit mannetjes ervoor zorgen dat de vrouwtjes van lagere kwaliteit hun reproductieve succes optimaliseren (bijvoorbeeld door eerder te kunnen broeden, zoals in Hoofdstuk 5).

De mannelijke zang bleek een belangrijke rol te spelen in de gevonden variatie in de voorkeuren van vrouwtjes. Het verschil in voorkeur tussen de vrouwtjes uit kleine en grote nesten was duidelijk terwijl ze alleen toegang hadden tot de zang van de mannetjes, en deze variatie werd later bevestigd in de timing van hun reproductieve beslissingen (Hoofdstuk 5). Verder was het zo dat de voorkeur voor de zang consistent was in verschillende contexten en deze zich vertaalde in een vergelijkbare voorkeur voor de zanger (Hoofdstuk 2). Alles bij elkaar genomen wekken deze resultaten sterk de suggestie dat de zang genoeg informatie geeft over de zanger voor de vrouwtjes om een keuze te kunnen maken. Verdere ondersteuning hiervoor is dat sommige kenmerken aan de zang een relatie hebben met de morfologie van het mannetje (Hoofdstuk 2) en/of de ontwikkelingsgeschiedenis van het mannetje (Hoofdstuk 4). De geleerde zang van het mannetje kan dus optreden als een lange termijn signaal van zijn conditie in het verleden, en dit geeft dus betrouwbare informatie aan de vrouwtjes over hoe goed het de mannetjes is vergaan tijdens hun ontwikkeling.

In conclusie levert dit proefschrift bewijs dat zowel de mannelijke aangeleerde zang en de vrouwelijke sociaal geleerde voorkeuren afhankelijk zijn van vroege ecologische en sociale factoren. Zowel partnervoorkeuren als aspecten van de zangproductie reflecteren lang de conditie tijdens de ontwikkeling van een individu. Een aanpak die zowel de ervaringen in het verleden, als state-dependent life history kenmerken in ogenschouw neemt kan erg vruchtbaar zijn om ons

Nederlandse samenvatting

begrip te vergroten van seksuele selectie en de evolutionaire dynamiek tussen voorkeuren en de seksueel geselecteerde, cultureel overdraagbare kenmerken.