



Universiteit  
Leiden  
The Netherlands

## **Song and the city : a comparison between urban and forest blackbirds**

Ripmeester, E.A.P.

### **Citation**

Ripmeester, E. A. P. (2009, December 15). *Song and the city : a comparison between urban and forest blackbirds*. Leiden. Retrieved from <https://hdl.handle.net/1887/14556>

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/1887/14556>

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

## Nederlandse samenvatting

Zang en de stad: een vergelijking tussen stads- en bosmerels.

*Dit is een vertaling van hoofdstuk 1. De literatuurverwijzingen zijn weggelaten om de leesbaarheid te verbeteren. De figuren zijn terug te vinden in hoofdstuk 1.*

## Algemene inleiding

### *Soortsvorming*

Soortsvorming, het ontstaan van nieuwe soorten, is een centraal onderwerp in de biologie sinds Darwin in 1859 in zijn beroemde boek "The origin of species" voorstelde dat soorten evolueren. Het idee dat soorten kunnen evolueren en splitsen in verschillende nieuwe soorten wordt tegenwoordig algemeen geaccepteerd door wetenschappers. Het klassieke beeld van soortsvorming benadrukt dat geografische isolatie tussen populaties een cruciale rol speelt. Bergen of rivieren kunnen bijvoorbeeld een onoverbrugbare barrière vormen tussen populaties van dezelfde soort. Geografische geïsoleerde populaties kunnen van elkaar gaan verschillen door aanpassingen aan afwijkende omgevingsfactoren of door toevallige gebeurtenissen. Na verloop van tijd kunnen zulke gescheiden populaties zoveel van elkaar verschillen dat populaties zelfs niet meer vermengen wanneer zij weer met elkaar in contact komen. Op dat moment zijn de verschillen tussen de populaties voldoende groot geworden om te kunnen spreken van nieuwe soorten.

Tegenwoordig realiseren biologen zich dat soorten ook kunnen ontstaan in situaties waarin populaties niet continue van elkaar gescheiden voorkomen. Soortsvorming kan ook gebeuren nadat tijdelijk geïsoleerde groepen dieren weer bij elkaar komen, in situaties waar populaties direct naast elkaar gelegen zijn, en zelfs in situaties waarbij er helemaal geen sprake is van geografische scheiding. In al deze situaties zijn er altijd twee algemene voorwaarden nodig om soortsvorming te laten plaatsvinden: er moet binnen een soort variatie bestaan tussen groepen en er moet een mechanisme aanwezig zijn dat er voor zorgt dat verschillende groepen binnen een soort niet meer vermengen.

Er zijn verscheidene toevallige gebeurtenissen die kunnen leiden tot variatie binnen een soort: nieuwe populaties kunnen gesticht worden door kleine groepen individuen met afwijkende kenmerken of het kan in met name kleine populaties gebeuren dat bepaalde erfelijke kenmerken per toeval verdwijnen of veranderen. Variatie binnen soorten kan echter ook ontstaan door divergente selectie (m.a.w. selectie in afwijkende richtingen). Natuurlijke selectiedrukken gerelateerd aan de habitatstructuur, voedselbronnen, de klimatologische omstandigheden en predatie kunnen variëren tussen groepen individuen binnen een soort. Ecologische aanpassingen aan zulke verschillende omstandigheden zorgen voor variatie. Divergente seksuele selectie kan ook een bron zijn voor variatie in kenmerken die te maken hebben met partnerkeuze. Deze seksuele kenmerken kunnen direct bijdragen aan het verminderen van genetische uitwisseling tussen populaties.

Genetische isolatie kan het resultaat zijn van verschillende barrières die te maken hebben met de voortplanting. Voortplantingsbarrières kunnen optreden na de paring wanneer genetische verschillen tussen divergerende populaties leiden tot nakomelingen die steriel, niet levensvatbaar of ecologische slecht aangepast zijn. Voortplantingsbarrières kunnen ook verhinderen dat individuen van divergerende populaties überhaupt met elkaar paren. Hiervoor is het nodig dat signalen en reacties op die signalen verschillen tussen divergerende populaties wanneer deze niet volledig in tijd en ruimte van elkaar gescheiden zijn. Differentiatie van

signalen en bijbehorende reacties maakt het voor individuen mogelijk om assortatief te paren (m.a.w. te paren met individuen uit dezelfde subgroep of populatie). Via assortatief paren is het voor individuen mogelijk om nadelige effecten van het paren met individuen uit een andere populatie, zoals het krijgen van steriele en zwakke nakomelingen, te voorkomen. Signalen kunnen divergeren door natuurlijke en seksuele selectiedrukken. Signaaldivergentie kan bovendien versterkt worden wanneer divergerende populaties weer bij elkaar in contact komen.

Het is duidelijk dat ecologie en seksuele selectie vaak een cruciale rol spelen bij soortsvorming, omdat ze gemakkelijk zorgen voor divergentie en voortplantingsbarrières. Ecologie en seksuele selectie kunnen samenwerken wanneer seksuele signalen onder invloed staan van ecologische omgevingsinvloeden. Visuele en akoestische signalen kunnen bijvoorbeeld verschillen tussen populaties in andere omstandigheden als dit de waarneembaarheid van het signaal door lokale soortgenoten verbeterd. Er zijn veel voorbeelden in allerlei dieren waarbij de verschillen in signalen tussen nauwverwante soorten overeenkomen met de omstandigheden van hun leefomgeving. Gedragsstudies hebben aangetoond dat zulke signaalverschillen een invloed kunnen hebben op partnervoorkeur en dat die waargenomen assortatieve paringspatronen in het veld verklaren.

Er zijn echter nog steeds veel onopgeloste vragen over ecologische soortsvorming en de rol die signaaldivergentie daarin speelt. Het is bijvoorbeeld onduidelijk of alle habitatgerelateerde variatie in signalen ook daadwerkelijk leidt tot assortatief paren en hoe snel habitatafhankelijke reacties op divergerende signalen zich ontwikkelen. Dit komt voornamelijk doordat soortsvorming in het algemeen relatief langzaam verloopt. Hierdoor is het moeilijk om de processen die een rol spelen bij soortsvorming te observeren in de natuur vanaf het allereerste begin tot de slotfase waarin gedivergeerde groepen beschouwd kunnen worden als nieuwe soorten. De consequentie hiervan is dat veel van de hedendaagse kennis is gebaseerd op stambomen en experimenten met zuster- of ondersoorten. Het is moeilijk om van deze hedendaagse patronen van (onder)soorten af te leiden wat er historisch gebeurt is tijdens het allereerste begin van hun divergentie. Onderzoek aan populaties die net beginnen te verschillen in zowel ecologische als seksuele kenmerken leveren dus mogelijk waardevolle nieuwe inzichten in de initiële stappen van soortsvorming.

### *Stedelijk habitat*

Een uitstekende mogelijkheid om de eerste stappen van populatiedivergentie te onderzoeken is gecreëerd door het ontstaan van stedelijk habitat. Dit type habitat is evolutionair gezien zeer nieuw en verschilt enorm van de meeste andere habitattypes. Verstedelijking is een recent wereldwijd fenomeen gerelateerd aan de enorme groei van de wereldpopulatie sinds het begin van de twintigste eeuw en het feit dat steeds meer mensen vanuit kleine dorpjes vertrekken naar de stad. De helft van alle mensen woont momenteel al in de stad en de verwachting is dat in de komende twee decennia nog eens twee miljard extra mensen in nieuwe stedelijke gebieden gaan wonen.

Verstedelijking gaat in het algemeen gepaard met een snelle omzetting van natuurlijk omgevingen in stedelijk habitat en heeft een grote invloed op de oorspronkelijke flora en fauna van zulke gebieden. Veel soorten kunnen niet omgaan met de snelle veranderingen en de nieuwe omstandigheden behorende bij stedelijk habitat. Op een grote geografische schaal heeft dit in het algemeen tot gevolg dat er een verschuiving is in de soortensamenstelling en een vermindering in het aantal soorten: locale en vaak zeldzame soorten worden vervangen door typische stadssoorten die gewoonlijk hetzelfde blijken te zijn in veel steden onafhankelijk van de originele flora and fauna. Het is echter interessant dat er ook vogelsoorten zijn die succesvolle bewoners van steden zijn geworden terwijl ze tegelijkertijd ook nog steeds voorkomen in hun natuurlijke leefomgeving. Het bestuderen van deze soorten is interessant met het oog op divergentie binnen een soort, omdat populaties die voorkomen in stedelijke en niet-stedelijke gebieden mogelijk differentiëren doordat ze bloot staan aan extreem verschillende selectiedrukken.

Stedelijk en natuurlijk habitat verschilt in een scala aan abiotische en biotische ecologische factoren. Steden hebben een warmer en droger microklimaat dan omliggende regio's. Er is relatief veel bodem- en luchtvervuiling in steden en er is een overvloed aan kunstmatige verlichting. Steden worden gekenmerkt door een grote hoeveelheid aan solide oppervlaktes zoals gebouwen en verharde wegen in combinatie met relatief weinig vegetatie. Een andere samenstelling van de flora en fauna betekent ook de aanwezigheid van andere voedselbronnen en roofdieren inclusief antropogeen voedsel en gedomesticeerde katten. Daarnaast moeten dieren in stedelijke gebieden ook omgaan met meer verstoringen door menselijke activiteiten.

#### *Divergentie in ecologische en sexuele kenmerken*

Hoewel het nog niet in veel soorten is bestudeerd, is het duidelijk dat tenminste een aantal succesvolle stadssoorten zich hebben weten aan te passen aan de ecologische omstandigheden in de stad. Het gevolg hiervan kan zijn dat stadsdieren zijn gedivergeerd van hun soortgenoten, die nog steeds leven in hun oorspronkelijke leefomgeving, in allerlei ecologische kenmerken (m.a.w. fysieke- en gedragskenmerken gerelateerd aan de interactie van individuen met hun omgeving). Morfologische verschillen tussen populaties in de stad en daarbuiten zijn bijvoorbeeld aangetoond in een aantal vogelsoorten. Een voorbeeld van een gedragsaanpassing is het bouwen van nesten door eksters (*Pica pica*) op hogere locaties in stedelijke gebieden, vermoedelijk om de verstoring door menselijke activiteiten te verminderen.

Verstedelijking kan ook een effect hebben op sexuele signalen zoals de kleur van het verenkleed en vogelzang. Vooral voor het laatstgenoemde is er steeds meer bewijs dat de stedelijke omgeving een effect heeft in een groot scala aan soorten. Vogelzang speelt in veel soorten een belangrijke rol in communicatie binnen en tussen soorten, omdat vogels het gebruiken om partners aan te trekken en hun territorium te verdedigen. Het is daarom voor het voortplantingssucces van mannen cruciaal dat hun zang goed hoorbaar is. Verstoring door omgevingslawaai kan effectieve waarneming en herkenning hinderen. Steden zijn vol met antropogeen lawaai van auto's, treinen, vliegtuigen, generatoren, industriële machines

en bouwactiviteiten. De meeste door de mens geproduceerde geluiden zijn relatief luid en hebben hun geluidsenergie geconcentreerd in de lagere frequenties. Het gevolg hiervan is dat achtergrondlawaai in steden veel luider is in vooral de lagere frequenties dan in de meeste natuurlijke omgevingen (Figuur 1.1a,b). De zang van veel vogelsoorten zit tenminste gedeeltelijk in hetzelfde frequentiegebied als stedelijk lawaai. In steden resulteert dit in een lagere verhouding tussen het signaal en het achtergrondlawaai. Dit kan mogelijk de akoestische communicatie hinderen en dit bemoeilijkt het lokken van partners en het weghouden van rivaliserende mannen. Eén van de mogelijkheden om het maskerende effect van antropogeen lawaai te verminderen is door te zingen op een hogere toonhoogte. Dit leidt tot een hogere ratio tussen het signaal en het achtergrondlawaai, en dus een betere hoorbaarheid. Het is van een aantal vogelsoorten bekend dat ze daadwerkelijk hun zang op deze wijze veranderen als reactie op antropogeen lawaai. Europese koolmezen (*Parus major*), Mexicaanse roodmussen (*Carpodacus mexicanus*) en Amerikaanse zanggorzen (*Melospiza melodia*) zingen in de stad met een hogere frequentie wanneer ze een territoria hebben met luide antropogene geluidsniveaus. Bovendien heeft een grootschalig onderzoek in Europa laten zien dat stadskoolmezen consequent hoger zingen dan hun soortgenoten in dichtbijgelegen bossen.

Soorten die tegelijkertijd voorkomen in stedelijke en niet-stedelijke gebieden kunnen dus verschillen in ecologische en seksuele kenmerken. Dit betekent dat processen die betrokken zijn bij het initiële deel van populatiedivergentie en soortsvorming bestudeerd kunnen worden in het nieuwe stedelijke habitat om ons heen. Soorten die algemeen voorkomen in steden en natuurlijke gebieden, en waarin ecologische en seksuele kenmerken onder sterke divergerende selectiedrukken staan, zijn dus uitermate geschikt om de processen te bestuderen die leiden tot differentiatie binnen soorten en deze kunnen daarom inzicht geven in de eerste stappen van soortsvorming.

#### *De onderzoekssoort: de merel*

Een geschikte onderzoekssoort om habitatgerelateerde populatiedifferentiatie en de rol van seksuele signalen daarin te bestuderen is de merel (*Turdus merula*). Het is een lid van de familie Turdidae en de mannen van deze gemiddeld grote lijsterachtige heeft een volledig zwart verenkleed met een oranjegele snavel en dunne oranjegele oogring, die fel gekleurd zijn tijdens het broedseizoen. Vrouwjes zijn iets kleiner en hebben een donkerbruin verenkleed met een doffere en bruinere oogring en snavel. Merels hebben een groot verspreidingsgebied dat zich uitstrekt over bijna heel Europa, enkele regio's in Azië, een klein gebied in Noord-Afrika en de landen Nieuw Zeeland en Zuid-Australië waar ze zijn geïntroduceerd in de negentiende eeuw. Hun oorspronkelijke habitat bestond voornamelijk uit bos met loofbomen en dicht struikgewas waarin ze voedsel zoeken zoals insecten, slakken, wormen, fruit en bessen. Tegenwoordig is het ook een succesvolle soort in stedelijke gebieden. Ze doken het eerst op in een aantal Duitse steden aan het begin van de negentiende eeuw. Vervolgens begonnen ze geleidelijk aan in meer en meer West-Europese steden voor te komen. Merels zijn tegenwoordig talrijk in de meeste gebieden waar ze voorkomen. De merel is in Nederland zelfs de meest talrijke broedvogel met meer dan één miljoen broedparen.

Er is een toenemend aantal onderzoeken dat aangeeft dat antropogene factoren een effect hebben op merels. Dit leidt tot divergentie tussen stads- en bospopulaties in een aantal kenmerken. Stadsmarls hebben een lagere infectiegraad van teken en bloedparasieten dan hun soortgenoten in het bos. Verder migreren individuen in de stad minder vaak in de winter en beginnen ze eerder in het seizoen met broeden. Dit zorgt ervoor dat stadsvogels meer broedpogingen per jaar kunnen hebben. Daar staat tegenover dat ze doorgaans kleinere broedsels en minder uitvliegende jongen per broedsel hebben dan hun soortgenoten in het bos. Daarnaast is een lagere acute hormonale stress reactie gevonden in stadsvogels ten opzichte van bosvogels. Dit is mogelijk een aanpassing om de potentieel nadelige gevolgen van aanhoudende blootstelling aan stressvolle situaties in de stad, zoals verstoring door mensen, te verminderen. Een morfologische vergelijking van individuen uit verscheidene locaties verspreid over Europa heeft laten zien dat er ook aanzienlijke verschillen zijn tussen populaties in steden en aangrenzende gebieden in een aantal morfologische kenmerken (o.a. vleugellengte, snavelgrootte en pootlengte).

Er zijn ook aanwijzingen voor genetische aanpassingen in merels, want een experiment waarin jonge stads- en bosmerels onder gelijke omstandigheden werden opgevoed heeft aangetoond dat verschillen tussen individuen uit de stad en het bos tenminste gedeeltelijk overerfbaar zijn. Een recente studie aan merels heeft bovendien laten zien dat er onderscheid is in neutrale genetische markers tussen stedelijke en nabijgelegen niet-stedelijke populaties. Dit suggereert dat aanpassingen aan het leven in de stad in allerlei kenmerken mogelijk zorgt voor een verminderde genetische uitwisseling tussen stads- en bospopulaties.

Een belangrijk sexueel signaal in merels is hun zang, die zoals in de meeste vogelsoorten, gebruikt wordt bij het verdedigen van een territorium en het lokken van partners. Merels zijn zangvogels en dat betekent dat ze hun soortspecifieke zang leren door het horen van de zang van soortgenoten. Territoriale mannen zingen vanaf hoge zangposten zoals uitstekende takken in bomen, schoorstenen en daken. Ze zingen gedurende het gehele broedseizoen met een piek in hun zangactiviteit rond zonsopgang en zonsondergang. Merels hebben een groot repertoire met tientallen liedjes. De akoestische structuur van hun liedjes is zeer stereotype. Een lied begint altijd met een motiefgedeelte bestaande uit enkele simpele fluitachtige elementen met een relatief lage frequentie direct gevolgd door een twittergedeelte met meer gevarieerde elementen met een zachtere amplitude en een hogere frequentie (Figuur 1.1c). Tussen twee opeenvolgende liedjes is er meestal een korte stille periode. In de literatuur is gesuggereerd dat de duur van deze pauze en het relatieve aandeel van het twittergedeelte binnen liedjes een signaal geeft over de motivatie van mannen om te vechten.

Merels zijn een uitstekende soort om de oorzaken en gevolgen van zangvariatie en zangdivergentie te onderzoeken. Ten eerste is het relatief gemakkelijk om hoogwaardige geluidsopnames te maken van merels, omdat ze luid zingen en vaak gemakkelijk tot op een korte afstand benaderbaar zijn. Ten tweede maken de heldere zangstructuur en hoge niveaus aan zangactiviteit het mogelijk om uitgebreide kwantitatieve akoestische analyses uit te voeren. Tenslotte is het mogelijk om afspreekexperiment met mannen te verrichten in het veld. Hierbij wordt via een luidspreker merelzang afgespeeld om vervolgens te observeren hoe

territoriale mannen daarop reageren. De reacties van territoriale merels zijn relatief eenvoudig te observeren en categoriseren. Het is dan ook verwonderlijk dat er nog niet eerder onderzoek is gedaan naar de mogelijke gevolgen die antropogeen lawaai heeft op merelzang. Het is zeker denkbaar dat stadslawaai een invloed heeft op merelzang, en vooral op het motiefgedeelte, omdat dat een grote spectrale overlap heeft met antropogeen geluid.

### **Overzicht van dit proefschrift en de hoofdstukken**

In dit proefschrift gebruik ik stads- en bosmerels als modelsysteem om onderzoek te verrichten aan habitatgerelateerde differentiatie met een focus op de oorzaken en gevolgen van zangdivergentie. Met dit doel voor ogen heb ik getoetst tot op welke hoogte stads- en bosmerels van elkaar verschillen op het gebied van zang, morfologie en neutrale genetische merkers. Daarnaast heb ik onderzocht welke sociale- en omgevingsfactoren een invloed hebben op merelzang op individueel niveau (m.a.w. variatie tussen individuen) en op populatieniveau (m.a.w. variatie tussen populaties) om te begrijpen welke akoestische variatie potentieel een belangrijke rol kunnen spelen bij habitatafhankelijke divergentie. Een grootschalig afspelerexperiment met territoriale mannen is uitgevoerd om te testen of akoestische divergentie tussen stads- en bospopulaties de territoriale reactie van mannen beïnvloedt. Hieronder zal ik eerst een korte samenvatting geven van de hoofdstukken twee tot en met vijf. Vervolgens zal ik een samenvatting geven van de belangrijkste resultaten uit mijn proefschrift waarbij ik in de synthese evalueer hoe mijn bevindingen aan merels bijdragen aan ons algemeen begrip van de processen die betrokken zijn bij habitatgerelateerde divergentie van populaties en dus ook bij de eerste stappen van soortsvorming.

De eerste vraag die ik in hoofdstuk 2 heb geadresseerd is of de zang van stads- en bosmerels verschilt en zo ja, of dit invloed heeft op de reactie op zang. Hiervoor heb ik zang van territoriale merelmannen opgenomen in de volgende drie stad-bosparen in Nederland: Arnhem en de Veluwe, Breda en het Liesbos, en Leiden en Meijndel (Figuur 1.2). De geluidsanalyse liet zien dat er een aantal significante habitatafhankelijke verschillen in temporele en spectrale kenmerken waren. Ten eerste zongen merels in de stad liedjes met een hogere frequentie van het motief- en twittergedeelte dan bosmerels. Ten tweede hadden stadsmerels grotere twitterproporties per lied en langere pauzes tussen liedjes.

Deze bevindingen vormden de basis voor een afspelerexperiment in het stad-bospaar Arnhem en de Veluwe (hoofdstuk 2). We vergeleken in dit experiment de reacties van stads- en bosmerelmannen op zang uit de stad en het bos met een relatief lage of hoge motieffrequentie. De resultaten lieten zien dat merelmannen aandacht schenken aan de motieffrequentie en ook aan de oorsprong van een lied (stad of bos). Bovendien reageerden stadsmerels het sterkst op liedjes met een hoge frequentie terwijl bosmerels juist het sterkst reageerden op liedjes met een lage motieffrequentie. Dit betekent dat de reactiesterkte van stads- en bosmerels op liedjes met een lage of hoge motief frequentie tegengesteld was. Deze asymmetrische reactie is een belangrijke bevinding, omdat het suggereert dat de gevonden zangdivergentie mogelijk een invloed heeft op waar mannen met een typische stads- of boszang zich proberen te vestigen en

ook op waar ze het beste in staat zijn om een territorium te behouden.

Hoofdstuk 2 bevat ook een vergelijking tussen de niveaus van achtergrondlawaai in de vroege morgen van de zes onderzoekslocaties. Dit is gedaan om de aanname te verifiëren dat antropogeen lawaai een invloed heeft op de spectra van achtergrondgeluid in steden waardoor vooral lage frequenties in vogelzang gemaskeerd worden in stedelijke omgevingen. De resultaten bevestigen deze aanname, want het achtergrondlawaai in steden was luider in alle frequenties dan in het bos en bovendien waren de grootste verschillen in geluidsniveaus in de relatief lage frequentie regio tot ongeveer drie kilohertz.

In de hoofdstukken 3 en 4 werd gekeken naar de oorzaken van habitatafhankelijke zangdivergentie tussen stads- en bosmerels, omdat het begrijpen van de onderliggende mechanismes van zangdivergentie helpt bij het evalueren van de mogelijke gevolgen die zangverschillen hebben op populatiedifferentiatie. Zangvogels leren hun zang door te luisteren naar soortgenoten. Veel zangvogels hebben een gevoelige leerfase vroeg in hun leven en zijn daarna niet of nauwelijks meer in staat om nieuwe liedjes te leren. Jonge vogels leren dus de liedjes die gezongen worden door volwassen mannen in hun directe omgeving. Deze liedjes passen bij de lokale omgevingsomstandigheden wanneer er selectie op zangkenmerken over generaties heeft plaatsgevonden. In dat geval hebben individuen lokaal aangepaste zang wanneer ze blijven in hetzelfde habitat als waarin ze zijn opgegroeid. Ze hebben echter niet de capaciteit om nieuwe aangepaste lokale liedjes te leren wanneer ze zich in een ander habitat vestigen. Dit betekent niet noodzakelijkerwijs dat individuen hun zang niet kunnen aanpassen als ze naar een ander habitat vertrekken. Sommige zangkenmerken kunnen plastisch zijn binnen individuen en daardoor blijven ze in staat om met variabele situaties om te gaan. Een voorbeeld van een dergelijk fenomeen in vogels is het Lombard effect: individuen gaan luider zingen in lawaaiige situaties.

Er zijn verscheidene redenen waarom het voor populatiedivergentie relevant is of vaststaande of plastische zangkenmerken betrokken zijn bij habitatgerelateerde zangverschillen. Wisselen naar een ander habitat is mogelijk problematischer met vaststaande zangkenmerken, omdat individuen dan niet in staat zijn om hun zang aan te passen aan de nieuwe locale situatie. Dit kan de efficiëntie verminderen waarmee rivalen worden geweerd en potentiële partners aangetrokken. Daarnaast kunnen vaststaande zangkenmerken, in tegenstelling tot plastische zangkenmerken, een signaal afgeven over de herkomst van individuen. Dit heeft tot gevolg dat in het bijzonder vaststaande zangkenmerken gebruikt kunnen worden bij partnerkeuzes om in te schatten hoe aangepast een individu is aan zijn huidige leefomgeving. Het is daarom te verwachten dat vaststaande zangkenmerken een groter gevolg hebben op habitatafhankelijke genetische uitwisseling dan plastische kenmerken, omdat ze waarschijnlijk een grotere invloed hebben op communicatie tussen individuen uit verschillende habitats (Figuur 1.3a,b).

Hoofdstuk 3 gaat over een ander afspreelexperiment, uitgevoerd in Leiden, waarin werd onderzocht of mannen met hun zang een signaal afgeven over hun motivationele status. Men heeft in eerdere publicaties voorgesteld dat er binnen individuen een grote variatie (m.a.w. flexibiliteit) is in voornamelijk de temporele zangstructuur die gerelateerd is aan de motivatie van een individu om te vechten. Agonistische motivationele status zou af kunnen

hangen van de intensiteit van territoriale interacties. De dichtheid van territoriale merels is in de stad meestal hoger dan in het bos (zie hoofdstuk 4). Dit betekent dat er verschillen kunnen zijn tussen habitats in het aantal territoriale interacties. Verschillen in dichtheden tussen habitats zouden zich daarom kunnen vertalen in zangverschillen tussen habitats via korte termijn veranderingen in plastische zangkenmerken die een signaal afgeven over de motivatie van individuen. Het achterliggende idee van ons afspeelexperiment was om de relatie tussen variatie in zang en bereidheid om te vechten te onderzoeken om zodoende beter te begrijpen wat de oorzaken zijn van zangdivergentie tussen habitats. Hierbij keken we specifiek naar de vragen of zangvariatie de reactie van een man op afgespeelde merelzang voorspelde en of er binnen individuen zangverschillen waren tussen de periodes direct voor en nadat zang werd afgespeeld.

De resultaten laten zien dat zangkenmerken van spontaan zingende territoriale mannen niet voorspelden of een individu agressief reageerde op afgespeelde merelzang. Uit de vergelijking van zang voor en na het afspelen bleek echter wel dat individuen die agressief reageerden de frequentie van de twitter verhoogden. Dit suggereert dat variatie in twitterfrequentie binnen een individu tot op zekere hoogte een reflectie is van de motivationele status. Dat er geen effect van pauzeduur en twitterproportie per liedje is gevonden in ons afspeelexperiment is in tegenspraak met eerder gepubliceerde onderzoeken. We bediscussiëren in dit hoofdstuk dat dit mogelijk te maken heeft met methodologische verschillen in de opzet van de afspeelexperimenten.

Ik heb in hoofdstuk 4 onderzocht of in de stad Leiden en het nabijgelegen bosgebied in Meijndel de zangvariatie tussen mannen overeenkomen met lokale omstandigheden aangaande de lawaainiveaus en territoriumdichtheden (m.a.w. het aantal zingende territoriale merelmannen in de buurt van de opgenomen zingende merelman). Zulke correlaties zouden aangeven dat korte termijn flexibiliteit binnen individuen de basis vormen voor zangdivergentie tussen populaties en dus niet vaststaande zangverschillen tussen stads- en bosmerels.

De resultaten bevestigen de zangverschillen tussen habitats zoals eerder gevonden in hoofdstuk 2. Stadsmerels zongen met een hogere frequentie van het motief- en twittergedeelte, hadden een grotere twitterproportie per liedje en langere pauzes tussen liedjes dan soortgenoten in het bos. Territoriumdichtheden waren het hoogst in de stad wat suggereert dat daar ook de hoogste niveaus aan vocale interacties waren tussen territoriale mannen. Op het niveau waarop individuen werden vergeleken, waren er geen correlaties tussen omgevingslawaai en de zangkenmerken. Temporele zangstructuur, maar niet de spectrale kenmerken, waren op dit niveau echter wel gecorreleerd met territoriumdichtheid en het seizoen (m.a.w. de kalenderdatum). De combinatie van de invloed van deze twee factoren lijkt voldoende om de temporele zangverschillen tussen habitats te verklaren. Deze bevindingen suggereren dus dat plastische korte termijn variatie in zangkenmerken een rol kunnen spelen bij habitatgerelateerde divergentie van zang. Daarnaast lijkt het erop alsof de divergentie in spectrale kenmerken tussen habitats niet of nauwelijks toe te schrijven is aan plastische zangkenmerken.

Ik vergeleek tenslotte in hoofdstuk 5 de morfologische kenmerken en genetische neutrale merkers tussen in het wild levende merels in twee stad-bosparen. Gepaarde

vergelijkingen binnen de stad-bosparen lieten zien dat er significante morfologische verschillen zijn. Merelmannen, en mogelijk ook de vrouwen, uit de stad waren zwaarder dan hun soortgenoten in het bos. Mannen in de stad hadden verder een kortere snavel en kortere poten dan bosmannen in één van de stad-bosparen, maar niet in het andere paar. Deze gegevens tonen aan dat morfologische differentiatie kan plaatsvinden op een zeer kleine geografische schaal van slechts enkele kilometers.

De analyse met microsattelieten liet zien dat alle vier de populaties genetisch van elkaar verschillen en dus ook de stads- en nabijgelegen bospopulaties binnen de paren. Dit geeft aan dat genetische differentiatie kan gebeuren op korte geografische afstanden. Bovendien kwam uit de genetische toewijzingstoetsen dat de onderzoekspopulaties van hetzelfde habitatype meer op elkaar lijken dan onderzoekspopulaties van een ander habitat. Hierbij was geen verschil in de genetische overeenkomsten tussen stads- en bospopulaties. Deze bevindingen suggereren dat habitat waarschijnlijk een belangrijke rol speelt in populatiedivergentie via habitatafhankelijke kolonisatie of habitatafhankelijke genetische uitwisseling tussen bestaande populaties.

## Synthese

### *Morfologische differentiatie*

Ik heb aangetoond dat er verscheidene morfologische verschillen bestaan tussen stads- en nabijgelegen bospopulaties. Dit illustreert dat er morfologische differentiatie kan zijn op korte geografische afstand. In een aantal eerdere onderzoeken is ook gekeken naar de invloed van stedelijk gebied op de morfologie van merels. Een evaluatie van de resultaten van die eerdere onderzoeken en die van mijzelf laat een interessant patroon zien: merels uit de stad hebben in vergelijking tot soortgenoten uit dichtbijgelegen niet-stedelijke gebieden bijna altijd kortere snavel, vaak langere vleugels en af en toe kleinere poten. Dit algemene patroon geldt niet voor alle stad-bosparen, omdat er een behoorlijk aantal gevallen zijn waarin één of meer kenmerken niet verschillen of zelfs verschillen in de tegenovergestelde richting. Dit zou een overblijfsel kunnen zijn van de eerste individuen die een populatie hebben gesticht als deze een afwijkende morfologie hadden. Het kan ook te maken hebben met verschillen tussen de locaties in bijvoorbeeld de microklimatologische omstandigheden, voedselaanbod en predatiedruk. De relatief consequente verschillen tussen stedelijk en niet-stedelijke populaties wijzen er desalniettemin op dat habitatafhankelijke selectiedrukken een drijvende kracht zijn achter een deel van de morfologische verschillen.

Morfologische verschillen kunnen theoretisch gezien voor zangdivergentie zorgen zoals aangetoond in Darwinvinken. In deze vogels zorgen fysieke beperkingen ervoor dat individuen met een grote snavel een relatief klein frequentiebereik hebben en een langzaam herhalings tempo van zangelementjes. Het lijkt echter onwaarschijnlijk dat morfologische divergentie de oorzaak is van de gevonden zangverschillen in onze onderzoekspopulaties. De richting van de akoestische divergentie was hetzelfde in alle drie de stad-bosparen in tegenstelling tot de gevonden verschillen in de snavellengte. Lichaamsgewicht vertoonde

een consistent patroon met stadsmerels die zwaarder waren dan soortgenoten in het bos. Lichaamsgrootte en frequentie zijn in veel dieren negatief met elkaar gecorreleerd door fysieke beperkingen van het stemorgaan. Als lichaamsgewicht een invloed zou hebben op zangkenmerken dan zou dit dus zorgen voor een verlaging van de frequentie in stadsmerels in plaats van de gevonden frequentieverhoging. Morfologische verschillen lijken dus geen invloed te hebben op de habitatafhankelijke zangverschillen tussen stads- en bospopulaties.

### *Genetische differentiatie*

Ik heb aangetoond dat er genetische verschillen zijn tussen de neutrale merkers van stads- en bospopulaties. Er zijn in vogels slechts enkele andere onderzoeken die genetische verschillen hebben gevonden tussen dichtbij elkaar gelegen gebieden. Dit komt waarschijnlijk mede doordat vogels in staat zijn om zich over grote afstanden te verplaatsen. Een experiment waarin kuikens van koolmezen (*Parus major*) werden omgewisseld tussen ouders uit twee gebieden, die kwalitatief verschilden en drie kilometer uit elkaar lagen, liet significante verschillen zien in de conditie en morfologie van de jonge vogels die uit het hoge of lage dichtheidsgebied kwamen. Dit resultaat werd geïnterpreteerd als bewijs voor genetische aanpassingen aan locale voedsel- en nestbeschikbaarheid op een kleine geografische schaal. Daarnaast heeft een onderzoek aan stedelijke en landelijke populaties van Mexicaanse roodmussen (*Carpodacus mexicanus*), die zes tot tien kilometer gescheiden waren, genetische divergentie in snavelvorm en neutrale merkers gevonden, die te verklaren zijn door habitatverschillen. Deze onderzoeken en ons eigen onderzoek laten dus zien dat genetische verschillen tussen nabijgelegen gebieden mogelijk is in vogels wanneer de locaties ecologisch genoeg van elkaar verschillen.

In ons onderzoek hadden individuen op basis van hun genetische kenmerken een grotere kans om toegewezen te worden aan een populatie met hetzelfde habitat als het thuishabitat van een individu dan aan een populatie met een ander habitat. Er waren geen verschillen tussen stads- en bosmerels in de waarschijnlijkheid dat individuen werden toegewezen aan het andere onderzoeksgebied van hetzelfde habitatype als hun eigen habitat. Een grootschalig onderzoek in Europa, met afstanden van gewoonlijk enkele honderden kilometers tussen stedelijke en niet-stedelijke gebieden, liet een beetje afwijkend patroon zien: landelijke populaties verschilden minder van elkaar dan stadspopulaties. Dit suggereert dat stadspopulaties vaak een landelijke locatie als bronpopulatie hebben. Deze resultaten werden geïnterpreteerd als ondersteuning voor een scenario waarin kolonisaties van steden heeft plaatsgevonden via onafhankelijke gebeurtenissen verspreid over Europa. Het is echter op korte afstanden waarschijnlijker dat stadsmerels nieuwe dichtbijgelegen steden hebben gekoloniseerd volgens een “kikkersprong-scenario”. Bovendien is er op een kleine afstand meer kans op habitatafhankelijke genetische uitwisseling na de kolonisatie van nieuwe gebieden. Dit wordt ondersteund door de bevinding in ons onderzoek met relatief kleine afstanden waarin stadspopulaties genetisch net zo op elkaar lijken als de bospopulaties. Habitatafhankelijke kolonisatie en habitatafhankelijke genetische uitwisseling tussen bestaande populaties lijken daarom populatiedivergentie te kunnen beïnvloeden wanneer locaties van hetzelfde habitatype dichtbij elkaar liggen.

*Zangplasticiteit beïnvloedt akoestische populatie divergentie*

De hoofdstukken over merelzang in dit proefschrift laten een aantal interessante en nieuwe bevindingen zien. Er is divergentie in verschillende zangkenmerken tussen stads- en bosmerels en daarbij lijkt habitatgerelateerde variatie in zowel antropogene lawaainiveaus als sociale omstandigheden een belangrijke rol te spelen.

Er is een aanzienlijke variatie binnen individuen in verscheidene kenmerken van merelzang. Deze variatie is gerelateerd aan de huidige locale omstandigheden waarin mannen zich bevinden. Mannen verhoogde hun twitterfrequentie wanneer zij agressief reageerden op afgespeelde zang waarmee een indringer werd gesimuleerd. Een toename van de territoriumdichtheid was gecorreleerd met een toename in twitterproportie en een afname in de pauzeduur tussen liedjes. Verder werden de twitterproporties en pauzes langer gedurende het broedseizoen. Deze resultaten zijn niet helemaal in overeenstemming met elkaar, omdat de temporele structuur niet was gerelateerd met de motivatie om te vechten in het afspeelexperiment en er was geen effect van territoriumdichtheid en datum op twitterfrequentie in de analyse waarin zangverschillen tussen territoriale mannen onderling werden vergeleken. De resultaten van het afspeelexperiment waarin we keken naar mogelijke verbanden tussen agressiviteit en de zang van individuen zijn ook niet gelijk met bevindingen in eerdere gepubliceerde onderzoeken. Deze suggereerde dat motivatie om te vechten de temporele zangstructuur beïnvloedt wat in overeenstemming is met de door ons gevonden correlaties tussen dichtheden en zang. Het lijkt er daarom op dat vooral de resultaten uit ons afspeelexperiment, over de vraag of zang motivatie reflecteert, niet congruent zijn met andere onderzoeken. Dit zou gerelateerd kunnen zijn aan experimentele verschillen in de opzet van de studies zoals het verzamelen van gegevens op iets andere momenten in het broedseizoen en het verschil tussen het testen of zangvariatie van territoriale mannen voorspelt hoe ze reageren tijdens een afspeelexperiment in plaats van het testen of de reactie van territoriale mannen afhangt van variatie in de afgespeelde zang.

Het is desalniettemin duidelijk dat zangvariatie gerelateerd aan sociale omstandigheden een invloed heeft op de zangdivergentie tussen stads- en bosmerels. Vooral de temporele divergentie tussen stads- en bosmannen lijkt primair het gevolg te zijn van korte termijn variatie binnen individuen die samenhangt met habitatafhankelijke verschillen in territoriumdichtheid en verschuivingen gedurende het seizoen. Dit is een belangrijke bevinding met algemene implicaties voor onderzoek naar de rol van signaaldivergentie in differentiatie tussen populaties. Het betekent dat het niet voor alle signalen die consequent variëren tussen habitats even waarschijnlijk is dat ze een effect hebben op de genetische uitwisseling tussen populaties (Figuur 1.3). Signalen die verschillen tussen habitats door plastische korte termijn variatie zijn bijvoorbeeld minder geschikt als een signaal in partnerkeuze voor locale ecologische aangepastheid. Dit geldt niet alleen voor akoestische signalen in vogels, maar zou ook van toepassing kunnen zijn in meer taxonomische groepen zoals kikkers en primaten.

Hetzelfde idee kan gelden voor andere typen signalen, zoals visuele en olfactorische kenmerken, wanneer deze snel veranderbaar zijn en samenhangen met locale omstandigheden, die consequent verschillen tussen habitats. Er zijn echter naar mijn weten tot op heden geen

onderzoeken die hier naar hebben gekeken. Meer onderzoek naar plasticiteit van signalen binnen individuen is nodig om beter te begrijpen wat de impact van signaaldivergentie op het populatieniveau is voor het al dan niet vermengen van populaties en (onder)soorten.

#### *Habitatafhankelijke divergentie in zang en reactie op zang*

Motieffrequentie is een zangkenmerk dat consequent verschilde tussen de gemeten stads- en bospopulaties. De motieffrequentie is hoogstwaarschijnlijk onafhankelijk van sociale context, omdat het geen relatie heeft met territorium dichtheid en het moment in het seizoen. Ook varieert de motieffrequentie niet met de kans dat een individu agressief reageert en verandert het niet tijdens een agressieve reactie. Antropogeen lawaai is de meest waarschijnlijk selectiedruk die zorgt voor een toename van de motieffrequentie bij merels in de stad. In het algemeen is het achtergrondlawaai in de lage frequenties veel luider in steden dan in bossen. Het antropogene lawaai is in hetzelfde frequentiebereik als het motieffrequentie. Een verhoging in frequentie in stedelijke omgevingen leidt dus tot een verbetering van de ratio tussen zang en achtergrondlawaai waardoor de hoorbaarheid verbetert.

Er is in merels in tegenstelling tot verscheidene andere vogelsoorten geen correlatie gevonden tussen frequentiegebruik en antropogene lawaainiveaus op het individuele niveau. Dit suggereert dat er soortspecifieke verklaringen nodig zijn voor lawaaiafhankelijke akoestische divergentie op het individuele niveau. Bij deze verklaringen moet gedacht worden aan verschillen tussen soorten in hoe en wanneer ze zang leren en soortspecifieke verschillen in zangstijl die de directe bruikbaarheid van akoustische- en sociale feedback beïnvloedt. Het is daarom de moeite waard om meer taxonomische groepen te bestuderen om een beter begrip te krijgen van lawaaiafhankelijke akoestische variatie.

Het afspeelexperiment waarin we keken naar het effect van de frequentie van het motief en de herkomst van zang leverende een interessant patroon op. Slechts enkele eerdere studies hebben via afspeelexperimenten bewijs geleverd dat door ecologische selectiedrukken gedivergeerde zangkenmerken een invloed hebben op de reactie van vogels. De relevantie van de herkomst van zang is aangetoond in verscheidene soorten: individuen reageren gewoonlijk sterker op lokale zang dan op niet-lokale zang. In mijn afspeelexperiment is het de eerste keer ooit dat zowel de invloed van een gedivergeerd ecologisch zangkenmerk als de herkomst van zang simultaan werden getoetst en de resultaten laten zien dat beide belangrijk zijn. Territoriale merelmannen merken verschillen in motieffrequentie op, want stadsmerels reageren sterker op hoge motieffrequenties terwijl bosmerels juist sterker reageren op lage motieffrequenties. Merelmannen maken ook een onderscheid tussen lokale en niet-lokale zang aangezien ze het meest reageren op liedjes die uit hun eigen populatie afkomstig zijn. Zowel de motieffrequentie als de herkomst van zang kan een effect hebben op waar individuen zich voortplanten. De afkomst van een man kan namelijk invloed hebben op hoe gemakkelijk hij een territorium kan krijgen en verdedigen in een bepaald habitat. Verder zouden vrouwtjes eventueel een voorkeur kunnen hebben om te paren met individuen die uit hetzelfde habitat komen als zijzelf. Dit betekent dat de motieffrequentie en herkomst van zang mogelijk een effect hebben op de genetische uitwisseling tussen habitats. Stedelijk habitat is op een evolutionaire tijdschaal

gezien zeer nieuw en de habitatafhankelijke divergentie in zang en reactie op die zang in merels suggereert daarom dat habitatafhankelijke signaaldivergentie snel kan ontwikkelen en dat het potentieel al een rol kan spelen in de eerste fases van populatiedifferentiatie.

#### *Slotconclusies en toekomstig onderzoek*

Het is duidelijk dat de relatief recente kolonisatie van stedelijke gebieden door merels snel heeft geresulteerd in evolutionaire veranderingen die zorgen voor habitatafhankelijke verschillen. Dit is niet alleen in ecologische kenmerken zoals de morfologie, maar ook in de zang wat een belangrijk sexueel kenmerk is in merels. Zoals hierboven is bediscussieerd, leiden waarschijnlijk niet alle gedivergeerde zangkenmerken tot een habitatafhankelijke reactie op zang. Desalniettemin is het duidelijk dat divergentie van tenminste één zangkenmerk, de motieffrequentie, al heeft geleid tot een habitatafhankelijk verschil in reactie tussen stads- en bosmerelmannen. Dit laat zien dat ook habitatafhankelijke reacties op zang zeer snel kunnen evolueren. Daarnaast lijkt het erop dat merels in steden en bossen zich tegenwoordig niet meer zonder beperkingen vermengen ondanks dat deze gebieden vaak direct naast elkaar liggen. Dit is een indicatie dat er een habitatafhankelijke vermindering is in de genetische uitwisseling tussen stads- en bospopulaties.

De snelle differentiatie van merels in Europese steden en bossen maakt het dus een zeer geschikte modelsoort om processen te bestuderen die betrokken zijn bij de eerste stappen van populatiedivergentie en soortsvorming. Het zou bijvoorbeeld de moeite waard zijn om een gedetailleerder beeld te krijgen van de gevolgen van zangdivergentie op het voortplantingssucces van individuen. Een relatief eenvoudige manier om dit te doen zou zijn door het voortplantingssucces in steden en bossen te vergelijken tussen individuen met typische zang uit steden en bossen. Daarnaast kan een afspeelexperiment met vrouwtjes in het lab uitgevoerd worden om te verifiëren of het gevonden effect van habitatafhankelijke zangdivergentie op reacties van mannen ook aanwezig is in vrouwtjes. Dit is belangrijk, want hoewel reacties van mannen inzicht geven in waar mannen zich mogelijk het beste kunnen vestigen, spelen de partnerkeuzes van vrouwen een cruciale rol in de patronen van genetische uitwisseling tussen groepen individuen. Een ander interessant experiment is om jonge merelmannen, die aan het leren zijn om te zingen, bloot te stellen aan verschillende lawaaiomstandigheden en aan variatie in merelzang. Een dergelijk experiment kan bijdragen aan het begrijpen van de mechanismes die ten grondslag liggen aan lawaaiafhankelijke zangdivergentie. Verder zou de relevantie van omgevings- en genetische factoren in de divergentie van ecologische kenmerken bestudeerd kunnen worden door stads- en bosmerels met elkaar te kruisen.

Het is belangrijk om te realiseren dat de gesuggereerde studies niet alleen kunnen zorgen voor fundamenteel wetenschappelijk inzicht, maar dat ze ook implicaties kunnen hebben voor natuurbeschermingsbeleid. Het onderzoek kan inzicht geven in de dynamica tussen stedelijke gebieden en niet-stedelijke gebieden. Ook kunnen wetenschappelijke resultaten gebruikt worden om te evalueren waarom en hoe sommige soorten zo succesvol omgaan met de nieuwe stedelijke omstandigheden terwijl andere soorten dat niet doen

en daardoor verdwijnen. Zulke kennis is noodzakelijk om in te schatten wat de gevolgen van de enorme wereldwijde uitbreiding van stedelijke gebieden zijn op de biodiversiteit. Wetenschappelijk onderzoek kan dus een belangrijke bijdrage leveren bij het ontwikkelen van effectieve maatregelen voor het beschermen van de natuur.

