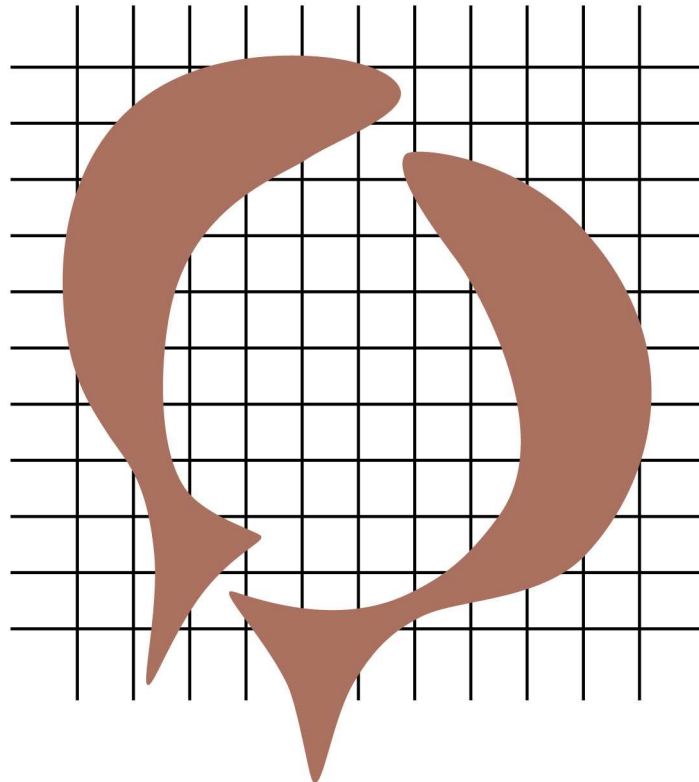


NVG NIEUWSBRIEF  
zeventiende jaargang no. 1, mei 2008

*Nederlandse Vereniging voor*  
**Gedragsbiologie**



**Inhoud:**

Nieuwe website.....	2
NVG PhD-workshop .....	3
Annual meeting 26-28 November 2008 in Dalfsen .....	3
Overige nieuwsberichten .....	4
Congressen en andere bijeenkomsten .....	5
Promoties .....	6
Proefschriftsamenvattingen	
- Machteld Verzijden .....	7
- Cas Eikenaar .....	8
- Marie-Jeanne Holveck .....	11
- Pavlova Denitza.....	14

## DE NEDERLANDSE VERENIGING VOOR GEDRAGSBIOLOGIE

De Nederlandse Vereniging voor Gedragsbiologie (NVG) stelt zich ten doel de gedragsbiologie in Nederland te bevorderen. Daartoe organiseert zij symposia en discussies, en geeft zij deze nieuwsbrief uit.

### Bestuur

Prof. Dr. Carel ten Cate (voorzitter)  
Dr. Niels Dingemane (nieuwsbrief, website)  
Prof. Dr. Marcel Eens (België)  
Dr. Bart Houx (penningmeester)  
Dr. Joris Koene (Dalfsen, website)  
Dr. Bas Rodenburg (secretaris)  
Dr. Liesbeth Sterck (internationale zaken)

### Informatie

Informatie over de NVG kan gevonden worden op de website:  
<http://www.gedragsbiologie.nl>

of kan worden ingewonnen bij de voorzitter Prof. C. ten Cate, e-mail: [c.j.ten.cate@biology.leidenuniv.nl](mailto:c.j.ten.cate@biology.leidenuniv.nl)

### Lidmaatschap

U kunt zich opgeven als lid bij onze secretaris Dr. Bas Rodenburg:

e-mail: [bas.rodenburg@wur.nl](mailto:bas.rodenburg@wur.nl)

of via de bovengenoemde website.

De contributie bedraagt € 22,- per jaar voor studenten, promovendi (AIO/OIO) en werkzoekenden. Voor anderen € 27,- per jaar.

### Kopij voor de nieuwsbrief

U kunt kopij voor de nieuwsbrief sturen aan Dr. Niels Dingemane:

e-mail: [n.j.dingemane@rug.nl](mailto:n.j.dingemane@rug.nl)

## Redactioneel voorwoord

Voor U ligt NVG Nieuwsbrief nummer 1 van de zeventiende jaargang. Het nummer bevat aandacht voor de NVG-workshop en de jaarlijkse NVG-meeting in november 2008, en andere nieuws-items zoals de gebruikelijke aankondingen van congressen en samenvattingen van proefschriften.

Niels Dingemane

## Nieuwe website: [www.gedragsbiologie.nl](http://www.gedragsbiologie.nl)

Zoals U hierboven wellicht al is opgevallen, heeft de NVG de website van een nieuwe domeinnaam en layout voorzien. Kijkt allen op <http://www.gedragsbiologie.nl> (dus i.p.v. .org) voor de eerste versie die in de loop van het jaar uitgebreid zal worden.

Joris Koene & Niels Dingemane

---

## NVG PhD-workshop

**Wednesday 26 November 2008**

*Location:*

11h00 – 17h00, conference centre “Mooirivier” in Dalfsen (formerly called “De Bron”, <http://www.mooirivier.nl>), preceding our annual NVG meeting in Dalfsen.

*Why again?*

Last year’s participants experienced the first NVG PhD-workshop as a lively and educative day full of discussions. Both the PhD students delivering talks and the audience felt it was a fruitful day that deserved a succession in 2008. We therefore decided to also organise this workshop in 2008.

*Organisation:*

The NVG PhD-workshop 2008 will be organised by Liesbeth Sterck. PhD students can sign up in September 2008, when registrations for the NVG meeting can also be made.

*Goal of the NVG PhD-workshop:*  
Facilitating discussion among PhD students working in the field of

behavioural biology, especially about their own research.

*Form:*

Eight PhD students present (a part of) their research plans in 10 minutes. We aim at PhD students who are in the first or second year of their PhD research. Other PhD students present at the meeting, three senior researchers, and the keynote speaker will then discuss these plans (20 minutes). Possible topics for discussion are: “*What is the importance of the research question?*”, “*What determined the choice of model species?*”, “*Why this approach?*”, et cetera.

*Keynote speaker in 2008*

The keynote speaker of the annual NVG-meeting Prof. dr. Innes Cuthill (see meeting announcement below) will give a presentation that aims at promoting discussions among PhD students.

Liesbeth Sterck (PhD workshop)  
030-2535405, [e.h.m.sterck@bio.uu.nl](mailto:e.h.m.sterck@bio.uu.nl)

---

## Annual meeting 26-28 November 2008 in Dalfsen

Dear members,

This year’s annual scientific and general meeting of the NVG will again be held at the conference centre “Mooirivier” in Dalfsen (formerly called “De Bron”, <http://www.mooirivier.nl>). The meeting will officially start with a dinner on Wednesday 26 November at 18h00 followed by the first keynote lecture and will run until 15h30 on Friday 28 November. As usual, the meeting will be in English. The scientific programme will comprise two evening keynote lectures by prominent international scientists, contributed oral and poster presentations and the annual general meeting. The meeting ends with the

awarding of the poster prizes by the president of the society.

One of this year’s keynote speakers will be Prof. **Innes C. Cuthill** from the University of Bristol in the UK (<http://www.bio.bris.ac.uk/people/staff.cfm?key=26>).

He performs groundbreaking research at the interface between ‘classical’ behavioural ecology and disciplines such as physiology and psychology. Among many topics, he works on animal colouration and its detection, both in the context of natural selection (camouflage) and sexual selection (attractiveness). The proximate and ultimate questions that he addresses are predominantly tested in birds.

The other keynote speaker will be Prof. **Per Jensen** from Linköping University ([http://cms.ifm.liu.se/biology/zoology/applied\\_ethology](http://cms.ifm.liu.se/biology/zoology/applied_ethology)) in Sweden. He is well-known for his research in applied ethology and the title of his presentation will be "Behaviour genetics of domestication - mechanisms for evolutionary rapid adaptation". This clearly indicates that he integrates molecular genetics and behavioural biology to investigate the genetic basis for selection responses in animal behaviour. Next to chicken, he also investigates wild boars, domestic pigs, cattle, and dogs.

After the successful workshop of last year, the meeting will again be preceded by a *PhD workshop* taking place on Wednesday 26 November between 11h00 and 17h00. The aim is to promote discussion between PhDs in behavioural biology. Especially starting PhDs are encouraged to present their research plans, which will subsequently

be discussed with the attending PhDs as well as several senior scientists. This meeting will also feature a lecture by Innes Cuthill, who will be present throughout the workshop.

Registration will start in September 2008. For further information see the NEW website (<http://www.gedragsbiologie.nl>) of the society or contact:

Joris Koene (general organisation)  
020-5987095, [joris.koene@falw.vu.nl](mailto:joris.koene@falw.vu.nl)

Liesbeth Sterck (PhD workshop)  
030-2535405, [e.h.m.sterck@bio.uu.nl](mailto:e.h.m.sterck@bio.uu.nl)

Bart Houx (financial issues)  
030-2534868 (2615), [b.houx@uu.nl](mailto:b.houx@uu.nl)

We hope to see you all in Dalfsen!

Joris Koene (on behalf of the NVG board)

---

## Overige nieuwsberichten

Deze rubriek is sterk afhankelijk van uw medewerking. Heeft U interessant nieuws voor de leden van de NVG? Mail het dan naar Niels Dingemans: [n.j.dingemans@rug.nl](mailto:n.j.dingemans@rug.nl).

- De Zoölogieprijs van de Koninklijke Nederlandse Dierkundige Vereniging (KNDV) is dit jaar toegekend aan ons bestuurslid **Joris Koene** voor zijn integratieve onderzoek aan seksuele selectie en conflict in hermafrodiete dieren. Op donderdag 15 mei zal de prijs worden uitgereikt tijdens het jaarlijkse symposium van de vereniging. Het symposium zal zich toespitsen op seksueel conflict in het dierenrijk. Het doel is om een overzicht te verschaffen van seksueel conflict en de daaruit voortvloeiende consequenties in gescheiden sex, parthenogenetische en hermafrodiete paringssystemen. Behalve een presentatie van de prijswinnaar

zullen de volgende prominente sprekers aan bod komen: Göran Arnqvist (University of Uppsala, Sweden), Ken Kraaijeveld (Leiden University, The Netherlands), David J. Hosken (University of Exeter, United Kingdom), en Aaron Goetz (California State University, Fullerton, USA). Het onderwerp zal bij aanvang kort worden ingeleid door Nico K. Michiels (University Tübingen, Germany).

Het symposium zal plaatsvinden op de Vrije Universiteit te Amsterdam in zaal 12A05 tussen 10h00 en 16h30. Voor details over het programma zie <http://www.kndv.nl>.

- Op dinsdag 3 juni houdt **Menno Gerkema** zijn inaugurele oratie: "Timing en innovatie" (in de aula van de Rijksuniversiteit Groningen, te Groningen; 16h15) n.a.v. zijn benoeming tot bijzonder hoogleraar

met een dubbele leeropdracht, in de Chronobiologie van gedrag en in Bètawetenschappen, Bedrijf en Beleid.

- The Geoffroy Saint Hilaire prize is awarded every two years by the French Society for the Study in Animal Behaviour (SFECA) to a French or foreign scientist whose work is considered to have made a major contribution to the science of animal behaviour. It is awarded in recognition of the sum of one's work. This prize was established in 2002.

The 2008 Geoffroy Saint Hilaire prize has been awarded to Prof. **Louis Lefebvre** who currently is Professor of Biology at McGill University in

Montréal. The prize will be presented to Prof him during the 4th European Conference on Behavioural Biology, to be held in Dijon (France). Louis Lefebvre (<http://biology.mcgill.ca/faculty/lefebvre>) is internationally recognized for his work on innovation, learning and cultural transmission of behaviour in birds. His research has been, and is still a source of inspiration for many scientists investigating the ecological and neuroanatomical correlates of innovative behaviour in numerous animal species. Louis Lefebvre is also the author of several short stories and novels, as well as poetry anthologies.

Dr Vincent Fourcassié, President of the French Society for the Study in Animal Behaviour (SFECA).

---

## Congressen en andere bijeenkomsten

- **Symposium *Sexual conflict***, Royal Dutch Zoological Society, 15 May, 2008, Amsterdam (<http://www.kndv.nl>).
- **ENP – 2008**, 7<sup>th</sup> Dutch Endo-Neuro-Psycho Meeting, 4-6 June, 2008, Doorwerth (<http://www.enpmeeting.org>).
- **Workshop *Conciliatory processes***, 12 June, 2008, Biological Centre, Haren, organised by Charlotte Hemelrijk & Liesbeth Sterk. Entrance is free (<http://www.rug.nl/biologie/onderzoek/onderzoekGroepen/theoreticalBiology/workshopConciliation2008>).
- **UFAW – 2008**, Animal Welfare Conference, 3<sup>rd</sup> July, 2008, Birmingham, U.K. (<http://www.ufaw.org.uk>).
- **Canine Science Forum**, 5-9 July, 2008, Budapest, Hungary (<http://csf2008.elte.hu>).
- **SBN – 2008**, 12<sup>th</sup> annual meeting of Society for Behavioral Neuro-endocrinology, 7-10 July, 2008, Groningen (<http://www.rug.nl/bcn/sbn/index>).
- **ECBB – 2008**, 4<sup>th</sup> European Conference on Behavioural Biology, 18-20 July, Dyon, France (<http://www.u-bourgogne.fr/ECBB2008>).
- **ISAE – 2008**, 42<sup>nd</sup> Congress of the International Society for Applied Ethology, 5-9 August, 2008, Dublin, Ireland (<http://www.isae2008.com>).
- **ISBE – 2008**, 12<sup>th</sup> International Behavioral Ecology Congress, 9-15 August, 2008, Ithaca, U.S.A. (<http://www.isbe2008cornell.org>).
- **Measuring Behavior – 2008**, 6<sup>th</sup> International Conference on Methods and Techniques in Behavioral Research, 26-29 August, 2008, Maastricht (<http://www.noldus.com/mb2008>).
- **WAFL – 2008**, 4<sup>th</sup> International Workshop on the Assessment of Animal Welfare at Farm and Group Level, 10-13 September, 2008, Gent, Belgium (<http://www.wafl2008.be>).
- **ESVCE – 2008**, 14<sup>th</sup> European Society of Veterinary Clinical Ethology Annual Congress, 16-17 October,

2008, Barcelona, Spain  
(<http://quiro.uab.es/esvce2008>)

- **BCZ – 2008**, 15<sup>th</sup> Benelux Congress of Zoology, 30-31 October 2008, Luik, Belgium (<http://www.beneluxcongress.com>).
- **NVG – 2008**, annual meeting of the Netherlands Society for Behavioural Biology, 26-28 November, 2008, Dalfsen ([www.gedragsbiologie.nl](http://www.gedragsbiologie.nl)).

- **ISAE – 2009**, 43<sup>th</sup> Congress of the International Society for Applied Ethology, 6-10 July, 2009, Crain, Australia (<http://www.isae2009.com>).
- **IEC – 2009**, XXXI International Ethological Conference, 19-24 August, 2009, Rennes, France (<http://iec2009.univ-rennes1.fr>).

---

## Promoties

- **M. van Asch.** *Seasonal synchronization between trophic levels under climate change: genetic and environmental effects on winter moth egg hatching*, op 15 juni 2007 in Groningen.
- **I. Smallegange.** *Interference competition and patch choice in foraging shore crabs*, op 5 september in Amsterdam.
- **J. Wantia.** *Self-organised dominance relationships: a model and data of primates*, op 14 september 2007 in Groningen.
- **N. Heuermann.** *Tall swards and small grazers: competition, facilitation and coexistence of different-sized grazers*, Op 17 september 2007 in Wageningen.
- **I. Tulp.** *The arctic pulse : timing of breeding in long-distance migrant shorebirds*, 5 oktober 2007 in Groningen
- **L. Brouwer.** *Cooperative breeding and density regulation in small island populations of the Seychelles warbler*, op 9 november 2007 in Groningen.
- **H. Winter.** *A fish-eye view on fishways*, 7 december 2007 in Wageningen.
- **M. Engelmoer.** *Breeding origins of wader populations utilizing the Dutch Wadden Sea, as deduced from body dimensions, body mass, and primary moult*, op 7 januari 2008 in Groningen.
- **M. Verzijden.** *Early learning and speciation - The effects of early experience on sexual and aggressive behaviour in Lake Victoria cichlid fish*, op 9 januari 2008 in Leiden.
- **R. Gerritsen.** *Lactational oestrus in sows: follicle growth, hormone profiles and early pregnancy in sows subjected to intermittent sucking*, op 16 januari in Wageningen.
- **R. Franken.** *Habitat variation and life history strategies of benthic invertebrates*, op 20 januari in Wageningen.
- **M.-J. Holveck.** *The effects of rearing conditions on sexual traits and preferences in zebra finches*, 28 februari in Leiden.
- **T. Veen.** *Mating decisions in a hybrid zone*, op 14 maart 2008 in Groningen.
- **I. Deblauwe.** *Vergelijkend onderzoek naar insectivorie bij samenlevende westelijke laaglandgorilla's en chimpansees in Laaglandregenwoud, Zuidoost Kameroen*, op 22 april 2008 in Antwerpen.

- **D. Pavlova.** *Het andere geslacht: studie van de complexiteit, seizoenale variatie, functie en evolutie van zang bij vrouwelijke zangvogels*, op 28 april 2008 in Antwerpen.
- **E. van den Steen.** *Accumulatie en reproductieve effecten van organische gehalogeneerde*
- *polluenten in zangvogels*, op 16 mei 2008 in Antwerpen.
- **T. Boumans.** *In vivo beeldvormingsonderzoek van het neurale substraat van zangverwerking en geheugen bij zangvogels*, op 5 september 2008 in Antwerpen.

---

## Het Proefschrift

### Machteld Verzijden

#### Early learning and speciation. The effects of early experience on sexual and aggressive behaviour in Lake Victoria cichlid fish

University of Leiden, 9 January 2008

**Samenvatting:** <https://openaccess.leidenuniv.nl/dspace/handle/1887/12549>

The great lakes of East Africa are inhabited by a great number of haplochromine cichlid species, which form a diverse group in both ecology and nuptial colouration. Their species numbers and large diversity make them a model system for speciation biology. The large number of species sympatrically occurring closely related species, has raised questions about the underlying mechanism for reproductive isolation. In this thesis I describe experiments that test for the effects of early experience on the species assortative behaviour of Lake Victoria cichlid species in the contexts of mate choice and male territorial interactions. The maternal care in haplochromine cichlids provides the opportunity for early learning, but do the young cichlids take this opportunity to learn? And, if so, can this promote reproductive isolation under sympatric conditions?

With cross fostering experiments, I have found that young female cichlid fish are affected by experience with their mothers' phenotype in their later mate preferences. I conclude this from two

cross-fostering experiments, with two different species pairs. The similarity of this effect between the two experiments indicates that this behaviour may be present in more haplochromine species, widening the implications of this finding for our understanding of species richness in Lake Victoria cichlids. Maternal imprinting proved to be a mechanism favourable for sympatric speciation in a mathematical comparison of female preference development. This indicates that the propensity that the Lake Victoria cichlid fish appear to have for assortative mating, either after sympatric speciation or allopatric speciation, may be fuelled by learning.

The behaviour of the males, in contrast, was not affected by learning about their mothers' phenotype, while in the second cross-fostering experiment I found that male-male interactions were influenced by experience with siblings. In nature, males may either learn about the phenotype of their siblings or about males in the larger population. An individuals' relatedness with its siblings

is already substantially lower than with its mother (especially if several fathers may fertilize eggs in one brood) and of course the relatedness with males from

the population at large is dramatically lower. Male behaviour, therefore, may be less prone to become assortative.

---

## Het Proefschrift

### Cas Eikenaar

#### Should I stay or should I go? Natal dispersal in the Seychelles warbler

University of Groningen, 14 March 2008

**Samenvatting:** [http://dissertations.ub.rug.nl/FILES/faculties/science/2008/c.eikenaar/13\\_thesis.pdf](http://dissertations.ub.rug.nl/FILES/faculties/science/2008/c.eikenaar/13_thesis.pdf)

#### **Dispersie van jongen**

De dispersie, of beweging van geboorteplek naar de plek van voortplanting, is één van de meest belangrijke gebeurtenissen in het leven van een individu. Dispersie is risicovol, want de kans om aangevallen of opgegeten te worden is groot. Bovendien moet nog maar blijken of er een plek gevonden wordt waar het dier zich kan vestigen om zich voort te planten. Waarom dieren ondanks deze gevaren meestal toch hun geboorteplek verlaten is een vraag die veel discussie heeft opgeleverd en die geen eenduidig antwoord kent. Eén gangbare verklaring is dat jongen de geboorteplek verlaten omdat ze zich daar meestal niet kunnen voortplanten vanwege een te grote kans op inteelt (het paren met een verwant individu). Een andere verklaring is dat jongen vertrekken omdat ze concurrentie met familieleden om voedsel of partners willen vermijden.

Dispersie bestuderen betekent dat dieren gevolgd moeten worden van de geboorte tot aan de eerste voortplanting en idealiter tot aan de dood. Het volgen van dieren kan vergemakkelijkt worden door individuen te merken, bijvoorbeeld door het aanbrengen van een unieke combinatie gekleurde ringen om de poten van een vogel. Jongen van veel diersoorten

bewegen zich echter over grote afstanden en emigreren soms uit het studiegebied. Hierdoor bestaat de kans dat jongen die door dispersie uit beeld verdwijnen onterecht dood verklaard worden, met onjuiste conclusies tot gevolg. Wij hebben dit probleem ondervangen door onderzoek te doen naar de dispersie van jongen van een vogelsoort die voorkomt in kleine populaties en die nagenoeg geen emigratie kent.

#### **Dit proefschrift**

Voor dit proefschrift hebben we de patronen van dispersie van jonge Seychellen zangers onderzocht. Deze kleine zangvogels (circa 15 g) leven in groepen bestaande uit een dominant broedpaar met eventueel daarnaast jongen die nog door hun ouders gevoerd worden en/of onafhankelijke jongen die hun dispersie uitgesteld hebben. Een deel van de onafhankelijke jongen helpt de ouders bij het voeren van de volgende generatie jongen, het zogenaamde helpen-bij-het-nest. Alle leden van de groep verdedigen gedurende het hele jaar een territorium tegen andere Seychellen zangers. Ons onderzoek vond plaats op Cousin, één van de vier kleine eilandjes (29 ha.) in de Seychellen waar deze soort voorkomt. Met ongeveer 110 territoria is Cousin



geheel verzadigd en geen enkel begroeid plekje blijft onbezet.

In dit proefschrift hebben we geprobeerd de individuele verschillen in de afstand en de timing van dispersie te verklaren. Waarom vestigt het ene jong zich in een territorium naast dat van zijn ouders, terwijl het andere zich 8 territoria verderop vestigt? Waarom verlaat het ene jong zijn ouderlijk territorium al na 6 maanden terwijl het andere meerdere jaren thuis blijft wonen? En waarom vestigt het ene jong zich wel met succes in een eigen territorium en het andere niet? Het beantwoorden van zulke vragen helpt ons de dynamiek en de genetische structuur van populaties te doorgronden en draagt bij aan het begrijpen waarom bepaalde diersoorten in familieverband leven.

## **De belangrijkste resultaten**

### *Dispersie afstand*

In overeenkomst met de algemene trend in vogels vestigen Seychellen zanger vrouwen zich verder van hun geboorteterritorium dan mannen. Wat onze bevinding speciaal maakt is dat zelfs in onze piepkleine populatie, waar de vogels erg beperkt zijn in de afstand die ze kunnen afleggen (maximaal 500 meter), er bewijs te vinden is voor sexe-verschillen in dispersie.

De afstand tussen geboorte- en vestigingsplek blijkt voor mannen af te hangen van de lokale territoriumdichtheid; hoe hoger de dichtheid des te dichter bij het geboorteterritorium mannen zich vestigen. Waarschijnlijk reflecteert dit het feit dat de kans om een vrijgekomen broedplaats te bezetten groter wordt naarmate je er dichterbij woont. Voor vrouwen heeft territoriumdichtheid echter geen effect op dispersie afstand, wat suggereert dat vrouwen een reden hebben om naburige territoria te vermijden. Afgaande op bestaand onderzoek bij andere diersoorten is de meest aannemelijke reden het vermijden van inteelt, omdat dit een ongunstig effect kan hebben op de voorplanting en

overleving. Aangezien Seychellen zanger mannen zich dicht bij hun geboorte territorium vestigen is het theoretisch inderdaad mogelijk dat voor vrouwen het risico op inteelt het grootst is in naburige territoria. Echter, een gedetailleerde studie naar de verspreiding van verwanten in de populatie wijst uit dat het sexe-verschil in dispersie-afstand weinig bijdraagt aan het vermijden van verwante partners. Tevens lijkt het vermijden van concurrentie met familieleden over voedsel of partners een onwaarschijnlijke reden voor dit sexe-verschil. De bestaande theorieën leveren dus geen goede verklaring voor waarom vrouwen zich verder van hun geboorteterritorium vestigen dan mannen. Mogelijk is dit sexe-verschil in dispersie afstand een historisch overblijfsel, dat momenteel niet functioneel meer is.

Ook blijken Seychellen zangers de kans op inteelt niet te verkleinen door het actief kiezen van onverwante partners. Dit doet vermoeden dat in deze soort ook de dispersie van jongen *an sich* niet geëvolueerd is om inteelt te vermijden.

### *Timing van dispersie*

De identiteit van de dominante broedvogels in het geboorteterritorium blijkt voor jongen een belangrijke factor te zijn in de beslissing om te blijven of te vertrekken. Wanneer een ouder dood gaat en vervangen wordt door een stiefouder van buitenaf is dit meestal een reden voor jongen om het territorium te verlaten. Het feit dat ouders hun jongen op het territorium tolereren lijkt dus een voorwaarde te zijn voor het uitstellen van dispersie door deze jongen.

Individen die de mogelijkheid hebben hun dispersie uit te stellen zijn bovendien succesvoller in het zich vestigen buiten het geboorteterritorium. Deze bevindingen suggereren dat het uitstellen van dispersie een adaptieve beslissing is die leidt tot meer succes, in plaats van een gevolg van beperkende omstandigheden zoals het ontbreken van vrije broedplaatsen. Dat ouders hun

eigen jongen tolereren op hun territorium heeft daarom waarschijnlijk bijgedragen aan de evolutie van het leven in familieverband. Wanneer jongen wel het geboorteterritorium verlaten doen ze dit meestal door direct een broedplaats te bezetten die vrijkomt als gevolg van de dood van een dominante broedvogel in een ander territorium. Dit is het geval voor zowel mannen als vrouwen, en beide sexen zoeken actief naar vrije broedplaatsen door verkenningstochten over het eiland te maken. Echter, de leeftijd van de individuen die meedingen naar de bezetting van een vrijgekomen broedplaats beïnvloedt het succes van vestiging voor mannen, maar niet voor vrouwen. Jonge mannen hebben relatief meer moeite dan jonge vrouwen om een broedplaats te bemachtigen. Dit komt mogelijk doordat mannen harder met elkaar concurreren om broedplaatsen dan vrouwen en oude mannen dominant zijn over jonge

mannen. Deze bevinding impliceert dat er zelfs voor een soort, waarbij de sexen eenzelfde manier hebben om een territorium te verkrijgen, verschillen kunnen zijn in de factoren die het succes daarvan beïnvloeden.

Resultaten uit een eerdere studie (1985-1994) in dezelfde populatie wezen uit dat vrouwen hun dispersie langer uitstelden dan mannen. In latere jaren (1995-2007) verdween dit verschil, voornamelijk als gevolg van het feit dat vrouwen hun dispersie minder lang uitstelden in latere studie jaren. Deze verandering is mogelijk het gevolg van een afname in de variatie in territoriumkwaliteit (voedselrijkdom) en laat zien dat dispersie een flexibel gedrag is. Toekomstige onderzoeken naar dispersie moeten daarom rekening houden met veranderingen in de leefomgeving van de studiesoort.

**Marie-Jeanne Holveck**

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

University of Leiden, 28 februari 2008

**Samenvatting:** [http://www.nieuws.leidenuniv.nl/content\\_docs/Promoties\\_februari\\_2008/holveck\\_samenvatting.pdf](http://www.nieuws.leidenuniv.nl/content_docs/Promoties_februari_2008/holveck_samenvatting.pdf)

Individuals within a species or population often show large phenotypic variation and greatly differ in their mating and reproductive success. Understanding the causes and consequences of such variation between individuals is of central importance in answering questions about the life-history strategies of individuals and about the evolution of their phenotypes. While variation in male secondary sexual traits and reproductive success arising from female mate choice is well documented and acknowledged, much less studies have attempted to account for variation in female traits, which, like male traits, are likely to show phenotypic plasticity, and to relate this variation to female reproductive success. This thesis investigated some of the potential causes of the variation in male advertising signals and in female mating preferences and reproductive decisions.

In accordance with the handicap principle of signalling, variation in male quality determines the costs incurred with increased investment in sexual traits, leading to their condition-dependent expression. Not only advertising for mates but also choosing mates is likely to incur costs. Therefore, variation in female quality should determine how investment in mate choice is optimized, leading to condition-dependent expression of female preferences. Sexual selection theory is, however, largely founded on the assumption that all females prefer to

mate and to invest more with the highest quality male available in order to maximize their reproductive success. Thus, many studies discard preferences deviating from the “norm” as noise in the data and consequently very little is known about what causes and maintains between-female variation in their mating preferences and reproductive decisions. Several factors have nevertheless been proposed to account for the observed variation in female preferences like genetic factors, learning processes and the past and present ecological and social context. These factors might introduce variability to female preferences, for instance in influencing their ability to accurately assess potential mates (e.g. though decoding of mating signals) or which signals they pay more attention to (e.g. the relative importance of acoustic and visual signals) or their physiological state and condition or the quantity and quality of their gained experience (via learning).

Against this background, this thesis addressed the roles of the context in which mating signals are presented (Chapter 2) and of males' and females' developmental condition (Chapter 3 to 5) on how females weight and decode different mating signals (acoustic versus visual) and on how females judge male quality based on information content of the signal in a songbird species, the zebra finch *Taeniopygia guttata*. In this species, male song (acoustic signal) plays an important role in mate choice,

but its relative role with regard to visual cues and display intensity is unclear as different studies used different test paradigms. Zebra finches therefore provide a good model system with which to systematically examine the context dependency of different signal dimensions, what attributes make songs attractive to females and what the preferred song features say about the singer. A neglected aspect in this context is that, although only males sing in this species, both males and females have a sensitive period early in life during which exposure to song influences the details of song that a male later produces and that a female later prefers. Since variation in male song is mostly culturally inherited, this has raised the question of how this trait may reliably signal male quality. The developmental stress hypothesis proposed that learned song can indicate male quality because the development of brain structures mediating song learning and production occurs during the period of fastest development, i.e. when young birds are most vulnerable. Therefore, male learned song could act as a long-term signal of condition and females may gain reliable information about how well males fared after they experienced early developmental stress. As yet there is limited and equivocal evidence that developmental stress causes differences in male song learning in songbirds and no evidence in zebra finches. In addition, very little is known on whether females' socially learned preferences are sensitive to developmental condition. Zebra finches therefore also provide a good model system with which to study the long-term consequences of developmental variations on male learned song, female learned song preferences and on their reproductive decisions.

Chapter 2 showed that females had significant and consistent preferences across three different testing paradigms presenting either two live males (association tests) or their songs (operant conditioning and phonotaxis tests). The song structural features that predicted female preferences best were

context-independent and also predicted male morphology. Besides validating the different designs to assess preferences and reconciling earlier apparently contradicting findings on the relative importance of visual versus acoustic signals, these results show that song must contain sufficient information on the singer for female mate choice.

Chapters 3 to 5 investigated the effects of developmental condition on individual phenotypes, song learning, song preferences and reproductive decisions in adulthood. Bird nestling and adult condition was experimentally varied by brood size manipulations, which allow an indirect manipulation food intake during development. Zebra finches were raised by foster parents in brood sizes within the natural species-specific range, namely in either small broods of 2-3 chicks or large broods of 5-6 chicks. After nutritional independence, birds were placed in mixed-treatment, mixed-sex groups of four individuals with an unfamiliar, unrelated, mated adult male that acted as 'song tutor' during the song acquisition phase.

Chapter 3 showed that developmental condition at least partly determines metabolic rate in zebra finches: one year old birds reared in large broods had higher metabolic rate, which means higher energy requirements, than same age birds reared in small broods. Moreover, females were more strongly affected than males. As shown by earlier work, zebra finches reared in large broods live less long, and this effect is also stronger in females than in males. The results suggest that metabolic efficiency could play a role in mediating the long-term survival consequences of developmental condition.

Chapter 4 showed that males from large broods learned fewer element transitions as they appear in the song of their tutor than the males from small broods. In addition, males from large broods showed less consistent singing than males from small broods. These results therefore support the

developmental stress hypothesis: developmental condition affected the accuracy with which the syntactical structure of the song is learned and induced condition dependence in male singing consistency.

Chapter 5 revealed condition-dependent expression of female preferences in operant conditioning tests: females from small broods preferred the song of males from small broods, but females from large broods preferred the song of males from large broods over males from small broods. These mating preferences were confirmed during reproduction: females paired up with males assortatively with respect to developmental condition advanced the time of their first breeding when compared to females in disassortative pairs, suggesting that males with similar developmental condition were accepted faster as partners. Importantly, the perception that females from large broods had of male condition was not impaired since all females invested more in egg mass when paired with males from small broods. Thus all females agreed on the phenotypic quality of the males they were paired to, despite showing opposite preferences. These results provide evidence that developmental condition induced substantial phenotypic plasticity, notably in the direction of female mating preferences.

Has this thesis work increased our understanding of the causes and consequences of the variation in male secondary sexual traits and in female mating preferences and reproductive decisions? Chapter 5 shows that developmental condition is an important source of variation in female mating preferences and reproductive decisions. Females from small and large broods showed opposite preferences. This suggests a change in the way females from large broods processed sensory information but it does not imply that their cognitive abilities were impaired by unfavourable developmental condition. An active preference for males from large broods is at first counter-intuitive as sexual selection theory predicts that

females should always prefer the highest-quality males when they are given the choice. However on one hand, a phenotype induced under a certain environmental pressure during development is predicted to be the fittest one in an environment similar to the one experienced during development, which suggests that an active preference for males from large broods might be adaptive under predictable environment. On the other hand, recent theoretical modelling work suggests that a preference for low-quality individuals could be an adaptive strategy having evolved from certain selection pressures. When the competition over mate access is high or when mutual mate choice exists, low-quality females are likely to be out-competed by higher-quality females or to be avoided or deserted by males in favour of high-quality females. Therefore in selecting a male from a large brood as partner straight away, females from large broods might reduce risks of intra-sexual competition over males from small broods, might save time and energy, which appear highly precious for them regarding the effects of developmental condition on their metabolism (Chapter 3) and survival prospects, and eventually might optimize their reproductive success (for instance in advancing the time of their first breeding as reported in Chapter 5).

Male song appeared to play a major role in mediating the observed variation in female preferences. Indeed, the difference in preference between females from small and large broods occurred while females had access to the song only and this variation in their song preferences was confirmed by the timing of their reproductive decisions (Chapter 5). Furthermore, preferences for song were consistent across different test contexts and translated into identical preferences for the singer (Chapter 2). Taken together, these findings strongly suggest that the song contains sufficient information on the singer for female mate choice. In support of this, I showed evidence that some song features reflected male

morphology (Chapter 2) and/or male past developmental history (Chapter 4). Thus, males' learned song can act as long-term signal of their past condition thereby providing reliable information to females about how well males fared in the face of unfavourable developmental condition.

To conclude, this thesis provides evidence that both male song learning and female socially learned preferences are co-dependent on variation in early

ecological and social factors. Both mating preferences and aspects of song production lastingly reflect individual developmental condition. Therefore, an approach that takes into account past experiences and state-dependent life-history traits might prove extremely fruitful to further our understanding of sexual selection and of the evolutionary dynamics between preferences and sexually selected, culturally transmitted traits.

---

## Het Proefschrift

**Pavlova Denitza**

### **Het andere geslacht: studie van de complexiteit, seizoenale variatie, functie en evolutie van zang bij vrouwelijke zangvogels.**

Universiteit Antwerpen, 28 april 2008

De functie en evolutie van secundair seksuele kenmerken zoals zang, werd bij vrouwelijke soorten, in tegenstelling tot bij mannetjes, tot nog toe zeer weinig bestudeerd en dit ondanks het feit dat er meer en meer aanwijzingen zijn dat dergelijke kenmerken een adaptieve waarde kunnen hebben.

Zang is één van de meest bestudeerde onderwerpen binnen de gedragsbiologie. Zang repertoires, zangstructuur, de strategie van het leren van zang en de functie van zang verschillen niet alleen enorm tussen soorten maar ook binnen een soort. Net zoals bij mannelijke vogelsoorten, verschillen de vrouwtjes ook in hun zanggedrag. Bovendien lijkt de functie van zang bij vrouwtjes gelijkaardig te zijn aan de functie bij mannetjes. Nochtans is bij vrouwtjes tot nu toe niet veel geweten over zanggedrag en welke

mechanismen verantwoordelijk kunnen zijn voor de expressie van zang. Er is ook nog geen systematisch onderzoek gevoerd naar het patroon van seizoenale veranderingen in het zanggedrag bij vrouwtjes. Dergelijke studies zijn essentieel aangezien ze belangrijke informatie over de adaptieve waarde van zang kunnen opleveren.

Dit doctoraatsonderzoek beoogt een beter inzicht te krijgen in de complexiteit, adaptieve betekenis en evolutie van zanggedrag bij vrouwelijke vogels. Het richtte zich voornamelijk op het zanggedrag van vrouwelijke spreeuwen (*Sturnus vulgaris*). De eerste doelstelling was een gedetailleerde beschrijving van de zang bij vrouwelijke spreeuwen te verschaffen (hoofdstuk II). Verder werden seizoenale veranderingen in de productie van zang bestudeerd en ook

werd nagegaan of deze gerelateerd zijn aan de seizoenale veranderingen in de volumes van zangkernen (hoofdstuk III). Daarnaast werd experimenteel onderzocht hoe omgevings- en sociale factoren de expressie van vrouwelijke zang kunnen beïnvloeden (hoofdstuk IV). Een andere doelstelling was om na te gaan of zang bij vrouwelijke spreeuwen gerelateerd is aan hun immunocompetentie en daardoor een eerlijk signaal over hun kwaliteit kan geven (hoofdstuk V). Tenslotte richtte dit doctoraatsonderzoek zich ook op een fylogenetische analyse van de evolutie van vrouwelijke zang bij Europese zangvogelsoorten.

De resultaten tonen aan dat wijfjesspreeuwen een complexe en lange zang vertonen (hoofdstuk II). Er was belangrijke individuele variatie in zangkenmerken tussen de wijfjes: repertoiregrootte varieerde tussen 11 en 36 zangtypen terwijl de gemiddelde strofelenlengte uiteenliep van 10 tot 26 seconden. Over het algemeen was de zangstructuur bij beide geslachten gelijkaardig. Ondanks de overlap in de verschillende kenmerken die vergeleken werden (repertoiregrootte, gemiddelde strofelenlengte, het aantal zangtypen per zang categorie) bleken mannetjes significant hogere waarden te hebben voor alle kenmerken.

De verschillende zangkenmerken werden verder aan de hand van cross-sectionele (tussen de wijfjes binnen een jaar) en longitudinale (binnen een individu gedurende 3 opeenvolgende jaren) analyse bestudeerd (hoofdstuk II). De resultaten wijzen er op dat er een significante afname van repertoiregrootte bestaat met de leeftijd van de wijfjes. Deze bevinding

suggereert vermoedelijk beperkingen in het onderhouden van grote repertoires in volwassen wijfjesspreeuwen. Aangezien gemiddelde strofelenlengte, aantal verschillende zangtypen per zangbeurt en 'zang-veranderlijkheid' daarentegen onafhankelijk van de leeftijd zijn, suggereren deze resultaten dat zangprestatie en de binnen-zang complexiteit bij wijfjesspreeuwen niet veranderen met de leeftijd, terwijl de repertoiregrootte wel leeftijdsgebonden is. Over de jaren veranderen de wijfjes hun repertoire door een aantal zangtypen weg te laten en er nieuwe toe te voegen, wat suggereert dat wijfjesspreeuwen, net zoals mannetjes, ook nog zang bijleren na hun eerste levensjaar. Binnen individuen waren alle gemeten zangparameters tijdens de verschillende jaren zeer sterk gecorreleerd. Binnen elk individu vertoonden deze parameters echter ook variatie. De individuele verschillen in zangcomplexiteit en zangprestatie waren herhaalbaar over de jaren. Dit kan er op wijzen dat zang bij vrouwelijke spreeuwen een signaal kan geven over hun kwaliteit.

De zangactiviteit van wijfjesspreeuwen was over het algemeen relatief hoog tijdens het jaar, waarbij de hoogste zangproductie gemeten werd tussen december en maart, wanneer vrouwtjes 'photosensitive' (gevoelig aan de fotoperiode) waren (hoofdstuk III). Een groot aantal wijfjes bezette een nestkast gedurende het ganse jaar en nestkastbezetting bleek een positief effect te hebben op zang (hoofdstuk III & IV), een relatie die voor mannetjes al bekend was. Met het naderen van het broedseizoen zongen wijfjes meer in hun nestkasten en verdedigden ze hun nestkasten vaker. Dit suggereert dat

zang bij vrouwelijke spreeuwen mogelijk in functie van intra-seksuele competitie geproduceerd wordt, zoals eerder voorgesteld werd. De zangfrequentie daalde naarmate het broedseizoen vorderde en vanaf eind april tot augustus was er geen enkele zangactiviteit. Verder was er ook een sterk negatief effect van de aanwezigheid van mannetjes op de zangfrequentie (hoofdstuk IV). De resultaten tonen ook een significant verband aan in de zangactiviteit van individuele wijfjes tijdens opeenvolgende maanden. Dit bewijst consistentie in de zangproductie en suggereert dat de productie van zang bij wijfjesspreeuwen een individueel kenmerk is.

Het feit dat wijfjesspreeuwen de hoogste zangactiviteit vertoonden in maart en begin april, wanneer ook de niveaus van testosteron en oestradiol maximaal zijn, zou een indicatie kunnen zijn dat deze hormonen betrokken zijn bij de controle van vrouwelijk zanggedrag. De daling van zangactiviteit tijdens het broedseizoen bleek niet gerelateerd te zijn aan oestradiol (hoofdstuk IV). Aangezien wijfjes buiten het broedseizoen ook aanmerkelijk veel zingen, is het mogelijk dat zang door testosteron gereguleerd wordt maar niet op een dosis-afhankelijke wijze, wat ook het geval is bij mannelijke spreeuwen.

In mannelijke zangvogels uit de gematigde klimaatzone vindt tegelijkertijd met de seizoenale variatie in de zangproductie, ook seizoenale plasticiteit plaats in de morfologische en fysiologische toestand van hersendelen die bij de productie van zang betrokken zijn. In dit doctoraats-

onderzoek werd de seizoenale plasticiteit van de hersenen bij vrouwelijke spreeuwen gevisualiseerd aan de hand van hoog resolutie 3D-Magnetische Resonantie Beeldvorming (MRI) (hoofdstuk III). Deze in-vivo techniek laat herhaalde metingen toe van verschillende hersengebieden en nucleï die zang controleren (telencephalon, cerebellum, de 'nucleus robustus arcopallii' (RA) en 'area X'). Er werd geen significant verschil gevonden tussen de gemeten zangparameters en de verschillende zang nucleï. De seizoenale variatie van zang expressie verliep echter wel parallel met de morfologische veranderingen in de zang nucleï. Deze bevinding bewijst dat de daling van zangproductie tijdens het broedseizoen samen gebeurt met de regressie van het zangstelsel in de hersenen.

Om meer inzicht te krijgen in de expressie en functie van zanggedrag bij vrouwelijke spreeuwen, werd nagegaan of de variatie in de productie van zang gerelateerd is aan de immuunrespons (hoofdstuk V). De humorale immuunrespons van de wijfjes werd getest door de antilichamen in het bloed te meten na injectie met schapen rode bloedcellen (SRBC). De variatie in het zanggedrag en de immuunrespons van de wijfjes waren positief gecorreleerd en wijfjes die meer zongen, vertoonden een sterkere immuunrespons. Dit resultaat suggereert dat het zanggedrag bij wijfjesspreeuwen een eerlijk signaal over hun kwaliteit kan geven. Hoewel slechts correlatief, biedt deze studie het eerste bewijs over relatie tussen immunocompetentie en expressie van een zang kenmerk bij vrouwelijke zangvogels.



De laatste doelstelling van dit doctoraatsonderzoek was meer inzicht te krijgen in de evolutie van zang bij vrouwelijke vogelsoorten (hoofdstuk VI). Statistische analyse van data aan de hand van standaard veldgidsen (met correctie voor de mate waarin de soort onderzocht werd) bewijst dat zanggedrag bij vrouwtjes onvoldoende bestudeerd is en dat de kennis er over sterk beïnvloed wordt doordat studies van zang sterk focussen op de mannetjes. Hierdoor wordt het belang van dit gedragskenmerk bij vrouwtjes wellicht zeer sterk onderschat. De resultaten van de fylogenetische analyses tonen aan dat zang bij vrouwelijke vogels minstens bij 2

vogelfamilies een voorouderlijke toestand is en dat de voorouderlijke toestand van vrouwelijk zanggedrag vermoedelijk zelfs dieper in de evolutie kan gaan. Deze resultaten suggereren en steunen een recente theoretische hypothese dat bij sommige soorten vrouwelijk zanggedrag mogelijk onder selectiedruk is opgehouden te bestaan.

Samengevat, toont dit proefschrift aan dat zang bij vrouwelijke spreeuwen een functioneel relevant kenmerk is. Er is echter een duidelijke behoefte aan een meer conceptuele theorie om de rol van beide geslachten in seksuele selectie en de evolutie van adaptieve kenmerken bij het vrouwelijke geslacht beter te begrijpen.