

University of Groningen

The naive proficient

Klaassen, Marcel Rudolf Johannes

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:

1992

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

Citation for published version (APA):

Klaassen, M. R. J. (1992). The naive proficient: Metabolic responses of chicks to problems of climate and food availability 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

Ervan uitgaande dat de informatieoverdracht van het milieu naar het embryo door de eischaal minimaal is, komt een kuiken vrijwel naïef ter wereld. Desalniettemin moet een kuiken in meer of mindere mate, afhankelijk van het niveau en de aard van de ouderlijke zorg, het hoofd kunnen bieden aan de uitdagingen die zijn omgeving aan hem stelt. De uitdagingen waaraan in deze dissertatie voornamelijk wordt gedacht, hebben betrekking op het klimaat en de voedselsituatie. Belangrijk in de mate waarop een kuiken moet zijn voorbereid aan zijn omgeving, is dat hij over de nodige flexibiliteit moet beschikken. Immers, voor kuikens binnen één soort kan het biotoop waar ze geboren worden, sterk verschillend zijn. Tevens zijn daar de opvallende verschillen tussen jaren in zowel de voedselomstandigheden als ook het weer. Het kuikenleven is dus geen eenvoudige zaak, eerder het tegenovergestelde. Vandaar dat ik als titel voor deze dissertatie "de naïeve vakman" heb gekozen.

Voedsel, en daarmee de voor alle levensprocessen noodzakelijke energie, is vaak een beperkende factor. Daarom wordt alom verondersteld dat de energiehuishouding van dieren zo optimaal mogelijk georganiseerd is en dat deze energiehuishouding ook het stempel draagt van de specifieke omgeving waarin een dier leeft. Om die reden heb ik mij bij de studie naar de milieu-aanpassingen van kuikens geconcentreerd op de energetica. Men moet echter niet uit het oog verliezen dat milieu-aanpassingen zich ook kunnen uiten in andere fysiologische eigenschappen dan die welke op de energetica betrekking hebben. De aanpassingen kunnen zich tevens in de morfologie en het gedrag manifesteren. In deze dissertatie komt naast de energetica van kuikens in relatie tot de specifieke milieuomstandigheden, ook het gedrag van de kuikens en de ouders aan bod.

De dissertatie valt min of meer in twee delen uiteen. Het eerste deel, dat de hoofdstukken 2 en 3 omvat, gaat over verschillen tussen soorten die verband houden met klimaatsfactoren. In de rest van de dissertatie worden aanpassingen aan de omgeving op het intraspecifieke niveau, binnen de soort, behandeld en vergeleken met de in het eerste deel gevonden adaptaties op het interspecifieke niveau.

Interspecifieke vergelijkingen

Na de inleiding wordt in hoofdstuk 2 begonnen met het analyseren van het rustenergieverbruik van eendagskuikens, waarbij gegevens van 82 vogelsoorten met elkaar worden vergeleken. Hierbij blijkt dat het rustenergieverbruik duidelijk toeneemt met de breedtegraad (Fig. 1B). Daarvoor zijn diverse verklaringen mogelijk. Als een kuiken over een lage stofwisseling beschikt, en als gevolg daarvan relatief weinig warmte produceert, kan het in een warme omgeving, die veelal op lage breedtegraden liggen (Fig. 1A), probleemloos overleven. Een snelle stofwisseling zou onder deze warme omstandigheden gemakkelijk tot oververhitting kunnen leiden. Hoge breedtegraden vereisen echter mannetjesputters, die in staat zijn om voldoende warmte te genereren om niet

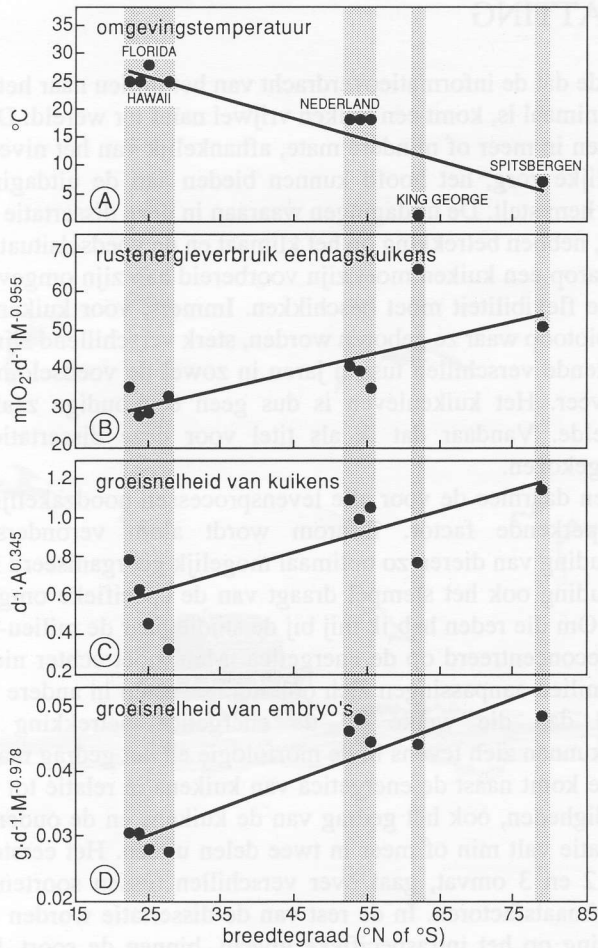


Fig. 1. De implicaties van breedtegraad voor 8 soorten sterns (waarvan de Noordse Stern zowel op Spitsbergen als in Nederland is gemeten): gaande van de evenaar naar de polen, nemen de omgevingstemperatuur in de broedgebieden af (A), het rustenergieverbruik van eendagskuikens (B) en de groeisnelheid van kuikens (C) en embryo's (D) toe. De gegeven waarden voor rustenergieverbruik en groeisnelheden zijn gecorrigeerd voor gewichtsverschillen tussen de diverse soorten (zie Hoofdstuk 2; A: asymptotisch gewicht [\approx gewicht van adulte vogels] en M : gewicht van eendagskuikens).

door koude om te komen. Er blijkt een vrij constante verhouding tussen de maximale arbeidscapaciteit en het rustenergieverbruik te zijn, hetgeen het typische hoge rustenergieverbruik bij kuikens in koude streken kan verklaren.

Echter, niet alleen het rustenergieverbruik neemt toe met de breedtegraad maar ook de groeisnelheid van de verschillende soorten, zowel embryonaal als post-nataal (Fig. 1C, 1D). De toename in groeisnelheid met de breedtegraad zou

mogelijk verband kunnen hebben met de lengte van de broedseizoenen over het evenaar verwijderd raakt. De breedtegraad, hierboven in de thermische omstandigheden verschillen kunnen worden verklaard. Het verschil tussen rustenergieverbruik en groeisnelheid zou dat een hoge groeisnelheid zou impliceren. De implicatie van deze hypothese is die tweemaal zo snel groeiende energie nodig hebben voor energie voor zijn, ten behoeve

In hoofdstuk 3 gaat het om van het moment van uitkomen heb ik mij beperkt tot eventuele verschillen in de klimaat te kunnen relativeren verwantschap. Het in hoofdstuk het energiebudget kon niet energie budget alleen kon duidelijk in groeisnelheid lacune echter gedeeltelijk hoofdstuk 2, blijken de ontwikkelingsperiode een regio's. Ofschoon de temperatuur in gematigde streken, zijn energie-uitgaven van de kuikens (2). De totale energiebehoefte dan die van soorten uit gematigde streken klein.

Intraspecifieke vergelijkingen

De voedselsituatie in de broedgebieden. Ook kan een kuiken gecorrigeerd voor minder fenomenale ouderzorg in dergelijke situaties weten. De groeisnelheid van de Visdief en de Noordse Stern is afhankelijk is van de groeisnelheid als het totale energieverbruik neemt. In de langzaamst groeiende en het maximale energieverbruik binnen dezelfde soort. Langetijdige de voedselvoorziening slecht

Onderzoek aan het rustenergieverbruik

mogelijk verband kunnen houden met het voedselaanbod, dat tijdens de broedseizoenen over het algemeen gunstiger is naarmate men verder van de evenaar verwijderd raakt. De positieve trend van rustenergieverbruik met de breedtegraad, hierboven in eerste instantie verklaard in relatie tot de specifieke thermische omstandigheden, zou ook in verband met deze groeisnelheidsverschillen kunnen worden gebracht. We zouden in ieder geval een koppeling tussen rustenergieverbruik en groeisnelheid verwachten, indien we ervan uitgaan dat een hoge groeisnelheid een "krachtiger motor" vereist. Deze krachtige motor zou immers een hoger rustenergieverbruik tot gevolg moeten hebben. De implicatie van deze hypothese is dat snelle groei onevenredig veel kost. Soort X, die tweemaal zo snel groeit als soort Y, zou dus niet alleen tweemaal zoveel energie nodig hebben voor weefselgroei, maar tevens een extra hoeveelheid energie voor zijn, ten behoeve van de snelle groei, verhoogde rustenergieverbruik.

In hoofdstuk 3 gaat het niet alleen over eendagskuikens, maar over kuikens van het moment van uitkomst tot aan het moment van vliegvlug worden. Daarbij heb ik mij beperkt tot een paar zeer nauw verwante soorten sterns, om de eventuele verschillen in de energiebudgetten van deze soorten zoveel mogelijk aan klimaat te kunnen relateren en niet eenvoudigweg aan grote afstanden in verwantschap. Het in hoofdstuk 2 gesuggereerde effect van de groeisnelheid op het energiebudget kon niet volledig worden gekwantificeerd, daar een compleet energie budget alleen kon worden opgesteld voor een aantal soorten die niet duidelijk in groeisnelheid verschilden. Gegevens uit de literatuur konden deze lacune echter gedeeltelijk opvullen. Zoals gezien voor eendagskuikens in hoofdstuk 2, blijken de kuikens uit koude gebieden tevens over de gehele ontwikkelingsperiode een hoger rustenergieverbruik te hebben dan die uit warmere regionen. Ofschoon de temperaturen in de polaire streken veel lager liggen dan in gematigde streken, zijn als gevolg van het broedgedrag van de ouders de energie-uitgaven van de kuikens voor thermoregulatie echter relatief gering (Fig. 2). De totale energiebehoefte van polaire kuikens tendeert dus wel hoger te zijn dan die van soorten uit gematigde streken, maar de verschillen zijn verrassend klein.

Intraspecifieke vergelijkingen

De voedselsituatie in een broedgebied kan van jaar tot jaar sterk verschillen. Ook kan een kuiken geconfronteerd raken met zeer capabele, maar evenzeer met minder fenomenale ouders. In hoofdstuk 4 gaat het erom hoe kuikens zich in dergelijke situaties weten te redden. Experimenten in het laboratorium met kuikens van de Visdief en de Grote Stern duiden erop dat de energiebehoefte sterk afhankelijk is van de groeisnelheid. Zowel het maximale energieverbruik (Fig. 3) als het totale energieverbruik bleek in beide soorten met de groeisnelheid toe te nemen. In de langzaamst groeiende kuikens was het totale energieverbruik 75% en het maximale energieverbruik zelfs slechts 60% van dat in de snelste groeiers binnen dezelfde soort. Langzaam groeien kan dus een uitweg bieden als het met de voedselvoorziening slecht is gesteld.

Onderzoek aan het rustenergieverbruik van Noordse Sterns, gepresenteerd in

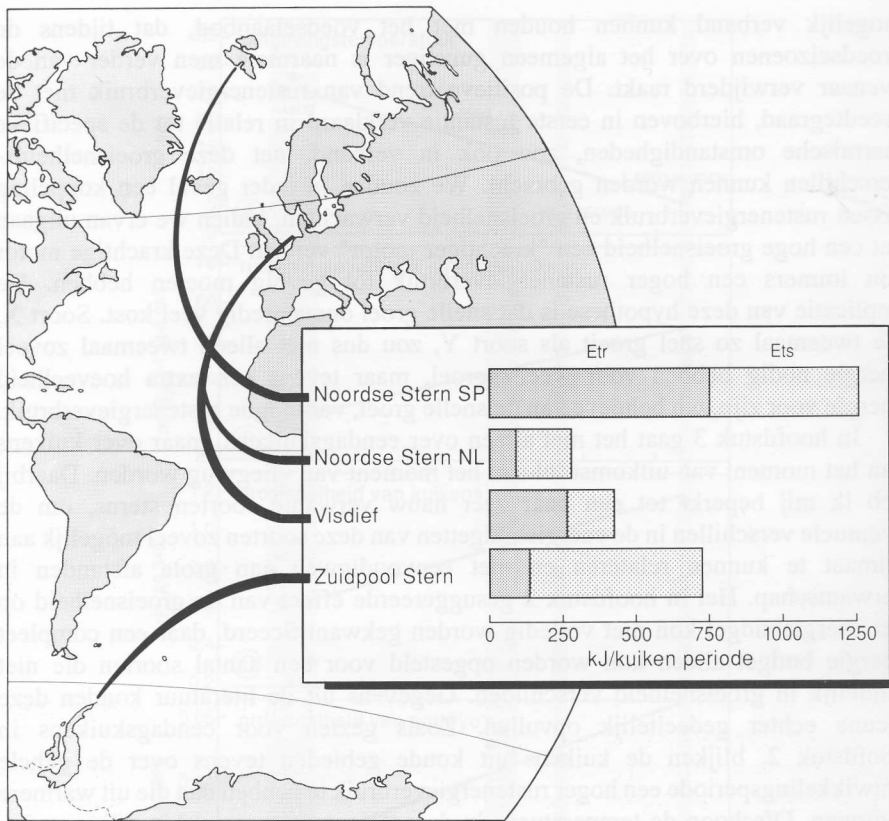


Fig. 2. De totale thermoregulatiekosten over de gehele ontwikkelingsperiode (E_{tr}) en de door toedoen van het ouderlijk broedgedrag bespaarde energie-uitgaven (E_{ts}) voor de kuikens van 3 soorten vrijlevende sterns uit gematigde en polaire streken (waarvan de Noordse Stern zowel op Spitsbergen [SP] als in Nederland [NL] is gemeten). E_{tr} en E_{ts} samen vormen de totale thermoregulatiekosten voor een kuiken dat gedurende zijn ontwikkeling onbebroed zou zijn gebleven.

hoofdstuk 5, laat zien dat langzame groei tot een reductie van het rustenergieverbruik leidt. Deze reductie verklaart een klein gedeelte van het verschil in voedselbehoefte tussen langzame en snelle groeiers, zoals gevonden in hoofdstuk 4. Echter, deze reductie in rustenergieverbruik met een afname van de groeisnelheid *binnen* een soort haalt het niet bij die gevonden *tussen* soorten, zoals getoond in hoofdstuk 2. We zouden deze verschillen tussen de inter- en intraspecifieke vergelijkingen als volgt kunnen interpreteren: mogelijk zijn kuikens in de loop van de evolutie voor een bepaalde groeisnelheid voorbestemd en ontworpen. Dit ontwerp heeft een bepaald prijskaartje, waarvan de hoogte afhankelijk is van de beoogde groeisnelheid. Is het kuiken gemaakt voor een zeer hoge groeisnelheid, dan heeft het een hoog rustenergieverbruik waarvan niet veel

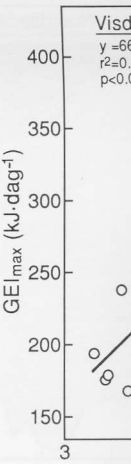


Fig. 3. De maximale energiegroei van Visdief (open symbolen) en groeisnelheid.

valt af te wijken, ook al t de evolutionair beoogde g

Eveneens wordt in ho individuen van de Noord tijdens koude behandelt. langzaam groeiende indiv langzame groeiers voor h fenomeen stelt de ouders om relatief weinig tijd i investeren. Dit wordt do Noordse Stern inderdaad

In hoofdstuk 6 worde Noordse Stern op Griend g variatie in groeisnelheid energetische gegevens uit van de energetische implic hieruit blijken wederom energiehuishouding: langz

Men zou de indruk h langzaam te groeien, aan voedsel behoeft. Dat in d even langzaam proberen t negatieve gevolgen moet h

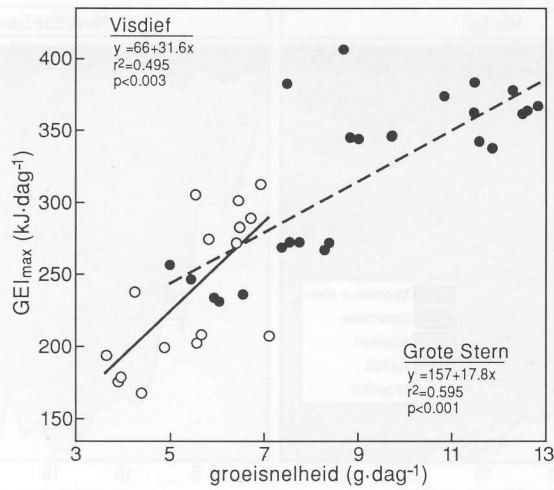


Fig. 3. De maximale energiebehoefte (GEI_{max}) van in het laboratorium grootgebrachte kuikens van Visdief (open symbolen) en Grote Stern (gesloten symbolen) als functie van de groeisnelheid.

valt af te wijken, ook al treft het slechte voedselomstandigheden en behaalt het de evolutionair beoogde groeisnelheid niet.

Eveneens wordt in hoofdstuk 5 het effect van groeisnelheidsverschillen tussen individuen van de Noordse Stern op de capaciteit om warmte te produceren tijdens koude behandelt. Deze zogenaamde "metabolische capaciteit", blijkt in langzaam groeiende individuen onevenredig snel toe te nemen. Daarom hebben langzame groeiers voor hun gewicht toch een hoge metabolische capaciteit. Dit fenomeen stelt de ouders van slecht groeiende kuikens theoretisch gezien in staat om relatief weinig tijd in het broeden en meer tijd in het voedselzoeken te investeren. Dit wordt door gedragswaarnemingen aan kuikens van Visdief en Noordse Stern inderdaad ondersteund (hoofdstuk 6).

In hoofdstuk 6 worden de tijdsbudgetten van kuikens van de Visdief en de Noordse Stern op Griend gepresenteerd (Fig. 4). Beide soorten vertonen een grote variatie in groeisnelheid. Door combinatie van deze tijdsbudgetten en de energetische gegevens uit de hoofdstukken 3, 4 en 5, wordt een schatting gemaakt van de energetische implicaties van de groeiverschillen in deze twee soorten. Ook hieruit blijken wederom de consequentie van groeiverschillen op de energiehuishouding: langzaam groeien is aanmerkelijk goedkoper.

Men zou de indruk kunnen krijgen dat het eigenlijk zeer voordelig is om langzaam te groeien, aangezien langzame groei zo veel minder energie en dus voedsel behoeft. Dat in de natuur de individuen binnen een soort niet allemaal even langzaam proberen te groeien, duidt er reeds op dat langzame groei bepaalde negatieve gevolgen moet hebben. Mogelijk leidt langzame groei tot zekere fysieke

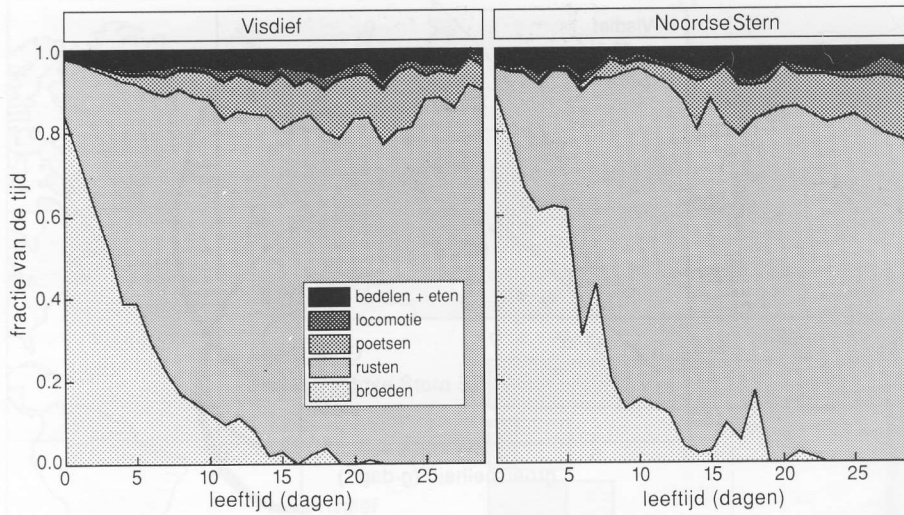


Fig. 4. Tijdsbesteding van kuikens van Visdief en Noordse Stern op Griend vanaf het moment dat ze uit het ei komen tot aan het moment van vliegvlug worden.

zwakheden. Mogelijk ook hebben de snel groeiende kuikens een voordeel, omdat ze zich eerder op de herfsttrek en winter kunnen voorbereiden. Even voorbijgaand aan het probleem wat nu precies de oorzaken en mechanismen van de verschillen in succes tussen langzame en snelle groeiers kunnen zijn, wordt in het laatste hoofdstuk, door middel van een zogenaamde inverse optimalisatie-benadering, de relatie tussen kwaliteit en groeisnelheid van kuikens van de Visdief bepaald. Deze analyse laat inderdaad zien dat snelle groeiers meer waard zijn dan langzame. Echter, voor Visdieven, die veelal twee tot drie kuikens grootbrengen, kan de optie om een bepaalde variatie in de groeisnelheden van hun kuikens aan te brengen de totale kwaliteit van het broedsel vergroten. Deze analyse laat dus ook zien dat het zeer waarschijnlijk is dat voor langzame groeiers een belangrijke rol in een naar (verondersteld) optimaliteit strevende wereld is weggelegd.

3/510/92