

Themadag "Functionele betekenis van kleuren en structuren bij vogels"

Op zaterdag 12 februari 1994 organiseerde de NOU in samenwerking met de Sectie Ethologie van het Instituut voor Evolutionaire en Ecologische Wetenschappen van de Rijksuniversiteit Leiden een themadag in het Zoologisch Laboratorium in Leiden. De dag werd ingeleid door Prof. Dr. C. J. ten Cate die ook zorg droeg voor de samenvattingen van de lezingen die hier volgen.

Sexual selection in birds

MARION PETRIE

Many of the bright extravagant ornaments we see in birds are thought to have evolved through sexual selection. Sexual selection can occur in two different ways. Either males gain advantage through signalling their competitive ability because by doing so they reduce the costs of aggressive interaction with other males, or males gain an advantage through advertising their quality to potential mates because by so doing they increase the chance that females will choose to mate with them. The importance of female choice for elaborate male morphology has been shown both observationally and experimentally. But why have females evolved mate preferences and how are these maintained in present populations? Females can gain directly from choosing males or they can gain benefits for their offspring, and evidence now exists for both sorts of benefit. But how could a signal evolve in males to be an honest indicator of mate quality? Theoretically, sexual signals could act as handicaps so that only the highest quality males can afford the costs of developing or carrying the signal. Empirical work on peafowl illustrates these points.

Literatuur

- PETRIE M. 1992. Peacocks with low mating success are more likely to suffer predation. *Anim. Beh.* 44: 585-586.
- 1993. Do peacock trains advertise age? *J. Evol. Biol.* 6: 443-448.
- PETRIE M., HALL M., HALLIDAY T., BUDGEY H. & PIERPONT C. 1992. Multiple mating in a lekking bird: why do peahens mate with more than one male and with the same male more than once? *Behav. Ecol. & Sociobiol.* 31: 349-358.
- PETRIE M. & HALLIDAY T. in prep. Experimental and natural changes in the peacock's train affect mating success. Submitted to *Behav. Ecol. Sociobiol.*
- PETRIE M., HALLIDAY T. R. & SANDERS C. 1991. Peahens prefer peacocks with elaborate trains. *Anim. Behav.* 41: 323-331.
- PETRIE M. & WILLIAMS A. 1993. Peahens lay more eggs for peacocks with larger trains. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 251: 127-131.

De ontwikkeling van partnervoorkeur in evolutionair perspectief

CAREL TEN CATE

Er zijn goede redenen voor vogels om niet zomaar een partner te nemen, maar hierbij selectief te zijn. Dit betekent dat sommige individuen aantrekkelijker als partner zullen zijn dan andere. Aantrekkelijkheid blijkt in elk geval voor een deel op het uiterlijk gebaseerd te zijn: langere staarten, mooiere veren, etc.. De vraag is hoe vogels de kennis verwerven waarop ze hun voorkeur baseren.

Konrad Lorenz liet zien dat jonge nestvliedende vogels die bij pleegouders van een andere soort opgroeien daar sterk aan gehecht kunnen raken en op volwassen leeftijd ook hun seksuele gedrag op de pleegoudersoort richten. De partnervoorkeur wordt op jonge leeftijd vastgelegd en kan later maar in beperkte mate veranderen. Dit leerproces, bekend als "sexuele imprinting", blijkt bij veel meer vogelgroepen voor te komen dan in het verleden werd gedacht (ten Cate *et al.* 1993, zie tabel 1). Het leerproces treedt bij beide sexen op, hoewel dat niet altijd uit de uiteindelijke paarvorming blijkt (ten Cate 1985). Lange tijd werd gedacht dat de meest geprefereerde partner degene zou zijn die het meest lijkt op het individu waarvan het uiterlijk als "imprintings-stimulus" diende. In dit geval zou verdere evolutie van het venkleed niet mogelijk zijn. Het lijkt er echter op dat de voorkeur systematisch iets ten opzichte van de oorspronkelijke stimulus verschoven is. Hierdoor wordt een specifiek deel van de populatie als partner geprefereerd.

Tabel 1. Het voorkomen van seksuele imprinting bij vogels. De tabel is gebaseerd op literatuurgegevens waaruit blijkt dat opgroeiomstandigheden van individuen van een soort de latere partnerkeuze hebben beïnvloed. Hoewel de tabel slechts 1% van alle soorten betreft, blijkt dat imprinting voorkomt in ten minste 22% van alle vogelfamilies en in ten minste 15 van de 27 ordes (55%). Hiermee lijkt het onder vogels eerder regel dan uitzondering te zijn.

Ordes in orde	Aantal soorten	Aantal families	Totaal families
Casuariiformes	1	1	2
Tinamiformes	1	1	1
Sphenisciformes	3	1	1
Ciconiiformes	3	2	6
Anseriformes	12	1	2
Falconiformes	7	3	5
Galliformes	9	2	3
Gruiformes	6	4	12
Charadriiformes	5	2	16
Columbiformes	9	1	2
Psittaciformes	8	2	3
Cuculiformes	1	1	3
Strigiformes	2	2	2
Coraciiformes	2	2	10
Passeriformes	24	7	74

Door een koppeling van het leerproces (inprinting) aan een voorkeur voor het, sterker dan in de oorspronkelijke stimulus, aanwezig zijn van een bepaald kenmerk ontstaat een partnervoorkeur die kan leiden tot een stapsgewijze evolutionaire verandering in het uiterlijk van vogels (ten Cate & Bateson 1988).

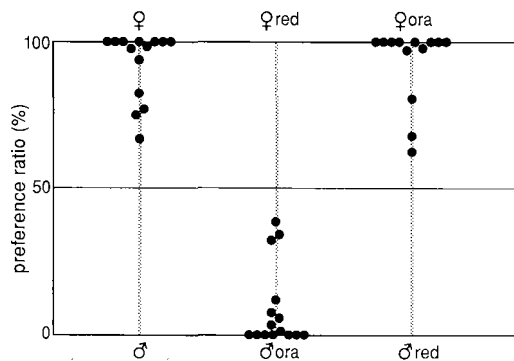
Literatuur

- TEN CATE C. 1985. On sex differences in sexual imprinting. *Anim. Behav.* 33: 1310-1317.
 TEN CATE C. & BATESON P. 1988. Sexual selection: the evolution of conspicuous characteristics in birds by means of imprinting. *Evolution* 42: 1355-1358.
 TEN CATE C., VOS D. R. & MANN N. 1993. Sexual imprinting and song learning; two of one kind? *Neth. J. Zool.* 43: 34-45.

Sexeherkenning: Jong geleerd oud gekozen

DAVE R. VOS

Sexuele imprinting wordt meestal gezien als een proces dat leidt tot soortsherkenning (bijv. ten Cate 1984). Uit recent onderzoek blijkt echter dat bij de Zebra vink, een soort waarbij de sexen in uiterlijk verschillen, vroege ervaring met beide ouders, mannetjes in staat stelt om op volwassen leeftijd de sexen te onderscheiden (Vos *et al.* 1993, Vos in press.). Daarbij valt op dat zebra vink-mannetjes niet alleen een seksuele voorkeur ontwikkelen voor soortgenoten (vrouwtjes en mannetjes), die lijken op hun moeder, maar tegelijkertijd een seksuele 'afkeer' van soortgenoten, die lijken op hun vader. Zelfs mannetjes die opgroeien bij witte ouders, waarbij de seksuele dimorfie is gereduceerd tot een klein verschil in snavelkleur (♀ oranje, ♂ rood), zijn later in staat de sexen te onderscheiden (zie figuur 1). Uit een experiment waarbij zebra vink-mannetjes opgroeiden bij witte ouders waarvan de snavel van de moeder rood en die van de vader oranje (omgekeerd aan de natuurlijke situatie) geverfd was, blijkt dat zebra vink-mannetjes in dat geval een voorkeur ontwikkelen voor soortgenoten met rode snavels.



Figuur 1. Preferentie ratio's (%) van mannetjes opgegroeid bij witte zebra vink-ouders in drie twee-keuze testen met witte keuze-vogels waarvan de snavels in de eerste test niet en in de tweede (♂ rood, ♀ oranje) en derde (♂ oranje, ♀ rood) testen wel geverfd waren (Vos in press.).

vels. Bovendien werd de sterkste respons gemeten bij soortgenoten waarvan de snavel roder was dan die van de moeder. Er lijkt dus verschuiving op te treden in de voorkeur van de positieve stimulus (moeder = rood) in de richting tegenovergesteld aan de negatieve stimulus (vader = oranje). Een soortgelijk fenomeen wordt ook waargenomen bij conventioneel discriminatie leren en staat bekend als *peakshift* (Hanson 1959). In de context van seksuele imprinting zou *peakshift* kunnen leiden tot een voorkeur voor 'supernormale' kenmerken, en zodoende een drijvende kracht kunnen zijn achter het proces van seksuele selectie (Weary *et al.* 1993).

Literatuur

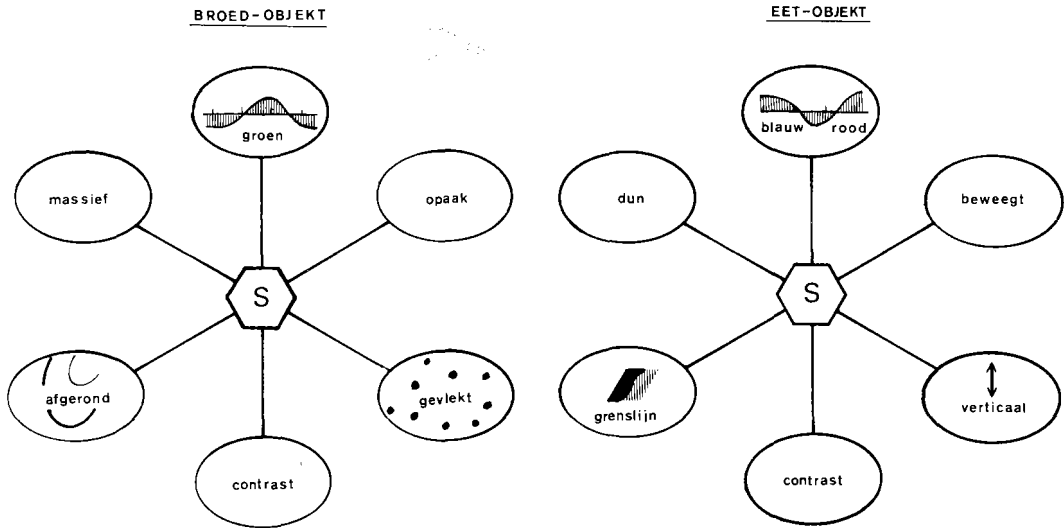
- TEN CATE C. 1984. On the ontogeny of species recognition in Zebra Finches. Dissertatie R.U. Groningen.
 HANSON H. M. 1959. Effects of discrimination training on stimulus generalization. *J. Exp. Psychol.* 58: 321-334.
 VOS D. R., PRUIS J. & TEN CATE C. 1993. Sexual imprinting in Zebra Finch males: A differential effect of successive and simultaneous experience with two colour morphs. *Behaviour* 126: 137-154.
 VOS D. R. in press. Sex recognition in Zebra Finch males results from early experience. *Behaviour*.
 WEARY D. M., GUILFORD T. C. & WEISMAN R. G. 1993. A product of discriminative learning may lead to female preferences for elaborate males. *Evolution* 47: 333-336.

De rol van kleuren en patronen in het proces waarop bij meeuwen het herkennen van de eieren berust

G. P. BAERENDS

Het Groninger veldonderzoek naar eiherkenning bij Zilvermeeuwen werd geïnspireerd door de hypothese van Lorenz, nl. dat dieren vitale objecten in hun omgeving veelal herkennen middels een, zonder ervaring met dat object aanwezige, gevoeligheid voor enkele saillante kenmerken ervan (sleutelprykkels). Het onderzoek had tot doel deze hypothese te verifiëren en verder uit te werken, voortbouwend op pionierproeven van Niko Tinbergen en zijn medewerkers.

In proeven waarbij van houten kunstieren verschillende kenmerken werden gevarieerd, bleken een helder-groene grondkleur en de aanwezigheid van vlekken van grote betekenis voor het aanvaarden van een kunsteei als broedobject. Kunstieren kleiner dan normale eieren werden in het algemeen niet, grotere eieren daarentegen veelal met graagte aanvaard. Die voorkeuren wijzigden zich niet bij meeuwen, die wekenlang andersgekleurde of ongespikkelde kunstieren hadden bebroed. Werden echter kunstieren ter predatie aangeboden, dan scoorde groen het laagst van alle kleuren en rood het hoogst, direct gevolgd door blauw en door natuurlijk gekleurde eieren. Deze verschillen en hun relatie tot de interne toestand (gerichtheid) van de meeuw leidde tot een hypothese over de werkwijze van het mechanisme waarop predispositie van een dier voor bepaalde kenmerken zou kunnen berusten (zie figuur 2). Met die hypothese kan ook de herhaaldelijk geconstateerde voorkeur worden verklaard voor objecten waarin waardevolle kenmerken zijn overdreven (supernormaliteitseffect). De



Figuur 2. Schematische voorstelling van het mechanisme waarmee door een nog onervaren dier een voor hem vitaal soort objecten visueel zou kunnen worden 'herkend' (gedetermineerd). Een "selector" (S) is enerzijds verbonden gedacht met het centrale zenuwstelsel en anderzijds met bepaalde elementen (detectoren) in de retina. De set detectoren is voor verschillende categorieën van objecten anders. Zo is bijvoorbeeld bij activatie van de broeddrang de selector ingeschakeld, die o.a. met detectoren voor groen licht verbonden is, terwijl tijdens voedselzoeken een selector verbonden met een detector voor rode en blauwe gebieden uit het spectrum prevaleert (naar Baerends 1982).

meeuwen bleken echter ook in staat door leren een veel detailrijker beeld van hun eieren op te kunnen bouwen. Het opdoen van deze kennis lijkt door de predisposities te worden gestuurd. De uiteindelijke beslissing van de meeuw over het accepteren van een object bleek op de geïntegreerde waarden van predispositie en geleerde kennis te berusten. De mate waarin daartoe beide kennisbronnen bijdragen varieert met de interne toestand (stemming, geactiveerd gedragssysteem) op het moment dat de vogel de beslissing neemt. Als hij relatief bang is prevaleert de geleerde kennis, bij vlotte beslissingen domineren de predisposities (Baerends & Drent 1982). De hypothese lijkt algemeen toepasbaar op de objectherkenning van vertebraten (Baerends 1985). Waarschijnlijk beslist onder natuurlijke omstandigheden een vertebraat nooit op de predispositie alleen, maar op een combinatie uit beide kennisbronnen. Men kan de predisposities toch onderzoeken doordat herhaalde modelproeven en het voorbereiden van de proefdieren de waarde van hun geleerde kennis sterk reduceren.

Literatuur

- BAERENDS G. P. 1985. Do dummy experiments with sticklebacks support the I.R.M.-concept? *Behaviour* 93: 258-277.
- BAERENDS G. P. & DRENT R. H. (eds.) 1982. The Her-ring Gull and its egg. Part II, *Behaviour* 82.

Microscopische veerstructuren: diagnostische, fylogenetische en functionele betekenis

KARIN PERREMANS

In deze studie werd onderzocht of de microstructuren

die voorkomen op verschillende oppervlakken van een vogelveer soortteigen zijn en of deze structuren bruikbaar zijn voor het opsporen van verwantschappen. Eveneens werden een aantal hypothesen, betreffende de functionele betekenis van deze microstructuren, aan een nader onderzoek onderworpen.

De microscopische veerstructuren, die voorkomen op de oppervlakken van schacht, baarden en baardjes, werden bestudeerd met behulp van een rasterelektronenmicroscop. Een grote variëteit aan microstructuren werd ontdekt: micropapillen verschillend van vorm, lengte en aantal; vezels die variëren van relatief glad, fijn gevezeld, ruw gevezeld tot zeer ruw gevezeld; uitpuilende of gladde celwanden; zes verschillende types putjes en vijf verschillende types celgrenzen. Met behulp van DELTA (DEscriptive Language for TAXonomy) werd een determinatiesleutel ontwikkeld voor 224 van de 251 bestudeerde vogelsoorten.

Uit deze studie kan worden geconcludeerd dat, althans voor wat betreft de negende handpen bij de bestudeerde vogelsoorten, de microscopische veerstructuur voor bijna alle onderzochte soorten verschilt en dat de gevonden kenmerken een grote diagnostische waarde bezitten. De resultaten van dit rasterelektronenmicroscopisch onderzoek werden dan ook aangewend om veerresten, afkomstig van botsingen tussen vogels en vliegtuigen en van archeologische opgravingen, te identificeren.

In een tweede gedeelte van het onderzoek werd nagegaan of de microstructuren van waarde zijn bij het opsporen van verwantschap tussen soorten. Dit bleek niet het geval te zijn; binnen veel traditioneel erkende vogelfamilies en -genera komen grote verschillen voor in de morfologie van deze structuren.

Wat de functionele betekenis van de microstructuren betreft, werden door ons een aantal hypothesen geformuleerd en besproken. We vermoeden dat ze geen rol spelen bij isolatie, vliegen of kleurvorming en dat ze in vele gevallen eerder nadelig (goede verankeringsplaats

voor bacteriën, parasieten en micropartikels) zijn voor de betrokken vogel. Hun exacte functionele betekenis blijft voorlopig een vraagteken.

De klassieke studie van J. S. Huxley (1914) over het gedrag van de Fuut, bekeken door een moderne bril

A. M. VAN DER POEL

In het voorjaar van 1910 was de jonge zoöloog Julian Huxley in de gelegenheid gedurende een 14-daagse vakantie het baltsgedrag van de Fuut te observeren. Vier jaar later leidde dat tot zijn beroemde publikatie in de *Proceedings van de Zoological Society* (Huxley 1914). Deze publikatie wordt nu tot de klassieken van de ethologische literatuur gerekend, omdat Huxley in deze publikatie 20-25 jaar voor de feitelijke geboorte van de ethologie als zelfstandige wetenschap vele van de door de grondleggers van de ethologie expliciet gemaakte methodologische principes en gedachtengangen reeds toepaste. "Structure first, function afterwards". Dus eerst een zeer nauwkeurige en gedetailleerde beschrijving van gedrag in termen van (sequenties van) bewegingen en houdingen van lichaam *c.q.* lichaamsdelen, daarna pas de interpretatie van gedrag, waarbij hij causale en functionele analyses koppelde aan evolutionaire beschouwingen.

De periode waarin Huxley gegevens heeft kunnen verzamelen, was zeer kort. Tezamen met de door hem in zijn publikatie verwerkte waarnemingen van Selous stelde hem dat toch in staat een verrassend compleet beeld van het balts- en paarvormingsgedrag van de Fuut te schetsen. Toch is het grote belang van deze publikatie meer gelegen in het feit dat Huxley al drie van de vier, later door Tinbergen expliciet geformuleerde, basale vragen van de ethologie, namelijk de vragen waarom, waartoe en hoe in de evolutie ontstaan, aan de orde stelde.

Huxley vestigde er de aandacht op dat bij de Fuut beide sexen identieke secundaire geslachtskenmerken dragen en een identiek symmetrisch of tussen partners volledig uitwisselbaar balts- en paringsgedrag vertonen. Om de evolutionaire ontstaansgeschiedenis van klee en gedrag te kunnen begrijpen stelde hij naast de door Darwin geïntroduceerde processen van natuurlijke en seksuele selectie, het begrip "dubbele of wederzijdse seksuele selectie" voor.

Gezien door een moderne bril zijn bij de beschouwingen van Huxley wel enige kanttekeningen te plaatsen. Allereerst wordt het dragen van een uniform prachtklee niet (meer) gezien als een secundair geslachtskenmerk. Per definitie zijn secundaire geslachtskenmerken immers geslachtsgebonden. Ten tweede hoort de Fuut tot die soorten waarbij beide sexen ieder een gelijkwaardig en essentieel aandeel hebben in een langdurige periode van broedzorg. Daarom zal men hedentendage, om het ontstaan en het handhaven van het uniforme balts- en paringsgedrag te begrijpen, in de beschouwing betrekken dat beide geslachten er een even groot belang bij hebben tijdens de baltsperiode vast te stellen dat de partner ook werkelijk in staat zal zijn zijn/haar aandeel in de latere broedzorg te leveren. Dat betekent bijvoorbeeld dat mogelijk het handicap-principe (zie samenvatting Petrie) bij dergelijke soorten niet alleen voor het mannetje maar evenzeer voor het vrouwtje zal gelden. Het is in dit verband opmerkelijk dat bij veel futensoorten in de balts wederzijdse, fysieke (soms letterlijke!) hoogstandjes zijn ingebouwd. De pinguïns van de Fuut en de Noord-Amerikaanse Western Grebe *Aechmophorus* en de spectaculaire waterraces van de Kuifduiker, de Geoorde Fuut en *Aechmophorus* zijn hiervan typische voorbeelden. Onderzoek of dergelijke fysieke topprestaties inderdaad als wederzijdse handicaps werken, moet echter nog plaatsvinden.

Literatuur

HUXLEY J. S. 1914. The courtship-habits of the Great Crested Grebe (*Podiceps cristatus*); with an addition to the theory of sexual selection. *Proc. Zool. Soc. London* 35: 491-562.

G. P. Baerends, D. R. Vos. *Vakgroep Gedragsbiologie, R.U. Groningen, Postbus 14, 9750 AA Haren*

K. Perremans, *Laboratorium voor Systematiek en Ecologie, Zoologisch Instituut, K.U. Leuven, Naamsestraat 59, B-3000 Leuven, België*

M. Petrie, *Department of Zoology, University of Oxford, South Parks Road, Oxford OX1 3PS, UK*

A. M. van der Poel, *Bührmannlaan 54, 1381 GM Weesp C. ten Cate, Sectie Ethologie, EEW, RU Leiden, Postbus 9516, 2300 RA Leiden*