

University of Groningen

Costs of avian incubation

de Heij, Maaïke Elisabeth

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:

2006

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

Citation for published version (APA):

de Heij, M. E. (2006). *Costs of avian incubation: How fitness, energetics and behaviour impinge on the evolution of clutch size*. 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).

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.

Dutch summary – Nederlandse samenvatting

“In mei leggen alle vogels een ei”.

Is dit nu wel zo?

Leggen *alle* vogels in mei een ei?

Leggen alle vogels *alleen in mei* een ei?

Leggen alle vogels *één* ei?

Het moge duidelijk zijn; voor ecologen houden de vragen niet op bij deze volkswijsheid. Integendeel! Hier beginnen de vragen pas. Wat bepaalt of een vogel een broedpoging begint? Wat bepaalt de dag waarop een vogel het eerste ei legt? En wat bepaalt het aantal eieren dat een vogel legt? Dit zijn allemaal vragen die van belang zijn voor het leven van iedere vogel; voor ecologen behoren ze tot de levensgeschiedenis van een vogel. Soorten variëren in hun levensgeschiedenis. Ecologen zijn geïnteresseerd in deze variatie. Ze willen begrijpen hoe deze variatie tot stand is gekomen. In dit onderzoek richt ik me op één van deze vragen: wat bepaalt het aantal eieren dat een vogel legt? Deze vraag houdt ecologen al lang bezig, maar blijft een interessant fenomeen dat we nog niet volledig begrijpen.

Natuurlijke selectie

Ecologen zien het aantal eieren dat een vrouwtje legt als een ‘beslissing’ van haar of het ouderpaar. Gegeven een bepaalde set aan mogelijkheden, besluit een vrouwtje een bepaald aantal eieren te leggen. Ze had meer of minder eieren kunnen leggen, maar hier heeft ze niet voor gekozen. Nu is het niet zo dat ecologen denken dat vogels dergelijke beslissingen weloverwogen maken. Ecologen denken dat vogels gedragsregels gebruiken waarmee ze op hun omgeving kunnen reageren; ze kiezen niet bewust. Een bepaalde ‘beslissing’ van een dier is de uitkomst van evolutie door het proces van natuurlijke selectie. Ecologen gaan ervan uit dat door natuurlijke selectie die individuen overblijven die het beste zijn aangepast aan hun omgeving. Deze individuen produceren namelijk de meeste nakomelingen en hebben dus de grootste bijdrage aan de volgende generatie; anders gezegd ze hebben het hoogste broedsucces of in vakjargon hoogste ‘fitness’. Als nakomelingen de gedragsregel van hun ouders erven, zal de beste gedragsregel gaan overheersen in de populatie. De eigenschappen van individuen die minder goed zijn aangepast zullen langzaam verdwijnen.

Legselgroottebeslissingen

In termen van legselgroottebeslissingen betekent dit dat we verwachten dat een ouderpaar het aantal eieren legt dat hen het grootste aantal nakomelingen zal opleveren. Hierbij geldt niet *per se* dat hoe meer eieren het ouderpaar legt, hoe meer nakomelingen ze produceren. Veel vogels leven namelijk meerdere jaren en reproduceren dus ook meerdere keren in hun leven. Bij het beslissen over het leg-

gen van meer of minder eieren moet een ouderpaar dan ook een keuze maken tussen investeren in het huidige legsel en investeren in hun eigen toekomst. Hoe minder ze investeren in zichzelf, hoe lager de kans dat ze overleven naar het volgende jaar en hoe lager dus de kans dat ze nog een keer reproduceren.

Om de legselgrootte van een individu te begrijpen, moeten we op zoek gaan naar de kosten en de baten van een bepaald gedrag. In dit geval de kosten en de baten van het hebben van een grotere of kleinere legselgrootte.

David Lack

Het onderzoek naar legselgrootte beslissingen heeft een belangrijke impuls gekregen door het werk van de Engelse ornitholoog David Lack in 1947. Het was hem opgevallen dat legsels over het algemeen klein waren. Als ouders zoveel mogelijk nakomelingen wilden produceren voor hun bijdrage aan de volgende generatie, waarom legden ze dan zo weinig – soms slechts één – ei(eren)? Daarnaast merkte hij dat als je eieren uit het nest haalde in de periode dat de vrouw eieren produceerde, deze eieren gewoon vervangen werden. Schijnbaar was het produceren van een ei niet zo duur. Naar aanleiding van deze twee waarnemingen, kwam David Lack met het idee dat het leggen van eieren niet de beperkende factor was. In plaats daarvan stelde hij voor dat het aantal jongen dat een ouderpaar kon voeren, de legselgrootte bepaalde. Met andere woorden, een ouderpaar moest zijn legselgrootte afstemmen op het aantal jongen dat ze kon grootbrengen.

Broedselmanipulaties

Om te onderzoeken of een ouderpaar inderdaad het aantal eieren legt dat is afgestemd op het aantal jongen dat ze kan grootbrengen, hebben ecologen experimenten uitgevoerd; zogenaamde 'broedselmanipulaties'. Om de legselgroottebeslissing van een ouderpaar te onderzoeken, wil je het liefst hetzelfde ouderpaar meerdere malen onder dezelfde omstandigheden bestuderen; elke keer met een ander aantal jongen in het nest om groot te brengen. Aangezien dit niet mogelijk is, zoek je drie ouderparen bij elkaar die ogenschijnlijk dezelfde beslissing hebben gemaakt wat betreft legdatum en legselgrootte. Zodra alle jongen van de drie nesten uit het ei zijn, verander je het aantal jongen in het nest; een van de drie ouderparen geef je meer jongen (vergroot), de ander minder jongen (verkleind) en de laatste geef je het zelf gekozen aantal jongen om groot te brengen (controle). Vervolgens volg je de jongen en hun ouders tijdens de rest van het seizoen en het jaar erna. Als een ouderpaar inderdaad het aantal eieren legt dat de meeste nakomelingen oplevert, verwacht je dat de ouderparen die hun zelfgekozen aantal jongen moeten grootbrengen de meeste nakomelingen zullen produceren. De ouderparen die minder jongen moeten grootbrengen zullen minder nakomelingen produceren dan ze gekund hadden (want ze hadden minder jongen gekregen). De ouderparen die meer jongen moeten grootbrengen zullen minder nakomelingen produceren (meer jongen gaan dood).

Resultaten broedselmanipulaties

Over de jaren heen hebben onderzoekers broedselmanipulaties uitgevoerd bij verschillende soorten en in verschillende populaties van dezelfde soort. In Nederland hebben onderzoekers onder andere broedselmanipulaties uitgevoerd in twee koolmeespopulaties: de Hoge Veluwe en de Lauwersmeer. In de Hoge Veluwe hebben ze gevonden dat de ouderparen die hun eigen aantal jongen mochten grootbrengen de meeste nakomelingen produceerden. In deze populatie lijken ouders dus inderdaad het aantal eieren te leggen dat afgestemd is op het aantal jongen dat ze kunnen voeren. Onderzoekers in de koolmeespopulatie in de Lauwersmeer hebben echter andere resultaten gevonden. In dit gebied bleken niet de ouders die hun eigen aantal jongen moesten grootbrengen, maar de ouders die meer jongen moesten grootbrengen de meeste nakomelingen te produceren. Deze resultaten hebben de vraag naar voren gebracht waarom koolmezen in de Lauwersmeer niet een groter legsel hebben; ze zijn immers in staat om extra jongen groot te brengen zonder nadelige gevolgen.

Op deze vraag zijn een aantal antwoorden mogelijk. Eén ervan – waar ik me op gericht heb – is dat mogelijk niet alleen het aantal magen dat gevuld moet worden, maar ook het aantal eieren dat warm gehouden moet worden een beperking vormt voor legselgrootte. Als dit zo is, dan moeten ecologen ook de kosten tijdens de broedperiode meenemen om legselgroottebeslissingen te kunnen begrijpen.

Mijn project

In mijn onderzoek ben ik ingegaan op de volgende vragen: “Wat zijn de kosten van het bebroeden van eieren?” en “Zijn deze kosten bepalend voor het aantal eieren dat ouders leggen?“. Mijn proefschrift bestaat uit twee delen. In het eerste deel bespreek ik wat de kosten zijn van het bebroeden van eieren in termen van het aantal nakomelingen dat een ouderpaar kan grootbrengen. In het tweede deel van mijn proefschrift heb ik in meer detail gekeken naar het gedrag en de energiebesteding van vrouwtjes koolmezen. Ik wilde weten hoe eventuele effecten van legselgrootte op de fitness van een individu tot stand zijn gekomen, en heb me daarom gericht op de energetische kosten van broeden in relatie tot legselgrootte.

De koolmees in de Lauwersmeer

Laat ik voordat ik verder ga eerst kort iets vertellen over de koolmees; het studieobject. Koolmezen zijn holtebroeders; om te nestelen gebruiken ze holtes in bomen die gemaakt zijn door andere vogels – zoals spechten. Ze gebruiken ook graag nestkasten, die mensen hebben opgehangen. Een paartje koolmezen begint in april met het bouwen van een nest; dit doen de man en de vrouw samen. Het nest bestaat voor een groot deel uit mos, maar bevat ook haren en/of pluus van andere dieren. Als het nest klaar is, begint de vrouw met leggen; de ‘*eilegperiode*’. Ze legt precies één ei per dag, net zolang tot ze het genoeg vindt. In ons studiegebied - de Lauwersmeer – bevat een legsel gemiddeld negen eieren; de ‘*eilegperiode*’

duurt dus negen dagen. Vervolgens begint de vrouw met het bebroeden van de eieren. De *'broedperiode'* duurt ongeveer 12 dagen. Het bebroeden van de eieren doet de vrouw alleen; de man helpt op zijn hoogst door voedsel te brengen naar de vrouw. Tijdens het bebroeden van de eieren, brengt de vrouw warmte over naar de eieren; ze zorgt zo voor gunstige omstandigheden (temperatuur, luchtvochtigheid, etc) voor de ontwikkeling van embryo's in het ei. Als de jongen uit het ei zijn, voeren beide ouders ze. Gedurende de *'jongenperiode'* vliegen ouders af en aan met voedsel voor de bedelende jongen. Na ongeveer 18 dagen vliegen de jongen uit. Nadat de jongen zijn uitgevlogen, kan een ouderpaar een tweede legsel beginnen afhankelijk van de tijd binnen dat broedseizoen. Als de vogels de winter overleven kunnen ze een jaar later een nieuwe broedpoging doen.

In de Lauwersmeer hebben wij – de onderzoekers – in het bos nestkasten opgehangen; in totaal 200. Elk jaar nestelt een heel aantal koolmezen in deze nestkasten. Wij volgen ieder jaar nauwgezet de broedpogingen van deze koolmezen. We houden van elke koolmees bij in welke nestkast ze nestelt, het aantal eieren dat ze legt en het aantal jongen dat ze grootbrengt. Ieder jong dat geboren wordt in deze populatie krijgt om zijn poot een ring met een unieke code. Iedere broedvogel krijgt kleureringen om de poten voor herkenning. Met andere woorden: elk jaar houden we de burgerlijke stand bij van de koolmeespopulatie.

Deel I: Fitness kosten van het bebroeden van meer of minder eieren

In **hoofdstuk 2** beschrijven we de resultaten van een legselgrootteexperiment. In dit experiment hebben we precies dezelfde aanpak gebruikt als andere onderzoekers gebruikt hebben in de jongentijd. Dit keer hebben we niet het aantal jongen dat ouders moesten grootbrengen gemanipuleerd, maar het aantal eieren dat ze moesten bebroeden. In de broedperiode hebben ouderparen meer (vergroot), minder (verkleind) of hun zelfgekozen aantal eieren (controle) gekregen om te bebroeden. Voordat de jongen uit het ei kwamen, hebben we de eieren weer teruggelegd. Deze ouderparen en hun jongen hebben we vervolgens gevolgd gedurende de rest van hun leven. Om een idee te krijgen hoe herhaalbaar onze bevindingen waren, hebben we het experiment in drie jaren uitgevoerd. Dit is een goede beslissing geweest, want een van de drie jaren bleek duidelijk verschillend van de andere twee jaren. In dat jaar begonnen de vogels later met leggen, legden ze kleinere legsels en investeerden ze niet in een tweede legsel.

Tijdens de eerste broedpoging brachten ouders evenveel overlevende jongen groot, ongeacht het aantal eieren dat we ze lieten bebroeden. Dit suggereert dat er geen duidelijke fitness kosten verbonden zijn aan het bebroeden van meer of minder eieren. In de twee jaar dat ouderparen aan een tweede broedpoging begonnen, echter, hadden ouders van de vergrote groep minder jongen laten uitvliegen. Zijzelf werden een jaar later minder vaak teruggezien; voor koolmezen in onze

populatie betekent dat dat ze hoogstwaarschijnlijk dood zijn. Deze resultaten laten zien dat er wel degelijk fitness kosten verbonden zijn aan het bebroeden van meer eieren. Als we de fitness kosten van het bebroeden van extra eieren integreren met de baten van het grootbrengen van meer jongen, dan kunnen we de legselgroottebeslissingen van de koolmezen in de Lauwersmeer begrijpen. Het zelf “gekozen” aantal eieren leverde de hoogste fitness op! Dit gold in twee van de drie jaren.

Verder is nog interessant om te noemen dat van de vergrote groep zowel de overleving van de man als van de vrouw negatief beïnvloed was. Aangezien bij koolmezen alleen de vrouw broedt, is het verrassend om te zien dat de man ook beïnvloed werd door de te verzorgen legselgrootte. Het is mogelijk dat de vrouw een deel van haar kosten weet af te wentelen op de man. Hij kan zijn aandeel tijdens de broedperiode vergroten door de vrouw te voeren in de nestkast of door in de jongentijd een groter aandeel te hebben in het voeren van de jongen.

In **hoofdstuk 3** heb ik in detail gekeken naar de gevolgen van het bebroeden van extra eieren voor de conditie van de jongen. De conditie van de jongen kan op twee manieren beïnvloed worden door legselgrootte. Als gevolg van de extra eieren in het nest tijdens de broedperiode, kunnen de omstandigheden voor de ontwikkeling van de eieren minder goed geweest zijn. Deze slechtere ontwikkelingsomstandigheden kunnen doorwerken op de conditie van de jongen – dit heb ik effecten *via de eieren* genoemd. De extra eieren in het nest kunnen ook tot gevolg hebben gehad dat ouders meer hebben moeten investeren in het warm houden van de eieren. Als gevolg van deze extra investering in de broedperiode, kunnen de ouders minder investering in het grootbrengen van de jongen; dit zal ook de conditie van de jongen beïnvloeden – ik heb dit effecten *via de ouders* genoemd. In dit hoofdstuk doe ik een voorstel voor een methode om de eieren te verwisselen tussen de verkleinde, vergrote en controle nesten zodat de effecten *via de ouders* en *via de eieren* van elkaar te onderscheiden zijn.

In de twee jaren dat ik deze methode gebruikte, vond ik dat jongen een kortere pootlengte hadden als ze tijdens de broedperiode in een vergroot nest hadden gelegen. Pootlengte is een structurele maat voor een vogel en kan het succes van een individu later in zijn leven bepalen. Vogels die kleiner zijn verliezen vaker een gevecht met degene die groter zijn. Daarnaast hebben vrouwen een voorkeur voor grotere mannen. Hierdoor hebben kleinere mannen minder kans op een partner en dus op nakomelingen. Met andere woorden, kleinere vogels zouden een lagere fitness kunnen hebben. De resultaten in deze studie wijzen erop dat de omstandigheid tijdens de ontwikkeling van de eieren nadelige effecten kan hebben op het latere leven van een jong.

Het onderzoek aan de koolmezenpopulatie in de Lauwersmeer is begonnen in 1993. Vanaf dat jaar is de burgerlijke stand van de mezen bijgehouden. In **hoofd-**

stuk 4 hebben we deze gegevens van alle niet gemanipuleerde koolmezen van 1994 tot 2004 gebruikt om op basis van natuurlijke variatie selectiedruk op legdatum en legselgrootte te schatten. We hebben gekeken naar de variatie in het aantal geproduceerde nakomelingen (genaamd *broedsucces*) in relatie tot natuurlijke variatie in legdatum en legselgrootte. Ten eerste bleek dat in sommige jaren vroeg geboren jongen en in andere jaren laat geboren jongen het beter deden. Deze verschillen in broedsucces hingen samen met de groei van de jongen. Verder bleek dat ouders met grotere legsels relatief vroeg in het voorjaar en ouders met kleinere legsels juist relatief laat in het jaar het hoogste broedsucces hadden. Ook dat hing samen met de groei van de jongen. Het feit dat de verschillen in broedsucces samenhangen met verschillen in groei van de jongen suggereert dat voedsel een belangrijke rol speelt bij het tot stand komen van deze patronen.

Het resultaat van de experimentele studies (de combinatie van legselgrootte - en broedselgrootte - manipulaties) verschilt met de in dit hoofdstuk beschreven patronen. Naar aanleiding van de experimentele studie concluderen we dat de legselgrootte in de koolmeespopulatie in de Lauwersmeer is aangepast; ouders met grotere en kleinere legsels doen het duidelijk slechter. De analyse van de niet gemanipuleerde koolmezen laat echter helemaal geen duidelijke stabiliserende selectie zien, maar laat zien dat in sommige gevallen grootte legsels en in andere gevallen kleine legsels een hogere fitness hebben. Mogelijk heeft dit te maken met het feit dat de koolmezen hun legselgrootte hebben aangepast aan lokale verschillen binnen het onderzoeksgebied.

Deel II: Kosten in energie en gedrag voor de broedende vrouw

Wat bepaalt de dag waarop vrouwtjes beginnen met broeden?

In **hoofdstuk 5** beschrijven we een interessant fenomeen dat we in het broedseizoen van 2002 waarnamen. Meestal beginnen vrouwtjes met het bebroeden van de eieren op de dag dat ze het laatste ei leggen. In het tweede veldseizoen (2002) ontdekten we echter dat een aantal vrouwtjes het begin van broeden uitstelden; soms met slechts één dag, maar in een aantal gevallen met maar liefst acht dagen. Dit verschijnsel intrigeerde ons. De dag van broeden zou – net als de eerste dag van eileg - een strategische beslissing van de vrouwtjes kunnen zijn. Het begin van broeden is daarbij de uitkomst van de afweging tussen de kosten en de baten van het bebroeden van de eieren. In de literatuur doen over dit verschijnsel twee verklaringen de ronde. Een aantal onderzoekers heeft gesteld dat vogels het begin van broeden uitstellen om ervoor te zorgen dat hun jongen later uit het ei komen om synchron met de voedselpiek te geraken (verklaring 1). Andere onderzoekers hebben gesteld dat vogels het broeden uitstellen vanwege de hoge energetische kosten die gepaard gaan met het bebroeden van eieren als het nog koud is (verklaring 2).

Tijdens het broedseizoen hielden we nauwkeurig het begin van broeden en het succes van het nest bij. Daarnaast maten we ook de afmetingen van het nest. Deze afmetingen bleken een goede maat voor de isolatiewaarde van het nest. Dikkere nesten hielden langer de warmte van het nest vast. We vonden een verband tussen het begin van broeden en de dikte van het nest. Vrouwtjes met dikkere nesten stelden het begin van broeden minder vaak en minder lang uit dan vrouwtjes met dunnere nesten. We vonden tevens een negatief verband tussen het uitstellen van broeden en het uitkomstsucces van de eieren. Hoe langer de vrouwtjes wachtten met broeden, hoe lager de kans dat de eieren in het nest uitkwamen.

In dit hoofdstuk leggen we uit dat we deze resultaten zien als ondersteuning voor de tweede verklaring. De kosten van broeden spelen mogelijk een belangrijke rol in de beslissing om het broedbegin uit te stellen, waarbij nestdikte een belangrijke rol speelt.

Wat zijn de kosten van het warm houden van eieren gedurende de nacht?

In **hoofdstuk 6** bespreken we de energie-uitgaven van koolmeesvrouwtjes, die we hebben gemeten terwijl de vrouwtjes een experimenteel vergroot, verkleind of zelfgekozen legselgrootte hadden om te bebroeden. De energie-uitgaven hebben we geschat door het zuurstofverbruik van de vrouwtjes te meten met behulp van een zuurstofmeter. Degelijke metingen worden vaak in het laboratorium gedaan, vanwege de logheid van de zuurstofmeters. Wij hebben echter metingen in het veld gedaan met behulp van twee draagbare zuurstofmeters. Hierbij gebruikten we de nestkast als meetkamer. We deden de metingen 's nachts. Gedurende de nacht heeft de vrouw als voornaamste taak de eieren warm te houden.

Vrouwtjes gaven meer energie uit als zij een experimenteel vergroot legsel bebroedden. Dit suggereert dat de verslechterde overleving (hoofdstuk 2) een direct gevolg kan zijn van de extra kosten van het warm houden van een vergroot legsel. Verder vonden we dat vrouwtjes met dikkere nesten lagere energie-uitgaven hadden. Dit ondersteunt ons idee in hoofdstuk 5 dat nestdikte de kosten van broeden kan beïnvloeden. Een belangrijk resultaat van deze studie is dat de omgevingstemperatuur zo'n sterke invloed had op de variatie in energie-uitgaven. In koude nachten hadden vrouwtjes duidelijk meer energie uitgegeven dan in warme nachten. Temperatuur zou daardoor wel eens een belangrijke rol kunnen spelen in de selectie op de timing van de reproductieperiode in het voorjaar. Immers te vroege vrouwtjes hebben meer kans op koudere en dus energetisch duurdere nachten.

Wat zijn de dagelijkse energiekosten in de broedperiode?

In **hoofdstuk 7** hebben we de energie-uitgaven van vrouwtjes gemeten over 24 uur om te kijken of de legselgrootte gerelateerde kosten die we gedurende de nacht hebben gevonden ook doorwerkten over een gehele dag. De energie-uitgaven van vrouwtjes die hun zelfgekozen aantal eieren bebroedden hebben we ver-

geleken met dat van vrouwtjes die op meer eieren broedden. Om de energie-uitgave te bepalen hebben we vogels ingespoten met zogenaamd “zwaar water”. Dit water bevat zuurstof en waterstofatomen, die gemerkt zijn door ze zwaarder te maken. Tijdens activiteit verbruikt een individu zuurstof en voedsel en produceert koolstofdioxide en water. Bij dit proces worden gemerkte zuurstof en waterstofatomen vervangen door nieuwe, ongemerkte atomen. Omdat zuurstofatomen het lichaam verlaten als koolstofdioxide en water, terwijl de waterstofatomen het lichaam alleen als water verlaten is de verdwijningsnelheid van zuurstofatomen hoger dan van waterstofatomen. Het verschil in verdwijningsnelheid tussen gemerkte zuurstofatomen en gemerkte waterstofatomen is een maat voor de koolstofproductie, en dus de energie-uitgave van de vogel.

Naast de metingen van de energie-uitgave, hebben we het broedgedrag van de vrouw gemeten met behulp van temperatuurmeters. De temperatuur in het nest is gemeten met behulp van een temperatuursensor tussen de eieren. Bij aanwezigheid van de vrouw zijn de temperaturen hoog. Zodra ze het nest verlaat, daalt de temperatuur snel om vervolgens bij terugkomst weer te stijgen. Aan de hand van deze temperatuurswisselingen kan het gedrag van de vrouw worden afgelezen.

Net als in het vorige hoofdstuk, vonden we dat de energie-uitgave sterk beïnvloed werd door de omgevingstemperatuur. We vonden echter geen verschil in energie-uitgaven tussen vrouwtjes van de twee experimentele groepen (controle versus vergroot legsel). Dit was tegen onze verwachting in. Een mogelijke verklaring is dat we een te grove meetmethode hebben gebruikt, of dat individuen te sterk van elkaar verschillen in gedrag en daardoor in energie-uitgaven. Een alternatieve verklaring is dat individuen die meer eieren krijgen om te bebroeden niet meer energie ‘willen’ besteden. In plaats van hun energie-uitgave te verhogen, gebruiken ze energie die ze voor andere activiteiten nodig hadden. Ze kunnen bijvoorbeeld minder energie besteden aan onderhoudsprocessen in hun lichaam, waardoor ze meer vatbaar zijn voor ziektes. Gezien de eerdere gevonden gevolgen van het bebroeden van een vergroot legsel (hoofdstuk 2, 3 en 6), ligt deze laatste verklaring voor de hand. Dit resultaat laat de vraag open hoe precies de effecten op overleving (hoofdstuk 2 en 3) tot stand komen, maar we suggereren dat het tot stand komt door een herverdeling van de energie-uitgave van een individu, en daardoor een verminderde investering in de eigen gezondheid.

Welk gedrag is bepalend voor de hoge kosten?

Overdag broedt de vrouw niet aan een stuk door, maar gaat ze regelmatig van het nest om eten te zoeken. De koolmeesvrouw heeft namelijk niet genoeg reserves om een periode van 12 dagen achtereen te broeden. Aangezien bij koolmezen de man niet helpt met broeden, zullen de eieren in haar afwezigheid afkoelen. Een te sterke afkoeling van de eieren kan de ontwikkeling van de eieren vertragen of zelfs schade toebrengen. De vrouw kan dus niet onbepaald lang van het nest zijn. Voor de vrouw is het dus een kwestie van een balans vinden tussen beide activitei-

ten; eten zoeken is belangrijk voor haar eigen overleving en het bebroeden van de eieren is belangrijk voor haar nakomelingen. In **hoofdstuk 8** hebben we de gegevens uit de twee voorafgaande hoofdstukken (6 en 7) gecombineerd om een schatting te maken van de energie-uitgave tijdens de drie belangrijke activiteiten van broedende vrouwtjes. Dit zijn de kosten van eieren warm houden gedurende de nacht, de kosten van eieren warm houden overdag en de kosten van foerageren buiten de nestkast.

Vrouwtjes gaven overdag meer energie uit dan 's nachts. Dat suggereert dat het warmhouden van de eieren zelf niet de kostbaarste activiteit is. Dit idee werd verder versterkt doordat we vonden dat vrouwtjes minder energie uitgaven als ze een groter deel van de dag op het nest doorbrachten. Dit betekent dat vrouwtjes de meeste energie uitgeven in de periode dat ze van het nest zijn. In een berekening laten we vervolgens zien dat de hoeveelheid voedsel die vrouwtjes nodig hebben om de energie-uitgaven te kunnen bekostigen erg hoog is. Met andere woorden vrouwtjes moeten heel hard werken om genoeg voedsel – zeg energie – binnen te halen in een korte periode. De vraag voor een volgende studie is hoe de vrouw dit allemaal voor elkaar krijgt. Neemt ze bijvoorbeeld meer risico's tijdens het foerageren om zo meer tijd te kunnen besteden aan het zoeken van voedsel of heeft de man een groter aandeel in het verzorgen van de vrouw tijdens de broedperiode?

Wat zijn de voornaamste bevindingen in dit proefschrift?

In het laatste hoofdstuk (**hoofdstuk 9**) geef ik een overzicht van de gevonden kosten (in termen van fitness en energie) van broeden, en zet ik de nieuwe inzichten van deze studie op een rij. Dit proefschrift laat zien dat er fitness kosten verbonden zijn aan het bebroeden van meer eieren (hoofdstuk 2 en 3). Deze fitness kosten zijn enerzijds een verminderde overleving van ouders met een vergroot legsel, anderzijds een slechtere conditie en daardoor slechtere uitgangspositie voor jongen uit een vergroot legsel. Deze fitness kosten zijn zodanig dat ze legselgroottebeslissingen kunnen beïnvloeden. Als we rekening houden met deze fitness kosten kunnen we de legselgrootte in de koolmeespopulatie in de Lauwersmeer begrijpen.

Dit geldt niet voor alle jaren. Het zou kunnen dat we in bepaalde jaren ook de kosten van het leggen van eieren mee moeten nemen om legselgrootte beslissingen te begrijpen. Als we de verschillen tussen de jaren willen begrijpen, zullen we nog een flink aantal jaren de legselgroottemanipulaties moeten herhalen of zelfs manipulaties uitvoeren waarbij alle drie de reproductieperioden – eileg-, broed- en jongenperiode – aan bod komen. Zulke experimenten kunnen mogelijk ook de verschillen in resultaten tussen populaties verklaren.