

University of Groningen

Parental energy and fitness costs in birds

Deerenberg, Charlotte Maria

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:

1996

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

Citation for published version (APA):

Deerenberg, C. M. (1996). *Parental energy and fitness costs in birds*. 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.

SAMENVATTING

De kosten die aan reproductie verbonden zijn kunnen op twee verschillende manieren worden opgevat. Naast de directe uitgaven, in termen van energie, kan men ook de repercussies voor (toekomstig) reproductief succes in rekening brengen. Deze twee benaderingen, die in de literatuur verwarrend genoeg vaak door elkaar gebruikt worden, zijn gestoeld op verschillende biologische concepten. Toch bestaat er een verband tussen de beide begrippen. De aard van die relatie tussen de huidige energetische uitgaven en het reproductief succes is het thema van dit proefschrift.

De directe kosten van reproductie bestaan uit de investering door ouders van fysieke inspanning en lichaamsreserves bij de produktie en het grootbrengen van hun nakomelingen. Samenvattend zou men deze fysiologische kosten kunnen aanduiden met de *energetische kosten van reproductie*.

De andere betekenis van de term *kosten van reproductie* wordt gebruikt in een evolutionaire context, namelijk de afname van de verwachte toekomstige reproductie als gevolg van de huidige investering in nakomelingen. We spreken in dit geval van de *fitness-kosten van reproductie*. De idee is, dat natuurlijke selectie individuen met de hoogste fitness (uitgedrukt als het aantal nakomelingen dat een individu tijdens zijn/haar leven produceert) bevoordeelt.

Vanuit het theoretisch concept van fitness-kosten van reproductie is een eerste vraag of fitness-kosten ook aantoonbaar zijn. Een geijkte aanpak hiertoe is de bestudering van fitness-consequenties van (artificiële) variatie in de huidige investering in nakomelingen. Een gebruikelijke methode is experimentele manipulatie van de legsel- of broedselgrootte, het kwantificeren van het succes van dit experimentele broedsel en van het voorkomen en het succes van latere broedsels, en van de ouderlijke overlevingskans. Aangezien de toekomstige component van fitness zelf ook weer uit meerdere componenten bestaat, zoals de overlevingskans van de ouder tot het volgende broedseizoen, de kans op het vinden van een partner, het verwachte aantal nakomelingen dat geproduceerd zal worden, enzovoort, kunnen fitness-kosten van reproductie tot uiting komen in één of meerdere van deze componenten.

Ten tweede is er de vraag waardoor fitness-kosten tot stand komen. Deze vraag betreft de oecologische en fysiologische mechanismen, die fitness-kosten bij ouders induceren. De rol van externe, oecologische factoren in de veroorzaking van fitness-kosten heeft waarschijnlijk vooral te maken met de temporele organisatie van het gedrag van ouders ten gevolge van hun reproductieve activiteiten. De dagelijkse tijdsbesteding heeft directe gevolgen voor de risico's die de ouders zelf lopen (denk aan predatie, parasitisme). Tevens beïnvloedt de duur van de reproductieve fase de mogelijkheden voor een tweede of volgend broedsel binnen het seizoen, of de beschikbare tijd voor rui en aanleg van reserves voor de trek dan wel voor overleving van de winter.

Uitgangspunt bij al deze overwegingen is de beperkte levensduur van een organisme. Het is daarbij niet zonder meer duidelijk wat de duur van het leven beperkt. Interessant in dit verband is de 'fire of life'-theorie, die uitgaat van een vaste hoeveelheid te besteden energie, onafhankelijk van de levensduur. Volgens dit concept loopt de levensduur dan ook terug met een hogere intensiteit van het energieverbruik. De omgeving van het individu legt beperkingen op aan de hoeveelheid op te nemen energie, en daarmee aan de intensiteit van het energieverbruik. Dit alles leidt ertoe, dat er concurrentie is tussen de investering in nakomelingen en allocatie van energie ten behoeve van onderhoud van het eigen lichaam. Ook zijn er fysiologische beperkingen aan de omzetting van energie: investering in nakomelingen vraagt om aanpassing en gebruik van het ouderlijk lichaam ten behoeve van bijvoorbeeld een verhoogde voedselvergaring. Een dergelijk aanpassing en gebruik van het lichaam heeft mogelijk op den duur negatieve effecten op de levensduur of het reproductief potentieel van de

ouders.

De energetische kosten van reproductie zijn een karakterisering van de huidige component van fitness. De fitness-kosten van reproductie daarentegen betreffen de toekomstige component van fitness. Het is mogelijk, dat het ouderlijk energieverbruik een rol speelt in de afweging tussen investeringen in de huidige en de toekomstige nakomelingschap. Eerder is verondersteld, dat de energetische kosten van reproductie, ofwel het ouderlijk energieverbruik, mogelijk cruciaal zijn in de veroorzaking van fitness-kosten van reproductie. De vorm en de aard van deze relatie tussen het energieverbruik van oudervogels en hun fitness-kosten zijn nog nauwelijks onderzocht en opgehelderd.

Uit de veronderstelling over de rol van het ouderlijk energieverbruik zijn drie toetsbare hypothesen afgeleid, die de leidraad vormden voor de hier beschreven experimenten. De eerste hypothese stelt dat er een afweging is tussen huidige en toekomstige reproductie. Toetsing van deze hypothese vindt plaats door het manipuleren van de broedselgrootte en vervolgens het vaststellen van fitness-kosten. De tweede hypothese betreft de potentiële rol van het ouderlijk energieverbruik in de voorgaande afweging. De verwachting is dat ouderlijk energieverbruik positief geassocieerd is met de gemanipuleerde broedselgrootte, en negatief met de waargenomen fitness-kosten. De derde hypothese veronderstelt dat het ouderlijk energieverbruik de directe oorzaak is van de fitness-kosten. Deze laatste hypothese kan alleen geverifieerd worden door energieverbruik los te koppelen van investering in nakomelingen, dus van reproductie. In feite moet dus aangetoond worden dat (experimentele) variatie in het huidige niveau van energieverbruik negatief samenhangt met variatie in de toekomstige component van fitness.

In een vrijlevende populatie torenvalken zijn broedselgrootte-experimenten uitgevoerd met het doel de eerste twee hypothesen nader te toetsen. In een langlopend onderzoek aan deze soort waren al eerder fitness-kosten van broedselgrootte voor zowel ouders als jongen vastgesteld, evenals de energiebesteding van de experimentele ouders. Bij de torenvalk leidde het verkleinen van het broedsel tot een verhoogd percentage van de oudervogels die terugkeerden naar het studiegebied in het volgende broedseizoen (*lokale overleving*). Vergroting van het broedsel resulteerde daarentegen in een verlaagde lokale overleving van de ouders. Het is echter mogelijk deze resultaten toe te schrijven aan een veranderde mate van emigratie van ouders uit het studiegebied, in plaats van aan sterfte. Om te onderzoeken of het terugkeer percentage een goede maat is voor de overlevingskans werd een onafhankelijke schatting van de overleving gemaakt op basis van terugmeldingen van ouders uit de experimenten die dood gevonden zijn (Hoofdstuk 2). Inderdaad vertoonde de groep ouders met een verkleind broedsel een verlaagde mortaliteit, en die met een vergroot broedsel een verhoogde mortaliteit ten opzichte van de - niet gemanipuleerde - controlegroep. Tevens bleek dat dit verschil in mortaliteit pas optrad in de loop van de winter. Dit laatste wijst erop dat niet zozeer risico's tijdens het broedseizoen zelf de investering in het broedsel bepalen, maar intrinsieke gedragsmatige, fysieke of fysiologische veranderingen in de ouders, waarvan de gevolgen slechts op termijn tot uiting komen.

De energiebesteding van ouders met gemanipuleerde broedselgroottes was eveneens al eerder bij de torenvalk onderzocht. Op basis van tijd-energie budgetten was geconcludeerd dat het energieverbruik van in ieder geval de mannetjes toenam met de manipulatie van het broedsel (positieve manipulatie: jongen erbij; negatieve manipulatie: jongen weggehaald). De werkelijke omzetting van energie door torenvalkenouders is bepaald door met behulp van stabiele isotopen van waterstof (^2H) en zuurstof (^{18}O) de productie van koolzuur en water te

meten (Hoofdstuk 3). Met deze geavanceerde methode werden de eerdere resultaten op basis van gedragswaarnemingen bevestigd. Omdat van de ouders waarvan het energieverbruik gemeten was ook de lokale overleving tot het volgende jaar bekend was, kon een directe relatie tussen deze twee parameters gelegd worden. Behalve op basis van gemiddelde waarden per experimentele categorie (verkleind broedsel, controle broedsel, vergoot broedsel), bleek er ook op basis van individuele gegevens een directe negatieve relatie tussen ouderlijk energieverbruik tijdens het broedseizoen en lokale overleving tot het volgende jaar te bestaan.

Uit deze resultaten van veldexperimenten met de torenvalk blijkt dat er fitness-kosten van reproductie zijn, en dat er evolutionair gezien een afweging plaats vindt tussen huidige en toekomstige investering in nakomelingen (eerste hypothese). De andere conclusie is dat investering in nakomelingen bij de torenvalk gereflecteerd wordt in het niveau van energieverbruik van de ouders (tweede hypothese). Vervolgens kunnen we constateren dat deze resultaten in overeenstemming zijn met een mogelijk cruciale rol van de energetische kosten van reproductie in de veroorzaking van fitness-kosten. Echter, andere interpretaties betreffende de oorzaken van fitness-kosten zijn niet uitgesloten. Bijvoorbeeld, mogelijke effecten van de experimenten tijdens de reproductie op de 'timing' van daaropvolgende fasen in de jaarcyclus, zoals rui en opslag van lichaamsreserves, zouden van wezenlijker belang kunnen zijn in het ontstaan van fitness-kosten.

Zoals hierboven al aangegeven kan toetsing van de hypothese betreffende de cruciale rol van energie in de veroorzaking van fitness-kosten alleen plaatsvinden door energieverbruik te manipuleren op een andere wijze dan door middel van verandering van investering in het huidige broedsel. Een alternatieve methode is bijvoorbeeld manipulatie van het dagelijkse activiteitsniveau teneinde het energieverbruik van volwassen vogels experimenteel te veranderen. Dergelijke experimenten zijn wel uitvoerbaar in het vrije veld, maar de effecten zijn moeilijk te meten. Het is namelijk van belang niet alleen het effect van de manipulatie op het energieverbruik en de reproductieve beslissingen van de vogels vast te stellen, maar ook de intermediaire processen zoveel mogelijk te volgen. Daarom is gekozen voor een laboratoriumstudie, in dit geval met zebrovinken als modelsoort. Zebrovinken hebben van nature een grote mate van activiteit. Het is vrij gemakkelijk dit activiteitsniveau op te voeren door middel van een beloningssysteem met voedsel.

Onder gunstige omstandigheden - zoals in het laboratorium - vertonen zebrovinken geen afgebakend broedseizoen, en kunnen ze eventueel zes broedsels per jaar produceren. Vanwege het ontbreken van oecologische risicofactoren en vanwege de constante, overvloedige (*ad libitum*) beschikbaarheid van voedsel en water is het noodzakelijk eerst vast te stellen of er fitness-kosten van reproductie zijn in een dergelijke omgeving. Om het voorkomen van fitnesskosten van reproductie bij zebrovinken in het laboratorium te onderzoeken, zijn broedselgrootte-manipulaties uitgevoerd en zijn vervolgens de latere reproductieve beslissingen, zoals aanvang en grootte van het volgende broedsel, vastgesteld (Hoofdstuk 4). De normale broedselgrootte in het laboratorium bedraagt vier jongen. Bij experimenteel gemanipuleerde kleine broedsels (twee jongen) bleek de aanvang van het daaropvolgende broedsel vervroegd, terwijl bij grote broedsels (zes jongen) het begin van een volgend broedsel uitgesteld werd. De grootte van het broedsel volgend op het experiment was niet veranderd. De conclusie is, dat fitness-kosten van reproductie bij zebrovinken zich uiten in een tijdsfactor. Dit tijdseffect van de broedselgrootte bepaalt mogelijk het aantal broedsels dat per seizoen of gedurende het gehele leven grootgebracht kan worden.

Evenals bij de experimenten met torenvalken was het noodzakelijk de mogelijk intermediaire rol van het ouderlijk energieverbruik in de veroorzaking van fitness-kosten na te

gaan. In hoofdstuk 5 wordt de energetische respons van ouders op manipulatie van de broedselgrootte beschreven. Bovendien wordt in datzelfde hoofdstuk de relatie onderzocht tussen het energieverbruik van oudervogels en fitness-kosten - in dit geval de tijd tot het begin van het volgende broedsel. Hoewel er geen verschil in tijdsbesteding tussen de twee sexen aangetoond kon worden, reageerden mannelijke en vrouwelijke ouders verschillend in termen van energetische- of fysiologische aanpassing aan de experimentele broedselgrootte. Beide sexen verhoogden de tijd die ze per uur aan fourageren (= het verzamelen van voedsel) besteedden met toenemende broedselgrootte. Deze 'inspanning' vertaalde zich bij de vrouwen in toename van het dagelijks energieverbruik met de broedselgrootte, conform de verwachting. Bij mannen was het energieverbruik niet verschillend, ongeacht de broedselgrootte. Gezien bovenstaande en de eerder aangetoonde relatie tussen experimentele broedselgrootte en aanvang van het daaropvolgende broedsel (H 4) was het niet verwonderlijk, dat een directe associatie van ouderlijk energieverbruik en begin van het volgend broedsel bij zebravinken alleen voor vrouwen aangetoond kon worden.

Het cruciale experiment betreffende de rol van energie in de veroorzaking van fitness-kosten is dat, waarin het effect van manipulatie van het dagelijkse activiteitsniveau van zebravinken op latere reproductieve beslissingen bestudeerd wordt. Door middel van een beloningssysteem met voedsel konden twee verschillende werkniveaus opgelegd worden, die telkens gedurende vier weken gehandhaafd werden (Hoofdstuk 6). Op het hoge werkniveau was de dagelijkse activiteit van de zebravinken verdubbeld met een factor 1.5 tot 2 ten opzichte van het lage werkniveau. Na afloop van de vier weken werken was het voedsel weer *ad libitum* beschikbaar. Man en vrouw van een paar werden samengebracht in één kooi, waarin een nestkast en nestmateriaal aanwezig was, zodat ze konden broeden. Het eerdere werkniveau beïnvloedde - net als in het broedselgrootte-experiment - het aantal dagen tot aanvang van het (volgende) broedsel. Volgend op het hoge werkniveau begon het broeden gemiddeld zes dagen later dan na het lage werkniveau.

De resultaten van zowel de experimenten met torenvalken als met zebravinken zijn in overeenstemming met de hypothese van Daan en collegae dat energieverbruik een centrale rol inneemt in de veroorzaking van fitness-kosten. Andere resultaten uit diezelfde experimenten duiden op een strategie, waarin als reactie op de manipulaties wordt bezuinigd op de kosten van onderhoud van het eigen lichaam. Verlaging van het lichaamsgewicht is een indicatie voor een dergelijke bezuinigingsstrategie. In het broedselgrootte-experiment nam de verlaging van het gewicht tijdens de periode van ouderlijke zorg toe met de experimentele broedselgrootte; in het experiment met opgelegde werkniveaus was het lichaamsgewicht constant, maar lager, tijdens het hoge werkniveau. Op zoek naar andere symptomen van een bezuinigingsstrategie werd de activiteit van het immuunsysteem onderzocht. Dit onderzoek betrof de specifieke immuunrespons door middel van het aanmaken van antilichamen op een lichaamsvreemd antigen, namelijk schapebloedcellen. De immuunrespons met antilichamen is een aspect van lichaams'conditie', dat direct gerelateerd is aan een fitness-component, namelijk het risico op infectie, en daarmee het risico op sterfte. Deze vorm van immunologische afweer werd bestudeerd bij de zebravinken, zowel in het broedselgrootte-experiment als in het werkniveau-experiment. De resultaten staan in Hoofdstuk 7. Het belangrijkste resultaat was, dat in beide experimenten de productie van antilichamen tegen schapebloedcellen bij een deel van de zebravinken onderdrukt was. Hiermee is een ander mechanisme aangetoond, namelijk een verminderd functioneren van het immuunsysteem, dat mogelijkerwijze fitness-kosten van reproductie kan veroorzaken.

Echter, het ontbreken van deze specifieke immuunrespons was niet gerelateerd aan het

lichaamsgewicht, noch aan het niveau van energieverbruik van de vogels. Tevens bleek in het werkniveau-experiment, dat het energieverbruik tijdens het hoge werkniveau niet verhoogd was ten opzichte van het lage werkniveau, en in feite zelfs iets lager was. Blijkbaar volgden de zebravinken op het hoge werkniveau een strategie, waarin de energie herverdeeld wordt over verschillende 'compartimenten', zoals activiteit en lichaamsonderhoud, zodat de totale energieuitgave vrijwel gelijk blijft. Wanneer de energetische uitgaven voor activiteit experimenteel verhoogd zijn, kan verandering van het lichaamsgewicht belangrijk bijdragen aan het stabiliseren van het energiebudget. Het belang van het lichaamsgewicht in deze mogelijk compenserende rol is onderzocht in Hoofdstuk 8. Het bleek, dat de onderhoudskosten van vogels op het hoge werkniveau lager waren dan op het lage werkniveau. Deze onderhoudskosten werden 's nachts gemeten. De gedurende de nacht bereikte bezuiniging was onvoldoende om de extra kosten van de verhoogde activiteit op het hoge werkniveau te compenseren. De onvermijdelijke conclusie is, dat ook nog overdag - tijdens rust - op de kosten voor lichaamsonderhoud bezuinigd wordt. De waargenomen mate van bezuiniging kon echter niet alleen door de - geringe - verandering van het gewicht bereikt worden. Als reactie op experimentele verhoging van de energetische uitgaven, zoals bij manipulatie van de broedselgrootte, of bij manipulatie van het activiteitsniveau, compenseren zebravinken blijkbaar door te bezuinigen op andere energetische uitgaven, zoals processen die bijdragen tot het lichaamsonderhoud (waaronder immunologische afweer). De eerder geformuleerde veronderstelling, dat louter een verhoging van de intensiteit van het energieverbruik een toename in fitness-kosten veroorzaakt, lijkt niet langer houdbaar. Van groter belang lijkt de bezuiniging op onderhoudsprocessen. De aard van deze onderhoudsprocessen, anders dan immunologische afweer, moet nog geïdentificeerd worden. De vraag blijft ten principale of bezuiniging op onderhoud een onvermijdelijke consequentie is van de beperkingen opgelegd door de omgeving, of dat het een strategische keuze betreft, die uiteindelijk leidt tot de hoogste fitness.