

Trastsångarhannens sångrepertoar avspeglar både utomäktenskapliga förbindelser och ungarnas överlevnad

Dennis Hasselquist & Staffan Bensch

Här presenteras en artikel som populärvetenskapligt sammanfattar några av trastsångarprojektets resultat till dags dato. Originalartikeln är skriven på engelska och publicerades i tidskriften Nature (volym 381, sidorna 229–232) i maj 1996.

Under de senaste tio åren har tekniken med "DNA-fingeravtryck" för föräldraskapsbestämning revolutionerat studier av partnerval och parningssystem hos fåglar. Man vet nu att utomäktenskapliga förbindelser förekommer hos många fågelarter och att dessa ofta leder till "oäktingar", dvs ungar som har en annan biologisk fader än parhannen. Förekomsten av utomäktenskapliga parningar innebär en stor nackdel för den bedragne hannen som dels får färre egna ungar men som också riskerar att spendera tid och energi på att mata oäktingar i sitt bo. Å andra sidan är utomäktenskapliga förbindelser till klar fördel för den framgångsrike bedragaren eftersom han får fler ungar som bär hans gener till en, som det verkar, mycket ringa ansträngning. Men varför tillåter honor utomäktenskapliga parningar? I en belgisk blåmesstudie fann man att hannar som var framgångsrika med att skaffa sig ungar utom äktenskapet hade bättre överlevnad (Kempnaers m fl 1992). Det gick dock inte att identifiera vilka egenskaper hos dessa hannar som honorna attraherades av, och inte heller vilka fördelar honorna kunde få genom att låta sig befruktas av "seglivade" bedragarhannar.

Vi beslöt därför att i detalj undersöka orsakerna till och konsekvenser av utomäktenskapliga parningar hos trastsångare

(Hasselquist m fl 1996). Trastsångarna vid Kvismaren är utmärkta objekt för en sådan undersökning. De har ett polygynt parningssystem (dvs en hanne kan bilda par med mer än en hona under en säsong) där honorna väljer partner med avseende på hannens revirkvalitet och omfattning på sångrepertoaren, och dessa två faktorer bestämmer i huvudsak hannens haremstorlek och produktion av ungar (Catchpole m fl 1985, Catchpole 1986, Bensch & Hasselquist 1991, 1992, Bensch 1996, Hasselquist i tryck).

I en tidigare studie av trastsångare fann vi att utomäktenskapliga förbindelser förekom i vår studiepopulation och att vi kunde identifiera utomparshannarna; dessa var alltid hannar från ett grannrevir (Hasselquist m fl 1995). Vidare antydde vårt material att trastsångarhonor inte passivt accepterar parningar från utomparshannar: oäktingar förekom lika ofta i kullar där parhannen lämnat sin hona innan alla hennes ägg befruktats som i kullar där parhannen stannat tills honan börjat ruva.

Sedan 1984 har vi under häcknings-säsongen (maj-juli) så gott som dagligen studerat trastsångarpopulationen vid Kvismaren. Vi har färgringmärkt alla revirhållande hannar och häckande honor,



Så har vi vant oss att se "trastsångarfolket" under 15 säsonger. Här förbereder Dennis Hasselquist trastsångarfångst i Rysjön.

Foto: Kent Larsson

samt letat upp nästan alla bon och därmed ringmärkt i stort sett alla ungar som fötts i studieområdet. Trastsångarna vid Kvismaren är mycket ortstrogna trots att arten är långflyttare (övervintrar i tropiska Afrika); 50-55 % av häckarna och 15 % av ungarna återvänder nästföljande år till vårt studieområde. Detta medför att vi har mycket ingående information om alla individer i populationen under hela deras liv, inklusive mått på deras reproduktion under livstiden, vilket är det viktigaste måttet på en individs framgång, sett i ett evolutionärt perspektiv.

Varje år sedan 1986 har vi med hjälp av bandspelare och parabolmikrofon spelat in sång från så gott som varje revirhållande

hanne i Kvismaren. För alla de hannar som ingick i vår analys har vi överfört ca 4 minuters sång (för varje hanne exakt 150 ljudbyten, vilket motsvarar ca 20 sångstrofer) till så kallade sonogram. En sonogramanalys innebär att sången görs visuellt åskådlig genom att ljudens frekvenser ritas ut längs en tidsaxel. Ju starkare ljudet är vid en viss tidpunkt och frekvens desto mer svarta erhålls på sonogramet. De i sången ingående ljuden bildar tecken eller figurer som faktiskt liknar kinesisk kalligraf! Vi kategoriserade ljud som lika om de hade näst intill identiska sonogramtecken. Antalet olika ljud som en hanne använde i sin sång har vi sedan använt som ett mått på hans sångrepertoar. Vi fann att trastsångarhannarna vid Kvismaren upp-

visade stor variation i hur många ljud de använde i sin sång; hannen med störst sångrepertoar använde 45 och den med minst 23 olika ljud.

Vår faderskapsundersökning av trast-sångare utfördes på ungefär 90 % av de ungar som producerades i Kvismaren åren 1987–1993. Vi fann att sex procent av de 162 undersökta kullarna innehöll minst en oäkting, totalt 23 oäktingar i 10 kullar. Vi kunde med säkerhet identifiera alla de tio hannar som framgångsrikt befruktat ungar utom äktenskapet. När vi undersökte vilka egenskaper som var avgörande för om hannarna fått eller inte fått utomäktenskapliga ungar, visade det sig att hannar med mer varierad sång, dvs större sångrepertoar, oftare erhöll ungar utom äktenskapet medan hannens ålder, kroppstorlek, revirkvalitet eller ankomstdatum inte hade någon betydelse. Detta resultat styrktes ytterligare av den analys där vi jämförde olika faktorer parvis mellan den bedragande och den bedragne hannen: i alla de 10 fall där oäktingar förekom hade den bedragande hannen större sångrepertoar, medan de andra faktorerna (se ovan) inte uppvisade något mönster.

Men vad kan då honorna tjäna på att bli befruktade av en grannhanne med stor sångrepertoar? För att få svar på denna fråga undersökte vi vilka faktorer som bestämmer hannarnas reproduktionsframgång hos trastsångarna i Kvismaren. Det bästa måttet på reproduktionsframgång är en hannes totala livstidsproduktion av ungar som når vuxen ålder, dvs rekryter. Vår noggranna långtidsstudie av trastsångarna i Kvismaren möjliggör en sådan analys, något som annars är ovanligt för vilda djurarter. Statistiska analyser visade att tidigt ankomstdatum och mer varierad sång var de egenskaper som tillsammans bestämde en hannes livstidsproduktion av rekryter. Vi gjorde sedan en separat analys för att identifiera vilka faktorer som bestämde ungarernas relativa överlevnad

som vuxna, dvs antal rekryter i relation till antal flygga ungar. Den enda faktor som förklarade ungarernas relativa överlevnad var omfattningen av hannens sångrepertoar; hannar med stor sångrepertoar fick ungar som hade högre överlevnad till vuxen ålder.

Hannar med mer varierad sång hade inte tyngre, dvs mer matade, ungar i sina bon och dessa hannars ungar visade inte heller större benägenhet att återvända till sin födelseplats. Våra analyser visar att ungarernas relativa överlevnad som vuxna huvudsakligen beror på genetiska faktorer hos hannar med mer varierad sång. Idén att honor väljer vissa hannar för att erhålla genetiska fördelar till sin avkomma har varit omdebatterad ända sedan Darwins tid. Man har på senare år visat att honor verkar föredra hanar med välutvecklade ornament ("utsmyckning"), men det är mycket få studier som kunnat visa att sådana hannar också producerar ungar med bättre överlevnad. I vår trastsångarstudie understryker vi betydelsen av indirekta (genetiska) faktorer för honors partnerval. Denna slutsats baserar sig på att honor deltog i utomäktenskapliga parningar med hannar som sjöng med stor sångrepertoar utan att de fick direkta fördelar av detta, och att den av honor föredragna karaktären, mer varierad sång, var kopplad till högre vuxenöverlevnad hos dessa hannars ungar.

Vår studie av partnerval hos trastsångarna vid Kvismaren är av ett generellt vetenskapligt intresse eftersom resultaten stödjer en av de idéer som föreslagits förklara ett omdebatterat fenomen som Darwin kallade "intersexuell selektion". Intersexuell selektion innebär att individer av det ena könet (oftast honor) väljer till partner den individ av det andra könet som kan uppvisa det mest extrema uttrycket av den av honorna föredragna egenskapen, t ex påfågelhannarnas långa dekorerade stjärt eller spigghannens röda bukfärg. Om

honornas preferens av ett uttryck för en viss egenskap är konstant över många generationer och hannarnas förmåga att producera detta uttryck av egenskapen kan ärvas, kan detta leda till evolution (utveckling) av extrema ornament. I trastsångarens fall skulle man kunna kalla hannens sång för ett audiellt ornament, där honorna verkar föredra att para sig med hannar som har den mest utsmyckade sången, dvs hannar som sjunger mest varierat.

Man har lagt fram flera idéer för att förklara varför honor föredrar hannar med extrema ornament. Enligt en typ av förklaringar, de så kallade "goda gener" eller "handikapp" modellerna, så antas honorna välja hannar med extrema ornament eftersom de avspeglar hannens goda genetiska kvalitéer och dessa goda gener är honan intresserad av att hennes ungar skall erhålla. Vår trastsångarstudie är det hittills kanske starkaste stödet för att "good genes" modellen förekommer i naturen.

Referenser:

- Bensch, S. & Hasselquist, D. 1991. Territory infidelity in the polygynous great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*: the effect of variation in territory attractiveness. *Journal of Animal Ecology* 60: 857–871.
- Bensch, S. & Hasselquist, D. 1992. Evidence for active female choice in a polygynous warbler. *Animal Behaviour* 44: 301–311.
- Bensch, S. 1996. Female great reed warblers get compensation for the cost of polygyny. *Journal of Animal Ecology* 65:283–296.
- Catchpole, C.K. 1986. Song repertoires and reproductive success in the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*. *Behavioral Ecology & Sociobiology* 19: 439–445.
- Catchpole, C.K., B. Leisler, and H. Winkler. 1985. Polygyny in the great reed warbler, *Acrocephalus arundinaceus*: a possible case of deception. *Behavioral Ecology & Sociobiology* 16: 285–291.
- Hasselquist, D. Bensch, S. 1991. Trade-off between mate guarding and mate attraction in the polygynous great reed warbler. *Behavioral Ecology & Sociobiology* 28: 187–193.
- Hasselquist, D. Bensch, S. & von Schantz, T. 1995. Low frequency of extra-pair paternity in the polygynous great reed warbler. *Behavioural Ecology* 6: 27–38.
- Hasselquist, D. Bensch, S. & von Schantz, T. 1996. Correlation between song repertoire, extra-pair paternity and offspring survival in the great reed warbler. *Nature* 381: 229–232.
- Hasselquist, D. 1998. Polygyny in the great reed warbler: a long term study of how factors contributing to male fitness. (Ecology in press).
- Kempenaers, B., Verheyen, G. R., Van den Broeck, M., Burke, T., Van Broeckhoven, C. and Dhondt, A. 1992. Extra-pair paternity results from female preference for high-quality males in the blue tit. *Nature* 357: 494–496.