

NEDERLANDSE SAMENVATTING

Aanpassingen van vogels langs
een droogtegradiënt: fysiologie,
gedrag en levensloop

Iedereen kent de leeuwerik in Nederland als klein vogeltje dat hoog in de lucht uitbundig zingend het voorjaar aankondigt. Na minutenlang zijn liedje ten gehore gebracht te hebben duikt hij dan naar beneden om in de natte graslanden waar hij zich het meest thuisvoelt een maaltje van insecten en zaden bij elkaar te scharrelen. In de loop van april wordt een nest gebouwd op de grond tussen het gras, waarin vier of vijf eieren gelegd worden. Tijdens het voorjaar en de zomer brengt een leeuweriken-paar in het vruchtbare Nederland vaak drie of vier nesten met jongen groot. Onze leeuwerik, de Veldleeuwerik, is één van de ongeveer 80 soorten leeuweriken die er zijn in de wereld. Een aantal soorten komt voor in veel minder vruchtbare gebieden, zoals de woestijn. Hoe past een leeuwerik zich aan aan deze totaal andere situatie?

Variatie en aanpassing

De grote verscheidenheid aan soorten en de wijze waarop ze zijn aangepast aan hun omgeving zijn een bron van inspiratie voor veel biologen. Het verklaren van de variatie aan soorten en aanpassingen vormde de aanleiding voor de evolutietheorie, die de fundering voor veel biologisch onderzoek vormt. De theorie van evolutie door natuurlijke selectie neemt aan dat individuen in een populatie die beter zijn aangepast aan hun omgeving dan anderen een grotere evolutionaire fitness hebben. Met andere woorden, individuen die het best zijn aangepast aan hun omgeving krijgen de meeste overlevende nakomelingen (inclusief kleinkinderen, achterkleinkinderen, enz.). Daardoor gaan hun eigenschappen overheersen binnen de populatie en de soort. Bij eigenschappen kan men denken aan fysiologische kenmerken zoals stofwisseling en lichaamstemperatuur, aan gedragsmatige factoren waaronder de verdeling van tijd over verschillende activiteiten, en aan levensloop- of demografische factoren zoals aantal jongen en veroudering. Door veel biologen wordt aangenomen dat de evolutionaire geschiedenis van de meeste soorten zo lang is geweest dat natuurlijke selectie zijn werk heeft kunnen doen. De eigenschappen van een soort worden daarom vaak als aanpassingen van die soort aan zijn omgeving beschouwd. Soorten komen voor in verschillende omgevingen, en hebben dus verschillende aanpassingen nodig. Daardoor is de grote variatie aan soorten en eigenschappen ontstaan.

Aanpassingen zijn op allerlei niveaus en op verschillende manieren te bestuderen (Box 1). Uitgaande van een organisme als individu kan men de aandacht richten op steeds lagere niveaus. Organismen zijn immers opgebouwd uit organen, zoals hart en longen, die op hun beurt zijn samengesteld uit cellen. Cellen bestaan uit een celmembran, plasma en organellen die verschillende functies binnen de cel hebben. Deze celonderdelen zijn opgebouwd uit moleculen. De bekendste moleculen in een cel zijn de DNA-moleculen, die de genetische code bevatten waarmee fysiologie, gedrag en levensloop van een organisme zijn gepro-

grammeerd. Naar hogere niveaus gedacht vormen individuen samen een populatie. Individuen van één of meerdere populaties, die onderling kruisbaar zijn en dus voortdurend hun genetische materiaal uitwisselen, vormen een soort. En elke soort heeft een unieke plaats in een ecosysteem. Met moderne technieken kunnen we steeds kleinere details bestuderen, bijvoorbeeld expressie van genen, maar ook steeds grotere kaders, zoals mondiale effecten van verstoringen in ecosystemen.

Box 1. Verschillende soorten vragen

Variatie en aanpassingen kunnen niet alleen op allerlei niveaus maar ook op allerlei manieren bestudeerd worden, afhankelijk van het soort vragen waarin men geïnteresseerd is. Vier soorten vragen worden vaak gesteld in de Biologie en ze komen ook alle vier in dit proefschrift aan bod:

1. Waaruit bestaat de variatie? Dit is de vraag naar de overeenkomsten en verschillen tussen eigenschappen van soorten of van individuen binnen een soort. Vaak wordt de variatie in eigenschappen in verband gebracht met variatie in omgevingsfactoren. Meestal kunnen we weinig zeggen over oorzaak en gevolg, maar de patronen kunnen wel aanleiding geven voor hypothesen over het ontstaan, de werking en de evolutionaire betekenis van de variatie. Antwoord op deze vraag is dan ook nodig voor men andere vragen kan stellen.

2. Hoe is de variatie ontstaan? De vraag naar de oorsprong en evolutionaire geschiedenis van soorten en eigenschappen is moeilijk te onderzoeken. De evolutionaire geschiedenis kan worden gereconstrueerd met behulp van fossielen, maar veel soorten en eigenschappen zijn niet bewaard in fossielen. Daarnaast kunnen we genetische verwantschappen van huidige soorten bepalen en met die informatie stambomen construeren die een beeld geven van het ontstaan en de evolutie van soorten en hun eigenschappen. Het proces van evolutie kunnen we hiermee niet goed bestuderen omdat we niet kunnen meten wat de selectiedrukken waren in het verleden. De vraag naar het ontstaan van soorten en eigenschappen grenst aan vragen naar hoe die variatie tegenwoordig blijft bestaan. Onderzoek aan deze vragen in het heden kan ons daarom misschien wijzer maken over het verleden.

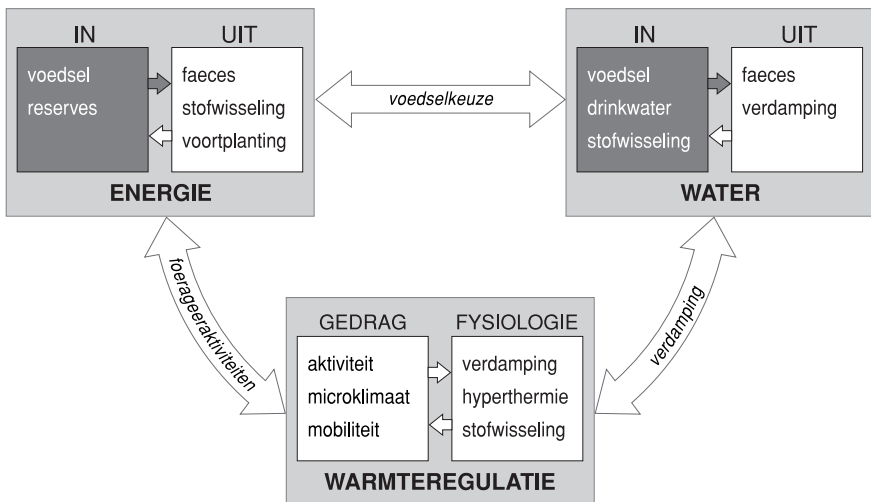
3. Waardoor bestaat de variatie? De directe oorzaak van een eigenschap is meestal gelegen in de mechanismen die op een lager niveau werken. Zo kan bijvoorbeeld de verklaring voor een laag waterverbruik van een dier gevonden worden in de fysiologische werking van delen van het dier, zoals efficiënte nieren. Naast fysiologische mechanismen zijn er gedragsstrategieën, zoals het in de schaduw blijven om minder water te verdampen als het heet is. De fysiologische en gedragsmechanismen die verantwoordelijk zijn voor de aanpassingen op het niveau van het organisme kunnen antwoord geven op de vraag welke omgevingsfactoren een rol spelen bij natuurlijke selectie.

4. Waarom bestaat de variatie? De spannendste vragen zijn misschien wel de vragen naar de evolutionaire functie van bepaalde eigenschappen omdat die inzicht geven in het proces van evolutie. De reden voor het bestaan van eigenschappen wordt vastgesteld door het meten van het effect van die eigenschappen op de evolutionaire fitness, ofwel de productie van nakomelingen. De belangrijkste parameters die van invloed zijn op de evolutionaire fitness zijn overleving en jaarlijkse voortplanting. Om inzicht te krijgen in het proces van evolutie richt onderzoek zich op de effecten van verschillen in omgevingsfactoren en eigenschappen op overleving en voortplanting.

Vogels in de woestijn

Extreme klimaten lenen zich goed voor onderzoek naar aanpassingen, want onder extreme omstandigheden zijn ook extreme aanpassingen te verwachten. Men krijgt de kans om als het ware de uitvergroete versies van eigenschappen te bestuderen waarin de details duidelijk te zien zijn. Het extreme klimaat van mijn onderzoek, de woestijn, wordt gekenmerkt door droogte, hitte en een lage primaire productie waardoor er weinig voedsel is. Men zou verwachten dat de bewoners van deze omgeving, in dit onderzoek de vogels, zijn aangepast aan deze kenmerken door zuinig met energie (voedsel) en water om te gaan. Bovendien moeten ze hoge temperaturen kunnen tolereren zonder zelf oververhit te raken. Een woestijnomgeving zou ook bepaalde eisen kunnen stellen aan de levensloop, die beschreven wordt door groei, voortplanting en overleving. Tegen de verwachting in hebben biologen in de jaren 60, 70 en 80 geen algemene verschillen kunnen vinden tussen de fysiologie van woestijnvogels en die van vogels uit andere gebieden. Daarna is er een tijd weinig onderzoek gedaan aan vogels in de woestijn.

Hoofdstuk 2 introduceert de woestijnen van de wereld en geeft een overzicht van de literatuur over woestijnvogels tot 1998. De nadruk ligt op onze kennis over de fysiologische en gedragsmatige aanpassingen van vogels aan het woestijnleven en op het opnieuw vergelijken van woestijn- en niet-woestijnsoorten. De onderlinge verbanden tussen energiebalans, waterhuishouding en warmteregulatie vragen



Figuur 1. Schematische weergave van de verbanden tussen energiebalans, waterhuishouding en warmteregulatie.

om een integrale benadering (figuur 1). De conclusie is dat zowel fysiologie als gedrag wel degelijk zijn aangepast aan het leven in de woestijn. Met name energie- en waterverbruik zijn lager bij woestijnvogels dan bij soorten van buiten de woestijn (hoofdstuk 3). De minimum stofwisseling, de energetische kosten voor onderhoud van het lichaam, is gemiddeld 17% lager bij woestijnvogels. Uit een eerder gepubliceerde studie bleek dat ook de verdamping lager was. Deze metingen zijn gedaan in het laboratorium. In het veld verbruiken vrij-levende woestijnvogels 49% minder energie en 59% minder water dan soorten uit gebieden buiten de woestijn.

Opzet en inhoud van mijn onderzoek

Na de hierboven genoemde inleidende hoofdstukken in deel I beschrijft deel II van dit proefschrift de variatie in fysiologie, gedrag, en levensloop van verschillende soorten leeuweriken, die voorkomen in biotopen langs een droogtegradiënt. Deze patronen geven inzicht in de aanpassingen die nodig zijn om te leven in verschillende biotopen. Deel III bevat onderzoek naar de mechanismen die ten grondslag liggen aan de aanpassingen in de fysiologie van woestijnvogels. Deel IV behandelt gedragsstrategieën die van belang zijn voor de overleving van leeuweriken in woestijngebieden. Deel III en IV leggen de basis voor inzicht in de belangrijkste selectiedrukken die hebben geleid tot de aanpassingen van fysiologie en gedrag. Deel V integreert kennis van de variatie in fysiologie, gedrag en levensloop langs een droogtegradiënt, en plaatst de resultaten in het perspectief van de evolutionaire theorie van levenslopen. Het doel van dit onderzoek is te begrijpen waarom bepaalde combinaties van fysiologie, gedrag en demografische factoren voorkomen in bepaalde biotopen. Belangrijk voordeel van dit onderzoek is dat deze factoren tegelijk zijn bestudeerd in hetzelfde systeem.

Leeuweriken langs een droogtegradiënt

De familie van de leeuweriken is één van de weinige vogelfamilies met soorten die voorkomen in biotopen langs een droogtegradiënt, variërend van kurkdroge woestijnen tot natte graslanden. Deze droogtegradiënt weerspiegelt de gradiënt van selectiedrukken die dieren ervaren met toenemende droogte, namelijk afnemende water- en voedselbeschikbaarheid en hogere temperaturen. Het voordeel van dit onderzoekssysteem is dat soorten niet langer worden ingedeeld in de categorieën woestijn en niet-woestijn, maar geplaatst worden langs een continue gradiënt van omgevingsfactoren. Dit maakt een meer gedetailleerd onderzoek naar de aanpassing van fysiologie, gedrag en levensloop mogelijk. Alle leeuweriken zijn genetisch nauw met elkaar verwant en hebben vergelijkbare gewoontes wat betreft voedsel zoeken, nestelen, enz. Daardoor zijn verschillen tussen soorten eenvoudig toe te schrijven aan verschillen tussen biotopen, en wordt de verkla-

ring daarvan niet gecompliceerd door verschillen in evolutionaire geschiedenis, voedselkeuze, nestplaats, enz. Leeuweriken zijn geschikte vogels voor onderzoek. Ze zijn goed te observeren. Ze wennen snel aan gevangenschap en kunnen dus ook in het laboratorium gemeten worden. Ze zijn te vangen en terug te vangen in het veld, en lenen zich dus voor herhaalde metingen aan hetzelfde individu. En de meeste soorten blijven het hele jaar op dezelfde plek, of trekken maar kleine afstanden, zodat hun aanpassingen aan één karakteristieke biotoop kunnen worden toegeschreven.

Patronen in fysiologie en gedrag

Naarmate de omgeving droger is neemt het energie- en waterverbruik van leeuweriken geleidelijk af (hoofdstuk 4-8). Als men beide extremen van de gradiënt vergelijkt zijn de energetische onderhoudskosten van het leeuwerikenlichaam 54% lager in de woestijn dan in natte graslanden (hoofdstuk 4, 6). De verdamping, gemeten in het laboratorium, is 36% lager. In het veld is het energieverbruik van vrijlevende vogels 40% lager bij de woestijnsoorten en hun wateropname is 57% lager (hoofdstuk 8). De laboratoriumresultaten geven aan dat er verschillen zijn in fysiologie tussen leeuweriken uit de woestijn en soorten uit nattere gebieden. De veldgegevens zijn gebaseerd op de combinatie van fysiologie en gedrag, waar uiteindelijk natuurlijke selectie op werkt. Niet alleen zijn de fysiologische kosten lager bij de woestijnsoorten, ook hun gedrag kost minder water en energie. Het verschil in gedrag zit vooral in de lange siësta van leeuweriken in de woestijn als het te heet is om actief te zijn (hoofdstuk 14).

De zuiniger energie- en waterbalans van leeuweriken uit droge gebieden gemeten in het laboratorium zou het resultaat kunnen zijn van genetische aanpassingen door natuurlijke selectie of van 'fenotypische' aanpassingen als gevolg van acclimatisatie van het individu aan de omgeving. Acclimatisatie aan temperatuur, daglengte of voedselbeschikbaarheid kan de verschillen tussen de leeuweriksoorten niet verklaren. Dat blijkt uit een experiment waarin vijf soorten gedurende drie weken zijn blootgesteld aan verschillende temperaturen, constante daglengte en een overschot aan voedsel in gevangenschap (hoofdstuk 5). Overeenkomsten en verschillen in fysiologie en gedrag kunnen ook het gevolg zijn van verwantschappen: twee zustersoorten kunnen op elkaar lijken omdat ze dezelfde voorouder hebben. Daarom hebben we een stamboom met 22 soorten leeuweriken gemaakt op grond van twee genen (hoofdstuk 4). Analyses waarin deze stamboom betrokken is laten zien dat de afname in energie- en waterverbruik van leeuweriken langs een droogtegradiënt niet verklaard kan worden door onderlinge verwantschappen van soorten (hoofdstuk 4, 8). De stamboom geeft ook informatie over de evolutionaire geschiedenis van de leeuweriken: de verschillende soorten lijken relatief lang geleden in relatief korte tijd te zijn ontstaan.

Fysiologische mechanismen

Welke fysiologische mechanismen zijn verantwoordelijk voor het lagere energien- en waterverbruik en de betere tolerantie tegen hitte van leeuweriken in de woestijn vergeleken met soorten daarbuiten?

Het energieverbruik is in het verleden gerelateerd aan de grootte van organen, zoals hart, hersenen en nieren, omdat die delen van het lichaam een relatief hoge stofwisseling hebben per gram weefsel. Bij de verschillende leeuweriksoorten bleek er echter geen verschil te bestaan in de grootte van de organen (hoofdstuk 5, 9). Alleen de vliegspier was een beetje groter bij de soorten uit natte gebieden, maar niet zo veel dat het verschil in stofwisseling ermee verklaard kan worden. De verschillen in minimale stofwisseling tussen individuen binnen een soort zijn wel gedeeltelijk gerelateerd aan de grootte van maag, darmen, nieren en lever. Het is mogelijk dat de verschillen tussen soorten liggen in een lagere stofwisseling per gram weefsel van de verschillende organen, maar dat moet toekomstig onderzoek uitwijzen.

De verschillende mechanismen die zijn voorgesteld in de literatuur om het lage waterverbruik van woestijnvogels te verklaren worden stuk voor stuk in dit proefschrift ge-evalueerd. Allereerst zou een complexe botstructuur in de neus van vogels kunnen leiden tot afkoeling van uitgeademde lucht (hoofdstuk 10). Afgekoelde lucht kan minder water bevatten, dus tijdens de afkoeling in de neus zou water teruggewonnen kunnen worden voor hergebruik in het lichaam. Om de efficiëntie van dit mechanisme te testen hebben we een experiment gedaan waarbij we de neusgaten van leeuweriken tijdelijk afsloten zodat ze gedwongen waren via hun snavel uit te ademen. Met afgesloten neusgaten was de verdamping niet of slechts een klein beetje hoger dan met open neusgaten, afhankelijk van soort en temperatuur. Dit mechanisme lijkt dus niet de verklaring te zijn voor de lage verdamping van woestijnvogels.

Het tweede mechanisme om water te besparen dat is voorgesteld is hyperthermie, een verhoging van de lichaamstemperatuur met 2-4°C (hoofdstuk 11). Een hogere lichaamstemperatuur zou onder andere als voordeel hebben dat een dier minder hoeft af te koelen en dus weinig water aan verdamping kwijtraakt. Er is echter geen verschil in lichaamstemperatuur tussen woestijnvogels en niet-woestijnvogels. Dus dit mechanisme kan het verschil in verdamping tussen leeuweriken uit verschillende gebieden niet verklaren. Vogels die tijdelijk een hogere lichaamstemperatuur hebben, voor hooguit een paar uur, besparen daarmee wel water. De hoeveelheid hangt af van onder meer de lichaamsgrootte en de duur van de hyperthermie. Zo besparen kleine soorten als leeuweriken een aanzienlijke hoeveelheid water, en deze soorten worden dan ook hyperthermisch als ze zijn blootgesteld aan hoge temperaturen (hoofdstuk 6). Maar een Kraagtrap, ongeveer zo groot als een kip, bezuinigt niet op zijn waterverbruik en wordt dan ook niet hyperthermisch zelfs niet in een omgeving van 55°C (hoofdstuk 12).

Het derde mechanisme waarmee vogels misschien hun waterverbruik kunnen reduceren zit in aanpassingen van de huid (hoofdstuk 7). Deze lijken een grotere rol te spelen dan de aangepaste neusstructuur en hyperthermie. In tegenstelling tot zoogdieren hebben vogels geen zweetklieren en lange tijd dacht men dat vogels geen water verdampten door de huid. Leeuweriken echter verliezen 50-70% van de totale water verdamping door de huid, de rest via hun snavel. Soorten uit de woestijn verliezen minder water via hun huid dan leeuweriken uit natte gebieden. De verwachting is dat de structuur en samenstelling van vetten in de huid bepaalt hoe groot de verdamping is. Vervolgonderzoek is er op gericht om te bepalen of leeuweriken uit de woestijn inderdaad meer en andere vetten hebben in hun huid, waardoor deze minder goed doorlaatbaar wordt voor water. De fysiologische mechanismen waarmee leeuweriken in de woestijn zijn aangepast aan de hoge temperaturen bestaan uit een laag energieverbruik en een grotere isolatie (hoofdstuk 6). Een laag energieverbruik is gunstig omdat dan ook weinig warmte geproduceerd wordt. Met een grotere isolatie is het makkelijker om warmte buiten te houden.

Gedragstrategieën

Vogels in de woestijn passen hun gedrag aan aan de droogte, de hitte en het gebrek aan voedsel. Een belangrijke aanpassing is het selecteren van microklimaten die relatief koel zijn, zoals de schaduw van vegetatie en zelfs de hopen van Stekelstaarthagedissen (hoofdstuk 13). Tijdens het heetst van de zomer zitten leeuweriken vaak 5 tot 6 uur per dag in deze hopen. Het voordeel van het selecteren van koele plekken is een geringer waterverlies voor afkoeling. Daarnaast is het activiteitenpatroon van woestijnvogels aangepast: leeuweriken in de woestijn foerageren aan het begin en aan het eind van de dag, terwijl ze rusten midden overdag als het heet is. Hoofdstuk 14 rapporteert over een experiment om te onderzoeken of het activiteitenpatroon bepaald wordt door alleen omgevingstemperatuur of door een combinatie van omgevingstemperatuur, voedselbeschikbaarheid en fysiologische staat. Witbandleeuweriken die werden bijgevoerd besteedden minder tijd aan foerageren, meer tijd aan poetsen, en hielden een langere siësta in de schaduw. Bovendien begon en eindigde deze siësta bij lagere omgevingstemperaturen. Dit experiment laat duidelijk zien dat het woestijnklimaat beperkingen oplegt aan voedsel- en wateropname, foerageertijd, en warmtehuishouding. Vogels optimaliseren de tijd die ze besteden aan voedsel zoeken en aan rusten. De keus om verder te foerageren of ermee te stoppen hangt af van de combinatie van lichaamstemperatuur (risico van oververhitting) en hoeveelheid reeds opgenomen voedsel (risico van verhongeren of uitdrogen).

Demografie

De aanpassingen in fysiologie en gedrag wijzen erop dat droogte, hitte en lage voedselbeschikbaarheid onafhankelijk en simultaan selecteren voor zuinig energie- en waterverbruik in woestijnvogels. Men zou verwachten dat onder invloed van dezelfde omgevingsfactoren ook de levensloop is aangepast aan het leven in de woestijn. De belangrijkste demografische onderdelen van de levensloop zijn groei, voortplanting en overleving. De verwachting is dat de beperkte beschikbaarheid en de onvoorspelbaarheid van hulpbronnen, zoals voedsel, water en tijd, hebben geleid tot lagere groeikosten, minder investeren in de jaarlijkse voortplanting en meer investeren in de kans op overleving.

Met toenemende droogte van de omgeving zijn de groeikosten van kuikens lager, zowel in termen van energie als van water (hoofdstuk 8). Kuikens in de woestijn groeien langzamer, en hebben dus per dag minder energie en water nodig voor hun groei. Daarnaast verbruiken ze ook minder energie en water voor stofwisseling, verdamping en faeces. Dankzij deze aanpassingen kunnen kuikens in de woestijn groot worden met minder voedsel per dag.

De investering van oudervogels in jaarlijkse voortplanting neemt af met toenemende droogte (hoofdstuk 15). Leeuweriken in kurkdroge woestijnen broeden alleen in jaren waarin voldoende regen is gevallen. De Witband-, Dunn's en Rosse Woestijnleeuweriken in de woestijn in Saudi Arabië hebben tijdens de afgelopen 5 jaar in 2 jaar niet gebroed, omdat door droogte de voedselbeschikbaarheid te laag was. Als we ons beperken tot jaren waarin gebroed wordt zien we dat het aantal broedsels per jaar ook afneemt met toenemende droogte van de omgeving. Leeuweriken in gematigde streken maken 2 tot 4 broedsels per jaar, terwijl de soorten in de woestijn gemiddeld 1 legsel produceren. Het gemiddelde aantal eieren per legsel neemt af van 3.9 in gematigde streken tot 2.8 in de woestijn.

Geboorte en sterfte moeten met elkaar in balans zijn, omdat een populatie anders uitsterft. Leeuweriken die niet elk jaar broeden en weinig jongen per jaar produceren moeten daarom wel langer leven dan soorten die jaarlijks veel jongen voortbrengen. De kans op overleven kan worden opgesplitst in overleving van eieren en nestjongen, de recrutering van uitgevlogen jongen in de broedpopulatie, en de jaarlijkse overleving van volwassen vogels. Door hoge nestpredatie in woestijnen is de kans dat een nest met eieren ook werkelijk vliegvlugge jongen produceert maar 2%, terwijl deze kans voor leeuweriken in gematigde streken 87% is. In halfwoestijnen ligt de kans op overleving van nesten daartussenin. Directe gegevens over recrutering zijn er niet. Maar de periode dat de ouders voor uitgevlogen jongen zorgen is langer naarmate de biotopen droger worden. Dat kan erop wijzen dat de kans op recrutering van uitgevlogen jongen in de broedpopulatie groter is in woestijngebieden. Ook over de jaarlijkse overlevingskans voor volwassen vogels is nog weinig bekend. Het meten van overleving vergt

langdurig onderzoek aan een populatie waarin vogels worden gemerkt met kleuringen, waardoor ze individueel herkenbaar zijn. Op grond van onze eigen gegevens van gekleurde Witbandleeuweriken in de woestijn van Saudi Arabië schatten we de jaarlijkse overleving voor deze soort op 58%. Uit een studie aan Veldleeuweriken in Engeland volgt een kans op overleving van 51% voor deze leeuwerik van natte graslandgebieden. Deze gegevens zijn nog onvoldoende om de verwachting van een hogere overlevingskans in de woestijn te evalueren.

Fysiologie, gedrag en levensloop: een geïntegreerd perspectief

De belangrijkste leerstelling van de evolutionaire theorie van levenslopen is dat evolutionaire fitness gemaximaliseerd wordt door het afwegen van huidige tegen toekomstige voortplanting. Met andere woorden, potentiële oudervogels moeten kiezen hoeveel ze investeren in jongen en in hun eigen kans op overleven (en daarmee toekomstige jongen). Het grootbrengen van jongen gaat namelijk ten koste van de overlevingskansen van de ouders. Wanneer omgevingsfactoren veranderen, verschuift ook de beste balans van investeren in nakomelingen in het heden en in de toekomst. Deze theorie is gebaseerd op demografische factoren. Het onderzoek in dit proefschrift laat zien dat fysiologie en gedrag nauw verbonden zijn met demografie. Ze verdienen dan ook een grotere plaats in de theorie. Langs een gradiënt van toenemende droogte van de omgeving, en daarmee afnemende beschikbaarheid van voedsel, water en tijd, zijn de mogelijkheden steeds meer beperkt om te investeren in nakomelingen in een bepaald jaar. Met toenemende droogte verschuift de balans daarom naar grotere investering in eigen overleving, zodat de kans groter is om in de toekomst jongen groot te brengen. De belangrijkste aanpassingen van fysiologie en gedrag in de woestijn, namelijk zuinig energie- en waterverbruik, zijn onlosmakelijk verbonden met aanpassingen van de demografie: langzame groei van kuikens, weinig jongen per jaar en een waarschijnlijk grote kans op overleving. Toekomstig onderzoek zal ons nog veel moeten leren over de interacties tussen fysiologie, gedrag en levensloop.

