

University of Groningen

## Fighting for fitness

Salomons, Henri Martijn

**IMPORTANT NOTE: You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.**

*Document Version*

Publisher's PDF, also known as Version of record

*Publication date:*

2009

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

*Citation for published version (APA):*

Salomons, H. M. (2009). *Fighting for fitness: Telomeres, oxidative stress and life history trade-offs in a colonial corvid*. s.n.

### Copyright

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

The publication may also be distributed here under the terms of Article 25fa of the Dutch Copyright Act, indicated by the "Taverne" license. More information can be found on the University of Groningen website: <https://www.rug.nl/library/open-access/self-archiving-pure/taverne-amendment>.

### Take-down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.



Samenvatting

## **De strijd on fitness**

Telomeren, oxidatieve stress en levensloop afwegingen  
in een kolonie kauwen

## Levensloop afwegingen

De evolutie theorie gaat ervan uit dat elk individu zijn gedrag afstemt op het maximaliseren van zijn fitness. Hiermee wordt in andere woorden bedoeld dat individueel gedrag erop gericht is om relatief gezien zoveel mogelijk genen door te geven aan de volgende generaties door het produceren van zoveel mogelijk nakomelingen die zelf ook weer succesvol kunnen reproduceren. Gedurende het leven zal elk individu hiervoor talloze beslissingen moeten maken. Deze beslissingen kunnen zowel op de korte als op de lange termijn effect hebben op de fitness van het individu en betreffen met name het verdelen van beschikbare hulpbronnen zoals tijd en voedsel in reproductie en overleving.

Omdat hulpbronnen gelimiteerd zijn, zal elk individu een afweging (trade-off) moeten maken met betrekking tot zijn gedrag. Een klassiek voorbeeld betreft de reproductieve inspanning; de investering in een groter aantal nakomelingen kan nadelige gevolgen hebben voor de eigen overleving, en kan ook leiden tot een lagere kwaliteit van de afzonderlijke nakomelingen. Hierdoor zou het uiteindelijke fitnessvoordeel lager kunnen zijn wanneer er teveel nakomelingen worden geproduceerd. Ondanks dat er in de literatuur veel voorbeelden te vinden zijn van dit soort afwegingen, is er vrij weinig bekend over hun evolutionaire drijfveren.

In dit proefschrift wordt onderzocht wat de drijvende krachten zijn achter deze afwegingen en in welke mate dit soort afwegingen een rol spelen in het leven van zowel opgroeiende als ook volwassen kauwen. Hiertoe werd voor een groot aantal vrij-levende individuen (in het veld individueel te herkennen door middel van kunststof code-ringen om de poten) nauwkeurig bijgehouden wat hun reproductieve inspanning en succes was en of dit samenhang met hun lichaamsconditie en overleving en werd ook de groei van hun jongen tot aan het uitvliegen gevolgd. De kauw is een bijzonder geschikte vogelsoort voor een dergelijke indivi-

duele benadering; kauwen zijn zeer trouw aan de plaats waar zij broeden (in de meeste gevallen zal elk paar in dezelfde nestkast willen broeden als het voorgaande jaar), wat het verzamelen van data over meerdere jaren uiteraard vergemakkelijkt. Ook zijn kauwen trouw aan elkaar. Waar andere soorten (inclusief de mens) zich nogal eens buitenechtelijke escapades veroorloven, zijn de jongen in het nest van een mannelijke kauw vrijwel altijd van hemzelf en blijft een paartje (soms wel afhankelijk van het broedsucces) over meerdere jaren trouw aan elkaar.

Om fitness afwegingen in het leven van kauwen te onderzoeken hebben wij een broedselgrootte experiment uitgevoerd. Tijdens dit experiment (hoofdstuk 3-5) werden jongen uitgewisseld tussen nesten waardoor het natuurlijke aantal jongen in het nest werd vergroot of verkleind. Kauwen leggen gemiddeld zo'n 4-5 eieren welke bebroed worden door het vrouwtje. Tijdens de incubatieperiode van ongeveer 16 dagen wordt zij gevoerd door haar partner. Vervolgens zorgen beide ouders voor de jongen tot deze het nest verlaten rond de leeftijd van 30-35 dagen. Voor de manipulatie werden, 4-5 dagen na het uitkomen van de eieren, uit bepaalde broedsels twee jongen weggehaald en deze werden in andere broedsels geplaatst. Op deze manier ontstonden er twee groepen van ouders die gemiddeld twee of gemiddeld zes jongen moesten grootbrengen. Hierdoor werd de reproductieve inspanning van de ouders gemanipuleerd en tegelijkertijd de opgroeiomstandigheden van de jongen. Vervolgens hebben we bestudeerd of en hoe ouders en jongen compenseren voor de veranderde behoefte aan en/of beschikbaarheid van hulpbronnen.

Kauwen worden gemiddeld zo'n vijf jaar oud. Er is echter een grote spreiding in leeftijd waar te nemen. Zo werd bijvoorbeeld vlak voor het afronden van dit proefschrift een pas overleden vrouwtje gevonden, die als volwassen (ouder dan twee jaar) kauw geringd werd in 1996 (kleurcode: Alu-Geel-Geel-Rood). Zij was op het moment van overlijden dus minimaal 15

jaar oud en heeft in alle jaren van 1996 tot en met 2008 gebroed op het BC waarvan de eerste 7 jaar met dezelfde partner! Deze variatie in leeftijd maakte het mogelijk om de effecten van veroudering te onderzoeken. Maar wij waren vooral geïnteresseerd in de vraag of een verhoogde reproductieve inspanning zou leiden tot een snellere veroudering.

Om de effecten van de manipulatie op conditie en fitness te onderzoeken hebben we gebruik gemaakt van een aantal parameters die geacht worden in verband te staan met conditie en fitness. Deze parameters zijn lichaamsgewicht, lichaamsgrootte, de hoeveelheid rode en witte bloedcellen en indicatoren van reproductieve inspanning of capaciteit zoals legselgrootte en de grootte van de eieren. Alhoewel deze parameters vaak met elkaar correleren zijn er ook tegenstrijdige resultaten met betrekking tot overleving en fitness. Daarom wordt er voortdurend gezocht naar alternatieve parameters. Een belangrijke kandidaat die de laatste jaren sterk in populariteit is toegenomen is oxidatieve stress in combinatie met de schade die dit kan veroorzaken aan lichaamscellen en DNA. Oxidatieve stress wordt veroorzaakt door zuurstofradicalen die vrijkomen bij de metabolische activiteit in het lichaam. Omdat de metabolische activiteit toe zal nemen bij verhoogde inspanning zullen ook de gevolgen van oxidatieve stress meer zichtbaar zijn bij individuen met verhoogde inspanning. In dit proefschrift wordt onderzocht of de verhoogde reproductieve inspanning en de verwachte lagere fitness van individuen verklaard zouden kunnen worden door een verhoogde mate van oxidatieve stress en DNA-schade.

## Sociale hiërarchie

---

Een tweede component van het onderzoek in dit proefschrift betreft de rol van dominantie in een kauwenkolonie (Hoofdstuk 6-8). Observatie van een groep kauwen leert al snel dat er veel gedreigd en gevochten wordt. De uitkom-

sten van deze gevechten zijn echter niet zo chaotisch en willekeurig als ze op het eerste gezicht lijken. In elke kolonie blijkt er namelijk een behoorlijk stabiele rechte lijnige rangorde te zijn. Hierdoor zullen bepaalde individuen dus beter in staat zijn om aan hulpbronnen te komen dan anderen, wat weer effecten kan hebben op de afwegingen die gemaakt zullen worden. Om de positie van individuele kauwen in de hiërarchie te weten te komen werd elk jaar voor het broedseizoen voedsel aangeboden in kleine voerputjes. Deze putjes waren 10 cm in doorsnede, waardoor er maar één kauw (eventueel met partner) per keer kon eten. Door te observeren welke kauwen konden eten en welke er juist door deze kauwen weggejaagd werden kon worden vastgesteld wie er dominant was en wie juist niet. Deze informatie werd vervolgens gebruikt om te onderzoeken of er een verband was tussen de sociale status van een individu en diens fitness.

## De belangrijkste resultaten

---

Om te beginnen hebben we gekeken in hoeverre DNA-schade mogelijk iets zou kunnen vertellen over de levensgeschiedenis van individuele kauwen en/of over hun levensverwachting (Hoofdstuk 2). Hiertoe werd voor alle kauwen op verschillende momenten de telomeerlengte gemeten. Telomeren zijn lange DNA sequenties aan het einde van elk chromosoom. Ze bestaan uit een reeks van herhaalde combinaties van baseparen (TTAGGG<sub>n</sub>) die genetisch gezien geen functie lijkt te hebben. In het laboratorium werd reeds aangetoond dat met name oxidatieve stress ervoor zorgt dat deze telomeren korter worden. Net zoals recent aangetoond in een aantal andere diersoorten (inclusief mensen), vonden wij ook in kauwen dat de telomeerlengte korter is in oudere individuen. Bovendien bleek dat de lengte van de telomeren, maar met name de snelheid waarin ze korter werden, een voorspelling gaf over de kans dat dat individu het volgende jaar terugkeerde

in de kolonie. Dit was de eerste keer dat zo'n verband in vrijlevende dieren werd aange-toond.

Verder hebben wij gevonden dat kauwen die meer jongen moesten verzorgen meer in-spanning leverden maar toch minder succesvol waren in vergelijking met kauwen met verkleinde broedsels. Jongen in vergrootte broedsels groeiden minder goed en waren ook lichter dan hun broertjes en zusjes die opgroeiden in verkleinde broedsels (Hoofdstuk 3). Bovendien bleek dat de opgroeiende jongen verschilden in de hoeveelheid witte en rode bloedcellen en ook in de mate van oxidatieve stress (Hoofdstuk 3) en telomeerlengte (Hoofdstuk 4). Opvallend hierbij was dat de effecten bleken te verschillen tussen zonen en dochters. In dochters kwamen de gevolgen van het manipuleren van de broedselgrootte met name tot uiting in de groei, terwijl in zonen juist de fysiologie meer werd beïnvloed.

In dit proefschrift hebben we bevestigd dat het vergroten van broedsels de omstandigheden tijdens de groei negatief beïnvloedt, waardoor de fitness lager was voor jongen uit vergrootte broedsels. Het meest opvallend hierbij is het negatieve effect op het uitvlieggewicht van de jongen, welke een voorspelling geeft voor de overleving in het eerste levensjaar. Gezien het negatieve effect op de groei van dochters zou met name de fitness van dochters beïnvloed moeten worden. Echter op basis van de effecten op telomeerlengte is de voorspelling dat zonen misschien wel net zoveel last van de manipulatie hebben als dochters, maar dat dit effect zich anders manifesteert. Alhoewel deze resultaten dus een mogelijk verband aantonen tussen opgroeiomstandigheden en fitness, is het gegeven dat het meten van één enkele parameter niet het hele verhaal hoeft te vertellen misschien nog wel de belangrijkste boodschap. Het is zeker om die reden dan ook erg belangrijk om de daadwerkelijke fitness te bepalen van de uitgevlogen nakomelingen, met name om te onderzoeken of er een verschil is tussen zonen en dochters in fitness. Deze data

ontbreken echter nog in dit proefschrift; de kauw is, gezien de duur van een promotie onderzoek, eigenlijk een net iets te lang levende soort. Hierdoor weten we nog niet genoeg over de levensduur en reproductie (en dus fitness!) van onze gemanipuleerde kauwen.

Ondanks dat het vergroten van broedsels de reproductieve inspanning van de ouders verhoogde, bleken de effecten op de lichaamsconditie van deze ouders slechts zwak (Hoofdstuk 5). Ouders lijken dus weinig hinder te ondervinden van de manipulatie. Dit is echter onwaarschijnlijk aangezien de effecten op de kwaliteit van de jongen aangeven dat de omstandigheden in vergrootte broedsels duidelijk niet optimaal waren. Het lijkt waarschijnlijker dat, hoewel ouders hun inspanning wel verhogen, er een grens is aan de mate waarin zij dit doen. Mogelijk zijn hierbij de eigen overlevingskansen van doorslaggevend belang wat kan verklaren waarom er geen duidelijke effecten werden waargenomen op de conditie van de ouders. Voor een dergelijke conclusie zijn echter meer data nodig met betrekking tot de daadwerkelijke fitness-kosten van zowel ouders als jongen.

Een hoge positie in de sociale hiërarchie heeft veel voordelen. Kauwen die dominant waren konden gemakkelijker een voedselbron monopoliseren, maar zoals eerder onderzoek aantoonde bijvoorbeeld ook extra nestkasten bezet houden als een soort verzekering voor het geval de eerste optie onbruikbaar zou worden. Logischerwijs mag verwacht worden dat zulke voordelen ertoe zullen leiden dat de fitness van deze individuen hoger zal zijn door de productie van meer jongen van een hogere kwaliteit in vergelijking met individuen met een lagere rang en/of dat de overleving van individuen met een hoge rang beter zou zijn. Inderdaad bleken kauwen met een hoge rang in een kolonie in Leicestershire (Engeland) een beter reproductief succes te hebben dan kauwen met een lage rang. In de kolonie in Haren bleek dit echter niet het geval (Hoofdstuk 6). Sterker nog, in de kolonie in Haren bleken

kauwen met een hoge rang het over een groot aantal jaren juist veel slechter te doen dan laag geplaatste individuen! Niet alleen produceerden kauwen met een hoge rang minder uitvliegende jongen, deze jongen hadden ook een erg laag lichaamsgewicht en waren dus van een lagere kwaliteit. Dit effect leek met name veroorzaakt te worden door een lagere conditie van de vrouw, waardoor zij kleinere eieren produceerde wat vermoedelijk zorgde voor een slechtere start voor haar jongen. Tegelijkertijd werd er geen verschil gevonden in overleving tussen individuen hoog en laag in de rangorde. Hieruit kon worden geconcludeerd dat dominante kauwen in de kolonie in Haren een lagere fitness hebben dan kauwen met een lagere rang.

Gezien het lagere broedsucces van individuen met een hogere status lijken er dus toch ook kosten verbonden aan dominantie. Alhoewel nog niet precies duidelijk is welke kosten dit kunnen zijn, valt hierbij te denken aan een hogere kans op verwondingen en/of een hogere energie-uitgave als gevolg van gevechten om de sociale positie te behouden. In de meeste gevallen zullen deze kosten echter niet opwegen tegen de baten. De lagere fitness voor kauwen met een hoge rang in de kolonie in Haren lijkt hiermee één van de weinige (aangevoerde) uitzonderingen.

Naast dat dominante kauwen een lager reproductief succes hadden, was er nog iets bijzonders aan de hand met hun jongen productie. Het bleek namelijk dat het aantal zonen en dochters in een broedsel afhankelijk was van de positie van de ouders in de sociale hiërarchie (Hoofdstuk 7). Van 1998 tot en met 2002 produceerden dominante paren meer zonen dan dochters, terwijl paren lager in de rangorde juist meer dochters produceerden. Los van de vraag waardoor dit verschil veroorzaakt kon worden werd het verhaal nog gecompliceerder toen bleek dat dit verband niet constant was. In 2004, 2005 en 2007 kregen dominante paren namelijk juist meer dochters. Tot nu toe hebben we nog niet kunnen verklaren waarom (laat

staan waardoor) de investering in zonen dan wel dochters in kauwen samenhangt met de positie in de sociale hiërarchie. In kauwen zijn mannen 5-10% groter dan vrouwen en dit zal vermoedelijk tijdens de groei ook verschillende kosten met zich meebrengen. Bovendien hebben de resultaten van het broedselgrootte experiment aangetoond dat zonen en dochters verschillen in de respons op de manipulatie. Om die reden zou er dus een verband verwacht kunnen worden tussen de beschikbaarheid van hulpbronnen (en als zodanig dominantie) en de investering in een bepaald geslacht. Het vergelijken van jaren die verschillen in het verband tussen dominantie en het aantal zonen en dochters zou mogelijk kunnen helpen bij het oplossen van dit vraagstuk. Het blijkt namelijk dat in jaren waarin dominante paren meer zonen produceren er in totaal in de kolonie juist meer dochters worden geboren en vice versa. Dominante paren produceren dus altijd het zeldzame geslacht, wat evolutionair gezien een slimme strategie zou zijn. Tegelijkertijd is het echter zeer onwaarschijnlijk dat dit dé verklaring is voor de gevonden relaties, aangezien het impliceert dat kauwen precies kunnen inschatten wat het geslacht is van de jongen die op hetzelfde moment geproduceerd worden door de andere leden van de kolonie.

Het is nog onduidelijk wat de kolonie op het Biologisch Centrum nu zo bijzonder maakt dat kauwen met een hoge rang een lager succes hebben. Wat echter direct opvalt in vergelijking met bijvoorbeeld de Engelse kolonie (waar het succes wel toeneemt met dominantie) is de afstand tussen de nestkasten. Op het Biologisch Centrum hangen deze veel dichter bij elkaar ( $\pm 2$  meter ten opzichte van  $\pm 8$  meter in Engeland), waardoor er waarschijnlijk veel meer interacties plaatsvinden tussen de afzonderlijke kauwenparen. Omdat dominante kauwen sowieso al meer (agressieve) interacties hebben, zou het zo kunnen zijn dat de hogere dichtheid vooral voor hen nadelige gevolgen heeft. Hierbij valt te denken aan een grotere kans op verwondingen door gevechten of een

hogere frequentie aan 'huiselijk geweld', een gedrag dat af en toe in de kolonie is waargenomen. Ook zou het kunnen zijn dat de hogere dichtheid sub-optimale concentraties van hormonen veroorzaakt, zoals bijvoorbeeld van het hormoon testosteron waarvan bekend is dat het de broedzorg nadelig beïnvloedt. Wellicht zal hierover in de toekomst meer duidelijkheid worden verkregen door bepaling van hormoonconcentraties in de bloedmonsters die tijdens dit onderzoek zijn genomen. Mogelijk kunnen deze hormoonspiegels ook meer licht werpen op de relatie tussen dominantie en de investering in zonen en dochters, aangezien studies in sommige andere soorten reeds hebben aangetoond dat de geslachtsbepaling mede onder invloed staat van hormonen.

## Tot slot

---

Ondanks dat we een hoop te weten zijn gekomen over de afwegingen die kauwen maken tijdens hun levensloop, blijven er altijd vragen onbeantwoord en zijn er even zovele vragen bij gekomen. Met name met betrekking tot de daadwerkelijke fitness van zowel ouders als uitgevlogen jongen is er nog veel onduidelijkheid. Zoals gezegd komt dit vooral doordat een groot deel van de kauwen die in dit proefschrift een rol spelen nog steeds in leven is. Het zou bijvoorbeeld best zo kunnen zijn dat ouders met vergrootte broedsels op de langere termijn wel nadelige gevolgen zullen ondervinden van de manipulatie in bijvoorbeeld overleving of toekomstige reproductie. Ook zou het erg interessant zijn om te weten te komen of er een verschil is in fitness tussen zonen en dochters en welk geslacht dan het meest gevoelig is voor de manipulatie. Doordat het onderzoek aan deze zelfde kauwen nog zeker vier jaar door zal gaan kan in de toekomst wellicht meer duidelijkheid omtrent deze interessante vragen verkregen worden.



