

Themadag "Vogelgeluiden als onderwerp voor Biologisch Gedragsonderzoek"

Op 20 april 1996 werd deze NOU-themadag gehouden op het Van der Klaauwlaboratorium van het Instituut voor Evolutionaire en Ecologische Wetenschappen (RU Leiden). De organisatie was in handen van Carel ten Cate en de Sectie Ethologie. Carel ten Cate bewerkte ook de samenvattingen van de voordrachten.

Onderzoek aan vogelgeluiden; waarom, wat en hoe?

CAREL TEN CATE

In het verleden werd vogelzang wel beschouwd als iets dat ontstaan was om de mens te behagen. Hoewel er zeker esthetisch genoeg aan het luisteren naar de geluiden van vogels valt te beleven, gaan biologen er echter van uit dat vogels zich met hun vocalisaties tot soortgenoten richten. Die vocalisaties zijn complexe signalen die informatie van een 'zender' naar een 'ontvanger' kunnen overdragen over zaken als soort, sexe, leeftijd, status, conditie of motivatie. Door de snelle ontwikkeling in, en het steeds betaalbaarder worden van, apparatuur voor het opnemen, analyseren, modificeren en weergeven van geluiden is het tegenwoordig mogelijk om allerlei parameters van geluiden objectief en kwantitatief te onderzoeken. Dit heeft er aan bijgedragen dat vogelgeluiden als 'modelsysteem' voor twee belangrijke onderzoeksgebieden gebruikt worden: "hersenen en gedrag" en "communicatie". Het vocalisatiesysteem bij vogels is een van de weinige gedragssystemen waarvan de belangrijkste hersendelen bekend zijn. Doordat sommige vogelgroepen hun vocalisaties leren, biedt dit de mogelijkheid om relaties te leggen tussen leerprocessen (en andere veranderingen op gedragsniveau) en veranderingen die zich in de hersenen voltrekken. Daarnaast is geluid door de analysemogelijkheden en manipuleerbaarheid uitstekend bruikbaar om erachter te komen wat voor soort informatie er in communicatiesignalen 'gecodeerd' zit en hoe die door ontvangers 'gedecodeerd' kan worden. De verschillende facetten van het vocalisatieonderzoek kwamen op 20 april uitgebreid aan bod.

De ontwikkeling van 'zang' bij zangvogels en niet-zangvogels

TON GROOTHUIS

De ontwikkeling van zang bij opgroeiende zangvogels intrigueert al langere tijd onderzoekers uit verschillende vakgebieden, zoals de ethologie, gedragsoecologie, gedragsfysiologie en neurobiologie. Dit komt o.a. doordat vogelzang over, voor gedrag, bijzondere eigenschappen beschikt. Zo vertoont zang een intrigerende complexiteit die goed te analyseren is met behulp van specifieke geluidsapparatuur. Verder wordt de ontwikkeling en productie van zang aangestuurd door een goed in kaart gebracht zangstelsel in de hersenen. Bovenal echter moet

zang geleerd worden door middel van imitatie en oefening, die beide goed te manipuleren zijn. Zang is daarom zeer interessant voor onderzoek aan gedragsontwikkeling en leerprocessen.

De vocale ontwikkeling van niet-zangvogelsoorten is veel minder goed onderzocht en daardoor slecht bekend. Veelal wordt aangenomen dat de vocale ontwikkeling van deze soorten, met uitzondering van kolibries en papegaai-achtigen, minder interessant is. Dit omdat de ontwikkeling van hun 'zang' niet plastisch zou zijn en niet onder invloed van leren tot stand zou komen. Echter, de relatief simpele structuur van hun geluiden en het ontbreken van imitatie creëren juist de mogelijkheid algemene basale wetmatigheden van vocale ontwikkeling bij vogels in kaart te brengen.

Op basis van eigen onderzoek aan de Kokmeeuw en de Lachduif kan de vocale ontwikkeling van niet-zangvogels vergeleken worden met die van zangvogels. Hieruit blijkt dat bij beide groepen de vocale ontwikkeling geleidelijk verloopt, waarna de 'zang' vormvast wordt (kristallisatie). Bij deze ontwikkeling speelt oefening, maar ook rijping van (a): het geluidsproducerend apparaat, met name de syrinx, en (b): hormoonproducerende klieren, met name de gonaden, een rol. De gonaden produceren o.a. het mannelijk geslachtshormoon testosteron. Vroege toediening van dit hormoon blijkt bij beide groepen vogels de ontwikkeling van de syrinx te beïnvloeden en de vocale ontwikkeling opmerkelijk te versnellen. Bovendien blijkt dit hormoon in beide groepen vogels kristallisatie positief te beïnvloeden.

Manipulatie van sociale opgroeicondities van Kokmeeuwen (zoals huisvesting in visuele isolatie, of met alleen leeftijdsgenootjes, of met een andere meeuwensoort) liet een verbazingwekkend grote plasticiteit zien in de vocale ontwikkeling. De gegevens van een Kokmeeuw suggereren dat ook deze soort tot een zekere vorm van vocale imitatie in staat zou zijn. Veel van de andere gevonden vocale afwijkingen lijken echter op modificaties van elementen uit het juveniele repertoire. Dat deze in het uiteindelijke adulte repertoire worden ingebouwd berust waarschijnlijk op een leerproces dat ook bij zangvogels gevonden is. Hierbij kristalliseren uiteindelijk die elementen die tijdens sociale interacties beloofd worden doordat de opponent erop reageert met voor het dier gunstig gedrag.

Geconcludeerd kan worden dat de vocale ontwikkeling van zangvogels en niet-zangvogels zoals de meeuw en de duif, meer op elkaar lijken dan vaak gesuggereerd wordt. Zelfs achter de rauwe kreten van de Kokmeeuw en het monotone gekoer van de duif blijkt een intrigerend ontwikkelingsproces te zitten. Hoewel de invloed van imitatie op de vocale ontwikkeling van niet-zangvogels veel minder is dan bij zangvogels, blijkt de vocale ontwikkeling van de eerste veel plooibaarder dan voorheen werd gedacht.

Zang en zangontwikkeling van de Nachtegaal

HENRIKE HULTSCH

Variatie en uitbundigheid kenmerken de zang van veel vogels. Vooral de Nachtegaal staat als virtuoze zanger bekend. Deze soort biedt een goed model om te begrijpen

pen hoe vogels grote aantallen liedjes kunnen leren, opslaan en gebruiken in communicatieve interacties. Het zangrepertoire van de Nachtegaal is opgebouwd uit veel verschillende liedjes. Binnen dit repertoire is een hiërarchische organisatie aanwezig. Deze liedjes spelen zowel een rol in vocale interacties met andere mannetjes als bij het aantrekken van vrouwtjes. Jonge Nachtegalelven hebben aan het enkele malen horen van een serie liedjes al genoeg om ze later zelf te kunnen zingen. De volgorde waarin de liedjes worden aangeboden heeft invloed op de volgorde waarin ze de liedjes zelf gaan zingen. De Nachtegalelven vormen tijdens het leven 'clusters' van liedjes die ook later vaak na elkaar gezongen worden. Het lijkt erop dat speciale geheugenprocessen (zoals "parallelle processing") bij het verwerken van de complexe informatie een rol spelen.



De complexe zang van de Spreeuw: ontwikkeling en functies

MARCEL EENS

In het kader van een langlopende studie aan het voortplantingsgedrag van de Spreeuw wordt sinds eind jaren tachtig het zanggedrag van mannetjesspreeuwen bestudeerd aan de Universiteit van Antwerpen. Het hoofddoel van deze studie bestaat erin om de functies van de zang en van het zangrepertoire te achterhalen. Tijdens het broedseizoen produceren mannetjesspreeuwen het grootste gedeelte van hun zang (>90%) in lange en complexe zangbeurten. Deze zangbeurten, die tot één minuut lang kunnen zijn, bestaan uit een snelle opeenvolging van een groot aantal verschillende zangtypes. Spreeuwenzangbeurten hebben een karakteristieke sequentie-organisatie. Niettemin is het grootste gedeelte van het zangrepertoire van een mannetjesspreeuw uniek. Er bestaan grote verschillen tussen mannetjes in de grootte van hun zangrepertoire en in hun gemiddelde zangbeurtlengte. De gemiddelde zangbeurtlengte varieert van 15 tot 35 seconden, terwijl de grootte van het zangrepertoire varieert van 14 tot 68 zangtypes.

De zangactiviteit van mannetjesspreeuwen neemt zeer sterk af onmiddellijk na de paarvorming, wat suggereert dat het aanlokken van wijfjes een belangrijke functie van de zang is. Uit kooi-experimenten blijkt dat ongepaarde mannetjesspreeuwen meer zingen en meer zangtypes zingen wanneer ze geconfronteerd worden met een wijfje dan wanneer ze geconfronteerd worden met een mannetje. Mannetjes zingen ook meer in hun nestkast na de toevoeging van een wijfje in hun kooi dan na de toevoeging van een mannetje. De resultaten van de kooi-experimenten komen grotendeels overeen met de veldobservaties. De belangrijkste functie van de zang van de Spreeuw voor de paarvorming is wellicht het aanlokken van een wijfje. Niettemin blijkt de zang van de Spreeuw ook een intra-sexuele component te hebben. Alle zangtypes van de Spreeuw lijken dezelfde functie te hebben, althans tijdens het broedseizoen. Na de paarvorming is er een toename in de zangactiviteit van mannetjes tijdens de vermoedelijke vruchtbare periode van hun wijfje. Aangezien nagenoeg alle copulaties worden voorafgegaan door zang van het mannetje en aangezien het wijfje steeds het initiatief neemt bij de copulatie, suggereren deze gegevens dat de zang wellicht een zeer belangrijke rol speelt bij het stimuleren van het wijfje om zich te presenteren voor een copulatie. Mannetjes-

spreeuwen zingen significant meer in de late voormiddag (tussen 9.00 en 12.00u) op het ogenblik dat hun wijfje haar ei legt dan in de vroege voormiddag (tussen 6.00 en 09.00u). Door veel te zingen op het ogenblik dat hun wijfje het meest vruchtbaar is, proberen mannetjes vermoedelijk hun vaderschap veilig te stellen. Eerstejaarsmannetjes zingen kortere zangbeurten en hebben een kleiner zangrepertoire dan oudere mannetjes. Het volume van sommige zangnuclei in de hersenen (HVC en RA) blijkt ook kleiner te zijn bij eerstejaarsmannetjes dan bij oudere mannetjes. De zang van een aantal mannetjesspreeuwen werd in opeenvolgende broedseizoenen geregistreerd om na te gaan of er wijzigingen optreden in hun zang. Zeven van de negen mannetjes zongen nieuwe zangtypes in het tweede jaar dat hun zang werd geregistreerd. De grootte van het zangrepertoire en de gemiddelde zangbeurtlengte van eerstejaarsmannetjes namen significant toe, terwijl bij oudere mannetjes geen significante toename werd vastgesteld. Niettemin traden er bij de oudere mannetjes nog (kleine) veranderingen in het repertoire op. De Spreeuw is een van de weinige zangvogelsoorten waarbij individuen vermoedelijk hun ganse leven nieuwe zangtypes kunnen aanleren.

In een veldstudie uitgevoerd in een nestkastenkolonie waren de gemiddelde zangbeurtlengte en de repertoiregrootte van een mannetje negatief gecorreleerd met de datum van paarvorming, wat suggereert dat wijfjesspreeuwen mannetjes met een meer complexe zang verkiezen. Verder waren de gemiddelde zangbeurtlengte en de repertoiregrootte positief gecorreleerd met het aantal wijfjes waarmee een paarband werd aangegaan en met het broedsucces. Keuze-experimenten uitgevoerd in grote openluchtkooien bevestigden dat wijfjes mannetjes met een hogere gemiddelde zangbeurtlengte en met een groter zangrepertoire prefereren boven mannetjes met een lagere gemiddelde zangbeurtlengte en een kleiner zangrepertoire. Welke nu juist de voordelen zijn voor wijfjes om te paren met mannetjes met een meer complexe zang is nog niet volledig duidelijk. Repertoiregrootte en de zangbeurtlengte geven wellicht eerlijke informatie over de kwaliteit van een individu. Naast informatie over de leeftijd, geeft de zang ook informatie over de conditie en de dominantiepositie van een mannetje. Het feit dat eerstejaarsmannetjes die broeden in het daaropvolgende jaar een kleinere toename kennen in hun zangrepertoire dan eerstejaarsmannetjes die niet broeden, suggereert dat het ontwikkelen van een groot zangrepertoire kostbaar is.

Boodschap en betekenis van vogelvocalisaties: onderzoek naar gedrag en geluid van de Turkse Turtel

HANS SLABBEKOORN

Het koeren van duiven speelt, net als de zang van zangvogels, een rol bij territoriale communicatie. Informatie-uitwisseling tussen burens, of tussen eigenaar en potentiële indringers, heeft als resultaat dat er zich minder conflicten voordoen. Daardoor gaat geen kostbare energie verloren en wordt de kans op ernstige verwondingen verkleind. Bij dergelijke communicatie is er altijd sprake van een zender en een ontvanger. De aard van het geluid (de boodschap) hangt af van karakteristieken van de zender, zoals sexe, grootte of leeftijd. De betekenis van het geluid voor de ontvanger kan echter variëren, afhankelijk van context en relatie tot de zender. Deze betekenis weerspiegelt zich in het gedrag dat het horen van het geluid bij de ontvanger opwekt.

Het koeren van de Turkse Turtel is een ideaal systeem om zowel aspecten van de boodschap als van de betekenis te onderzoeken. Het geluid (roe-koe-koe!) is eenvoudig van structuur maar bezit toch duidelijke variatie die zich o.a. uit in de aanwezigheid of afwezigheid van zogenaamde modulaties (plotselinge veranderingen van toonhoogte van het geluid). In het lab kunnen aan de hand van opnamen zowel zender-karakteristieken als geluidsparementers heel nauwkeurig gemeten worden. De modulaties blijken meer vertoond te worden door mannen dan door vrouwen; meer door oude dan door jonge dieren, en meer door zwaardere dieren. Turkse Turtels zijn zeer algemeen en bezitten overzichtelijke territoria in woonwijken, waar de natuurlijke reactie op vocalisaties kan worden bestudeerd. Afspeelexperimenten 'in het veld' leveren dan ook goede mogelijkheden om de aanwezigheid van betekenisvolle variatie aan te tonen. Hierbij bleek dat het afspelen van koeren met modulaties veel sterkere reacties gaf dan afspelen van koeren zonder modulaties. Dit suggereert dat ontvangers ook betekenis aan de geluidsvariatie toekennen en sterker reageren op geluiden van potentieel sterkere zenders.

Vocale expressies bij kippen

PAUL KOENE

De kip heeft een uitgebreid vocaal repertoire. Verschillende auteurs hebben dit uitgebreid beschreven, zowel van wilde als gedomesticeerde kippen. Een aantal van deze geluiden lijken gerelateerd met emotionele reacties op de omgeving (biotisch of abiotisch). In de dierhouderij en speciaal de intensieve dierhouderij hebben we te maken met welzijnsproblemen. Het schatten van het welzijn van dieren is erg moeilijk, omdat welzijn inherent te maken heeft met subjectieve toestanden, gevoelens en emoties. Het zou een groot voordeel zijn te weten of en hoe dieren hun welbevinden meedelen aan elkaar en op die manier ook aan de dierhouder. De reacties en vooral de vocale reacties van kippen op verande-

ringen in hun omgeving zijn onderwerp van studie in Wageningen.

Emoties zijn een ondergewaardeerd onderwerp in ethologische en welzijnsstudies. Als de voorspelbaarheid en/of controleerbaarheid van gebeurtenissen (bijvoorbeeld met betrekking tot een voedselbron) afneemt ontstaat onzekerheid in het dier die zich kan uiten in vocalisaties zoals het gakelen van een kip. Een ander voorbeeld is de distress roep van kuikens die zorgt voor een hereniging met de kloek. Deze vocalisatie kan kwantitatief als indicator voor sociale stress dienen. Er zijn echter verschillen tussen individuen in de sterkte van expressies, zoals bijvoorbeeld tussen verschillende kippenlijnen.

In Wageningen concentreren we ons op twee typen signalen, d.w.z. signalen die de fysieke kwaliteiten van de zender aangeven en signalen die in een groep dieren die elkaar kennen uitingen van motivatie zijn. Beide typen signalen kunnen als indicatoren van respectievelijk het fysieke en het psychologische welzijn van dieren dienen. Het kraaien van een haan in het bezit van een territorium zou een indicator van de kracht, status en/of conditie van de haan kunnen zijn. De alpha man in een groep hanen kraait het meest. Een gedetailleerde analyse van de kraai laat zien dat er systematisch variatie in de loop van een sequentie optreedt die gerelateerd met de conditie zou kunnen zijn. Er zijn nu experimenten gaande die gebruik maken van het kraaimodel om het effect van variatie in conditie te inventariseren.

Het eerder genoemde gakelen van kippen zou meer een indicatie van psychologische welzijn van de dieren kunnen zijn. Gakelen is gerelateerd aan de mate van deprivatie van een legnest, voedsel, en een stofbad. In batterijkooien wordt dit geluid ook meer gehoord dan in scharrelsystemen en als indicatie voor het welzijn van deze kippen gebruikt. Om de communicatieve betekenis van deze vocalisaties bij kippen vast te stellen wordt nader gedragsonderzoek uitgevoerd.

Carel ten Cate, Sectie Ethologie, Instituut voor Evolutionaire en Ecologische Wetenschappen, RU Leiden, Postbus 9516, 2300 RA Leiden

Ton Groothuis, Vakgroep Gedragkunde, Onderzoeksschool Behavioural and Cognitive Neurosciences, RU Groningen, Postbus 14, 9750 AA Haren

Henrike Hultsch, Institut für Verhaltensbiologie, Freie Universität Berlin, Haderslebener Str. 9, 12163 Berlin, Duitsland

Marcel Eens, Universiteit van Antwerpen, Universiteitsplein 1, B-2610 Wilrijk, België

Hans Slabbekoorn, Sectie Ethologie, Instituut voor Evolutionaire en Ecologische Wetenschappen, RU Leiden, Postbus 9516, 2300 RA Leiden

Paul Koene, Department of Animal Husbandry / Section Ethologie, Wageningen Agricultural University, P.O. Box 338, 6700 AH Wageningen