

טריטוריאליות והמערכת המונוגמית של הצופית הארץ-ישראלית

Nectarinia osea osea

כותרת משנה : אבהות מחוץ-לקשר-הזוגי וטריטוריאליות בצופית הא"י.

חיבור לשם קבלת התואר "דוקטור לפילוסופיה" מאת רונית זילברמן

עבודה זו נעשתה בהדרכת פרופ' יורם יום-טוב ופרופ' בועז מואב

אוניברסיטת תל-אביב, ינואר 2000

תקציר

כמחצית מן הזוגות בצופית (*Nectarinia osea osea*) מגדלים גוזל שהוא תוצאה של אבהות מחוץ לקשר הזוגי. עובדה זו עשויה להצביע על כך שנקבות יכולות לתקן את הבחירה של בן-זוג חברתי שאינו מועדף, על-ידי הזדווגות עם זכר או זכרים אחרים להעמדת הצאצאים. ההנחה בעבודה זו היא שנקבה עשויה להחליט על הזדווגות מחוץ לקשר הזוגי על בסיס ההשקעה של בן-זוגה בקשר הזוגי ובטריטוריאליות. מטרת מחקר זה היתה לבחון את מידת ההשקעה של זכרים ונקבות בטריטוריאליות ובקשר הזוגי, ולנסות לזהות מאפיינים התנהגותיים הקשורים לאבהות מחוץ לקשר הזוגי.

העבודה התמקדה באיסוף נתונים התנהגותיים של שני בני הזוג: על מידת ההשקעה היומיומית של הזכר במונוגמיה - שמירת הטריטוריה ושמירת הנקבה בשלבי הפוריות השונים, בעונת הקינון וגם מחוץ לעונת הקינון; ועל הטריטוריאליות של הנקבה, ותגובותיה בעת ההיעדרות של בן זוגה בעונת הקינון. המאפיינים התנהגותיים נבדקו באמצעות: (1) מעקב שנתי על בני הזוג בשיטת Time Activity Budget; (2) השפעת זכר "פולש" (בכלוב) על הקשר הזוגי והטריטוריאליות של בני הזוג, מחוץ לעונת הקינון; (3) השפעת סילוק זמני של הזכר הטריטוריאלי בסמוך להטלה, בשלב הפוריות בעונת הקינון. 48 זוגות היו במעקב, 299 צופיות טובעו ונלקחה מהם דגימת דם לבדיקות אבהות באמצעות DNA fingerprinting, במשך השנים 1993-1994.

להלן הממצאים העיקריים:

• שיעורי האבהות מחוץ לקשר הזוגי באוכלוסייה

בדיקת אבהות נערכה ל- 41 גוזלים בשיטת DNA Fingerprinting, עם פרוב multilocus R.18. נמצא כי 57% מהזוגות גידלו לפחות גוזל Extra-pair paternity (EPP) אחד. גוזלי EPP מהווים 20% מכלל הגוזלים, ומופיעים ב- 27% מהתטולות (N=15).

• טריטוריאליות מחוץ לעונת הקינון

הצופית הארץ-ישראלית מצטרפת למספר מועט של מינים שעקביים בהחזקת טריטוריה זהה גם מחוץ לעונת הקינון. בעבודה זו מוצע כי טריטוריאליות מחוץ לעונת הקינון בצופיות עשויה להוות אמצעי להשקעה בשמירת הקשר הזוגי, כך שיתקיים גם בעונת הקינון, ובעקבות כך גם הבטחת האבהות.

1. בני הזוג נוכחים בטריטוריה 26% מהזמן; אחד מבני הזוג נוכח 16% מהזמן; שני בני הזוג בו-זמנית 10% מהזמן; הזכר לבדו 13%; והנקבה לבדה 3% מהזמן. השונות בין הפרטים במרכיב הנוכחות גבוהה: 30% מהזכרים ומהנקבות נעדרים לחלוטין מהטריטוריה; 30% מהנקבות נוכחות 25%-30% מהזמן, ו- 40% מהן נוכחות רק 5%-15% מהזמן; מחצית מהזכרים נוכחים כ- 40% מהזמן, ו- 20% מהם נוכחים רק כ- 7% מהזמן.

2. הזכר אינו שר שירה מלאה ואינו בולט בשטח בעמדה חשופה, אלא נמצא 74% מהזמן בממוצע בסבך, פי 3 יותר מאשר בזמן עונת הקינון. לעומת זאת, הווקאליות הכללית שלו היא 83% מהזמן, בדומה לעונת הקינון. הנקבה ווקאלית 50% מהזמן, קרוב לפי 2 יותר מאשר בעונת הקינון.

3. יחס הזוויגים של 1:נקבה : 5-6 זכרים נמצא בין הפרטים שמשוטטים בטריטוריות.

4. בניסוי חשיפה לפולש, מתקצר זמן איתור הזכר הטריטוריאלי למחצית לעומת קבוצת הביקורת; הזמן לאיתור הנקבה מצטמצם בכרבע יחסית לקבוצת הביקורת. קיצור זמן איתור בעלי הטריטוריה משמש כמדד נוסף לתוקפנות ולשמירה עליה, וכמדד לעניין של הנקבה בזכר הפולש. לא נמצא הבדל מובהק בין הניסוי לקבוצת הביקורת ב: מיקום בני הזוג (מרכז הטריטוריה לעומת גבולותיה); ווקאליות של הזכר והנקבה; מספר הזרים בטריטוריה; שיעורי הנוכחות של בעלי הטריטוריה. הניסוי מאשר את אמינות הנתונים שנאספו על נוכחות הצופיות, למרות הקושי באיתורן, וכי הערכת הנוכחות דומה למצוי.

• שמירת הנקבה (Mate guarding)

ניתוח נתוני המרכיבים ההתנהגותיים והאחרים בהקשר של זוגיות נעשה לפי שלבי הפוריות של בת הזוג של כל זוג מקנן, ללא קשר לתאריך בעונה, והשוואה לתקופה שמחוץ לעונת הקינון (הגדרות לשלבי הפוריות ראה שיטות). שלב הפוריות הוא השלב בו תתכן תחרות זרע, אם הנקבה תזדווג עם זכר אחר או נוסף לבן-זוגה החברתי, וכתוצאה מכך תתאפשר אבהות מחוץ לקשר הזוגי. ממצאים עיקריים:

1. בכל שלבי הפוריות (השלב של לפני-הפוריות, שלב הפוריות, ושלב אחרי-הפוריות) ומחוץ לעונת הקינון, אין הבדל מובהק במרחק הפיזי בין בני הזוג. אך בפועל, לרוב צמוד הזכר לנקבה. המרחק המוחלט שנמדד בין בני-הזוג אינו משמש כמדד לשמירת הנקבה בצופיות. נראה כי מדידה של מרחק ההיטלים של בני הזוג זה מזה עשויה היתה לשקף טוב יותר את השינויים במרחק בין הזכר לנקבה לפי שלב הפוריות, מאשר המרחק המוחלט ביניהם.

2. הנקבה סמויה רוב הזמן בסבך (91% מהזמן), אך היא עשויה להיות מאותרת על-ידי הזכר על-ידי השמעת קולה (11%-43%). שתיקתה של הנקבה היא כנראה האמצעי שלה להיעלם מהשגחת בן זוגה, ומתחום הטריטוריה.

3. מתוך כמאה וחמישים סילוקי זכר, אלה שנערכו במועד שלאחר סיום בניית הקן, כלומר, סמוך מאוד לתחילת ההטלה, לא הביאו ללכידת הזכרים, עקב צמידותו של הזכר לנקבה והתעלמותו מהזכר

הפולש במלכודת. ניסיונות אלה מראים כי בתקופה זו שמירת הנקבה היא בשיאה. זאת בניגוד להצלחת הלכידות של הזכרים לשם טיבוע מחוץ לעונת הקינון ובשלב של אחרי-הפוריות.

4. לא נמצאו הבדלים מובהקים בין קבוצת הביקורת לקבוצת הניסוי לסילוק הזכר, בהתנהגות הנקבה בלבד בזמן היעדרות בן-זוגה, ובהתנהגות שני בני הזוג לאחר שחרורו של הזכר. מרכיבי ההתנהגות כללו: נוכחות, מיקום, עמדה, ווקאליות, ומרחק בין בני הזוג לאחר שחרור הזכר. בהיעדר הזכר בניסוי, הופיעו בטריטוריה זכרים זרים פי 5-6 בהשוואה לקבוצת הביקורת, ונקבות זרות פי 10. הזדווגות עם הזכרים הפולשים לא נצפתה אך חיזור אחרי הנקבות נצפה. חיזור וניסיונות הזדווגות בין בני-הזוג נצפו מיד עם שחרורו של הזכר בניסויים, לאחר היעדרותו שנמשכה שעה.

• "חלונות EPC" - ההזדמנות ל-Extra-Pair Copulation

ההיעדרות הגבוהה של שותף או שותפה לקינון באחד משלבי הפוריות, עשויה להצביע על פרק זמן המנוצל להזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי, ושהרווח מכך, כנראה עולה על המחיר. EPC לא נצפתה בעבודה זו אלא החיזורים הנילוים.

א. **לנקבה** - "חלונות EPC" הם בשלב של לפני-הפוריות ובשלב הפוריות עצמו, שהם שונים באופן מובהק מהשלב של אחרי-הפוריות, במרכיבים הבאים: 1. בשלב של לפני-הפוריות ובשלב הפוריות היעדרות הנקבה מהטריטוריה כפולה (65% מהזמן) מאשר אחרי-הפוריות (34% מהזמן); 2. הנקבה ווקאלית ב- 40% מהזמן בשלבים לפני-הפוריות ובפוריות, בדומה לתקופה שמחוץ לעונת הקינון (50%), לעומת כ- 10% מהזמן בשלב אחרי-הפוריות; 3. הנקבה נמצאת בשולי הטריטוריה ב- 4% מהזמן בשלב הפוריות, וב- 2.6% מהזמן אחרי-הפוריות; 4. הנקבה נמצאת בשלב של לפני-הפוריות ובשלב הפוריות בעמדה חשופה ב- 17% מהזמן, לעומת 3% בשלב של אחרי-הפוריות; 5. מחוץ לעונת הקינון, הנקבה מתקרבת לפולש בניסוי למרות ההפרעות של בן-זוגה, בשיעור דומה לזה שניגש בן-זוגה, ובניגוד למתרחש בעונת הקינון בה נמנעת הנקבה מלהתקרב לפולש.

ב. **לזכר** - "חלונות EPC" הם בשלב הפוריות של בת-זוגו ובשלב של אחרי-הפוריות, שהם שונים באופן מובהק מהשלב של לפני-הפוריות, במרכיבים הבאים: 1. הזכר נעדר ב- 24% מהזמן בשלב שלפני-הפוריות, אך בשלב הפוריות ואחרי-הפוריות היעדרות עולה ל- 40% מהזמן (הנקבה נשאר בלעדיו בטריטוריה בשלב אחרי-הפוריות פי 4 לערך [24%] מהזמן מאשר בשלב הפוריות והשלב של לפני-הפוריות); 2. הזכר משמיע שירה מלאה בכמצית מהזמן בשלב הפוריות ולפני-הפוריות, לעומת כשליש מהזמן בשלב של אחרי-הפוריות; 3. הזכר נמצא בעמדה חשופה ב- 85% מהזמן בשלב הפוריות ולפניו, לעומת 66% מהזמן בשלב אחרי-הפוריות; 4. הזכר נמצא בשולי הטריטוריה ב- 11% מהזמן בשלב הפוריות, ו- 15% בשלב של אחרי-הפוריות, המהווים פי 4-6 יותר מאשר השלב של לפני-הפוריות (2.3%).

• בחירת הנקבה את בן-זוגה

בהשוואה בין הזוגות המגדלים גוזלי EPP, לבין אלה המגדלים גוזלים גנטיים, ההבדל המובהק היחיד הוא במשך זמן הטריטוריאלי, בין הזכרים החברתיים המוטפלים (מגדלים גוזל EPP) לבין הזכרים החברתיים שאינם מוטפלים (כל גוזליהם הם צאצאיהם הגנטיים) - זכרים מוטפלים הינם

טריטוריאליים 75% מהשנה, לעומת זכרים שאינם מוטפלים, שהם טריטוריאליים כ- 50% מהשנה. לא נמצא הבדל מובהק בין פרטים וזוגות לפי האבהות מחוץ לקשר הזוגי, במרכיבים הבאים:

1. במימדי הגוף של זכרים ונקבות מקננים, גם בהשוואת נקבות יחסית לבני זוגן.
2. בהצלחת הרבייה החברתית (מספר ניסיונות קינון, גודל תטולה, מספר גוזלים, פרחונים, צעירים, ופרטים שהגיעו לבגרות).
3. באורך החיים, שהיה 2.7 שנים בממוצע לזכר, ו- 2 שנים לנקבה.
4. באורך תקופת "הרווקות" בזכרים (בממוצע הם נמצאים 20%-23 מהשנה ללא בת-זוג). נמצא רק מקרה אחד של נקבה רווקה.
5. במשך זמן הטריטוריאליות של נקבות, שהן טריטוריאליות 60% מהזמן בשנה. משך זמן זה אינו כולל "היעדרות מדומה" שלהן מהטריטוריה, לכן בפועל, הטריטוריה תפושה על-ידי הנקבה פרק זמן ארוך יותר מזה המחושב.
6. במרכיבים ההתנהגותיים בין הזוגות המוטפלים לעומת ממוצע האוכלוסייה. לא ניתן היה להשוות בין הזוגות המוטפלים לבין הזוגות שאינם מוטפלים, עקב המדגם הקטן של האחרונים. לכן, גם אין להרחיק בהסקת מסקנות לגבי המתאמים.

לסיכום, בעבודה זו נמצא, כי:

- שלב הפוריות הוא השלב שבו היעדרות שני בני הזוג גבוהה, לכן יש חפיפה ב"חלון EPC" עבור שניהם, למרות היות שלב זה המכריע בקביעת האבהות של בן-הזוג החברתי. בנוסף לשלב זה, יש לזכר "חלון EPC" בשלב של אחרי-הפוריות של בת-זוגו, ולנקבה יש "חלון EPC" בשלב שלפני-הפוריות. שיעורי ההיעדרות הגבוהים של הנקבה הם ממצא עקיף לכך שהנקבה עוזבת את הטריטוריה וכנראה יוזמת הזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי. יתכן שמשך ההיעדרות הגבוה יחסית בתקופה זו מצביע על מרחק שוטטות גדול יחסית לשלב של אחרי-הפוריות. נראה ששמירת הנקבה על-ידי בן-זוגה אינה גורם מגביל את הנקבה, משום שגם כאשר סולק הזכר בניסוי, לא יצאה הנקבה מהטריטוריה, כנראה מסיבות אחרות. "חלון" נוסף להיכרות עם שכנים, עבור הנקבה הוא בתקופה שמחוץ לעונת הקינון, תקופה בה היא נמצאת 17% מהזמן בגבול הטריטוריה, ולא במרכזה, ובה היא ניגשת לזכר הפולש.
- מאפיינים התנהגותיים שונים בין בני הזוג החברתיים המוטפלים לעומת אלה שלא הוטפלו, לא נמצאו, מלבד משך זמן טריטוריאליות – זכרים שהינם טריטוריאליים זמן רב יותר, היו אלה שהוטפלו. לכן, לא ניתן עדיין לענות על השאלה מהו היתרון לנקבה-צופית לשנות את הבחירה הראשונית שלה בזכר חברתי. אך ניתן לומר, כי השיעור הגבוה של אבהות מחוץ לקשר הזוגי בצופיות עשוי לשקף את היותו אמצעי משמעותי, עבור הנקבה, לתיקון הבחירה של בן-זוג חברתי.
- זכרים משקיעים בטריטוריאליות ובשמירת הנקבה גם מחוץ לעונת הקינון, וגם הנקבה טריטוריאליית בתקופה זו. איכות מרכיביהן של ההתנהגות הטריטוריאליית והזוגיות מחוץ לעונת הקינון קטנים באופן מובהק לעומת עונת הקינון. למרות התדירות הנמוכה של מרכיבי ההתנהגות הטריטוריאליית מחוץ לעונת הקינון, 20% מהזוגות ממשיכים להחזיק באותה חלקת שטח מעונת קינון אחת לשנייה, ובהרכב זוגי שהיה זהה לזה שבעונת הקינון הקודמת. השונות הגבוהה, שנמצאה במרכיבים ההתנהגותיים מחוץ לעונת הקינון, עשויה לבטא את ההבדלים האינדיבידואליים בהשקעה בשמירת הטריטוריה והזוגיות. הבדלים אלה בהשקעת הזכר עשויים להיות הבסיס לשינויים בבחירת הנקבה בבן-זוג בעונת הקינון העוקבת, כלומר - האם לשמור על הבחירה הראשונית, כך שהזכר החברתי יהיה גם האב הגנטי לצאצאיה, או לתקן בחירה ראשונית זו על-ידי הזדווגויות מחוץ לקשר הזוגי. שמירת הנקבה כנראה אינה המניע היחיד להבטחת אבהות. בעבודה זו מוצעת ההשערה, כי שמירת הנקבה עשויה להיות אמצעי של הנקבה לבחון את איכות בן-זוגה וכשירותו בתקופה שמחוץ לעונת הקינון. הצעה זו עולה באופן עקיף מן הממצאים.

עוד על הצופית הבוהקת באתר

http://www.yarbirds.org.il/daf/nectarinia_osea.htm

Extra-pair paternity, pair bond and territoriality in the socially monogamous sunbirds, *Nectarinia osea osea*.

Abstract

Extra-pair offspring were found in 57% of the studied orange-tufted sunbird (*Nectarinia osea osea*) breeding pairs. This fact suggests that females may alter their first choice of social male with extra-pair copulations with other males to produce the offspring. The aim of this study was to identify those behavioral characters that may allow distinction among sunbirds, according to which extra-pair copulation and paternity are chosen. The study focused on collecting behavioral data on territorial males and females, including daily investment in territoriality and in pair bond, according to the fertility stages of each female, in the breeding season and in the non-breeding season. The behavioral characters were collected by: 1. annual observations on the breeding pairs using the Time Activity Budget method; 2. examining pair bond and territoriality in the presence of an artificial intruder during the non-breeding season, and following temporary male removal before egg laying.

The main results were as follows:

- Frequency of extra-pair paternity (EPP) in the population

Out of 299 ringed sunbirds, parentage analysis was made for 41 chicks using DNA fingerprinting with multilocus R.18 probe. 57% of the breeding pairs had at least one extra-

pair chick. Of the nestlings, 20% were sired by extra-pair males, in a total of 27% of the broods.

- Non-breeding season territoriality

The total presence of couples was 25% of the time; one of the partners was present 16% of the time; both partners were present 10% of the time; male only was present 13% of the time; female only was present 3% of the time. The variance among sunbirds was high: 30% of males and females were absent during this period; of the females – 30% were present 25-30% of the time, and 40% were present only 5-15% of the time; of the males – 50% were present 40% of the time, and 20% were present 7% of the time. Males did not sing the full song, and spent 74% of the time in the bush, 3 times longer than in the breeding season. However, male total vocalization was 83% of the time, similar to the values in the breeding season. The female was twice as vocal as in the breeding season. Sex ratio of the floaters in territories was 1_{female}:5-6_{males}. Exposing the owners of territories to an intruder, and thus inducing reaction, reduced the time taken to locate a sunbird by the observer – ½ that of the control for males, and ¾ that of the control for females. Exposing the territory owner to an intruder did not affect the presence, confirming confidence in the presence data collected. There were no significant differences between experiment and control in position within the territory (center-borders), vocalization of males and females, and the number of floaters in the territories. Reacting to the decoy, or remaining close to it, may not directly reflect territorial aggressiveness, since other limiting factors, such as mate guarding, are functional and change with the season or among birds.

- Mate guarding

The distance between males and females was not significantly different among the fertility stages (before fertile, fertile, after fertile) and out of the breeding season. The female spends most of the time (91%) in the bush, but the male can find her according to her vocalization (11%-43%). Lack of vocalization may thus be one of the means for the female

to evade her guarding mate and disappear out of territory. During the three fertility stages, the number of invading females was zero, while out of the breeding season there were on average 0.3 females per territory. During breeding, 0.4 invading males per territory were present, but this rose 4-fold during the out of breeding season. Out of 150 male decoy experiments, those experiments that took place after nests were already built did not succeed in removing the territorial males, since these were following their mates and ignored the decoy. This period would appear to be the peak time of mate guarding. Behavioral parameters of the female after removal of its mate, and of both partners after releasing the male, were not significantly different from those of the control. The parameters examined were presence, position, location, vocalization and distance between partners. During the absence of the territorial males, 5-6-fold more invading males appeared than in control, and 10-fold more females. Courtship and copulation attempts between the partners were observed after releasing the male.

- “EPC windows” – the opportunity for extra-pair copulations

The high rate of a partner's absence during one of the fertility stages, may indicate an extra-pair copulation opportunity, in which the benefits outweigh the cost. “EPC windows” for the female are during the “before fertility” and fertility stages, which significantly differ from the “after fertility” stage in the following: before and during fertility stages, the female was absent 65% of the time, but after fertility only 34% of the time; the female remained on the borders of her territory 4% of the time during the fertility stage, and 2.6% after fertility; female vocalization was 40% before and during fertility stages (similar to out of breeding season – 50%), but only 10% after fertility; the female remained in an exposed location 17% of the time before fertility and during fertility, but only 3% after fertility. During the out of breeding season, females approached the decoy males, even though their mates were chasing them, in contrast to the breeding season, in which females avoided the decoy. “EPC windows” for the male are during the fertility stage and after fertility of its mate: before fertility, male absence was 24% of the time, but during and after fertility male absence was

40% of the time; the female remained alone in the territory 24% of the time after fertility, 4-fold more than before and during fertility; the male sang the full song 50% of the time before and during fertility stages, but only about 30% of the time after fertility; males were found in an exposed location 85% of the time before and during fertility, but only 66% after fertility; males were located on the territory border 2.3% of the time before fertility, but 11% and 15% of the time during and after fertility, respectively.

- Female choice

Comparison between pairs that had extra-pair chicks and those that did not, revealed the following: 1. There were significant differences in territoriality periods of males – cuckolded males were territorial 75% of the year, in comparison with non-cuckolded males, which were territorial 50% of the year. 2. There were no significant differences in body measurements of males, females, and females in relation to their mates. 3. There were no significant differences in breeding success (number of breeding attempts, clutch size, brood size, number of fledglings and young, and the number of offspring as adults). 4. No significant differences in life span (average 2.7 years for males, 2 years for females). 5. No significant differences in “bachelor” time of males (average 20-23% of the year without a female mate). Only one case of a single female was found. 6. No significant differences in territoriality periods of females (average 60% of the year). This latter value does not include a false absence of the females, thus making the actual territorial time longer than the calculated one. 7. No significant differences were found in behavioral parameters between cuckolded pairs and the averaged pairs in the population. Comparison with the non-cuckolded pairs was not possible because of the small sample size. Thus, caution should be taken in drawing conclusions.

In summary, in this study we found that:

- Males invest in territoriality and in the pair bond also during the out of breeding season. Out of the breeding season, females are also territorial. The frequency of

territorial behaviour and pair bond is lower out of the breeding season. However, among 48 breeding pairs, 20% continued to hold the same territory, with the same partners, from one breeding season to the next. These findings may suggest that mate guarding has another role, in addition to parentage insurance: it may be a means for the female to test the fitness and quality of her mate. The high variance in behavioral components of the out of breeding season territoriality may express the individual variance in pair bond and territorial investment. This variance may provide the basis for changes in female decisions during the following breeding season – whether to maintain fidelity, ensuring that the social mate will sire the chicks; or whether to broaden this option by extra-pair copulation.

- The fertility stage is crucial in determining parentage. However, both males and females are mostly absent from their territory during this period, thus offering an overlap in their individual “EPC windows”. In addition, another “EPC window” for the male occurs after the fertility stage, and another “EPC window” for the female before the fertility stage. Another “window” for females to visit neighbours is during the out of breeding season, at which time they remain 17% of the time on the border rather than in the center of their territory. The high rate of absence of the female from the territory may offer indirect evidence that they leave the territory and initiate extra-pair copulations. Mate guarding may not be a limiting factor for the female, since during the male removal experiment females remained in their territories, probably because of other costs.
- Behavioral differences were not found between cuckolded males and non-cuckolded ones, except for the length of territoriality. Thus, the advantages for females seeking extra-pair copulations are not yet understood. However, the high rate of extra-pair parentage in sunbirds may suggest that it is an important means for females to broaden their original choice of a social mate.