



University of Groningen

Know thine enemy

Dijkstra, Peter Douwe

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):

Dijkstra, P. D. (2006). Know thine enemy: Intra-sexual selection and sympatric speciation in Lake Victoria cichlid fish. 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.

Nederlandse samenvatting

Intraseksuele selectie en sympatrische soortvorming bij *Victoria cichliden*

Peter D. Dijkstra

Soortvorming

Hoe kan uit één diersoort nieuwe diersoorten ontstaan? Binnen de evolutiebiologie probeert men de processen te ontrafelen die soortvorming veroorzaken. Begrip over soortvorming is niet alleen van belang voor fundamentele vragen over het ontstaan van biodiversiteit, maar ook voor het verschaffen van informatie voor natuurbeschermers. Tevens is het belangrijk biologische systemen te bestuderen voordat we ze wellicht verliezen door menselijk toedoen.

Klassieke studies van soortvorming benadrukten het belang van geografische scheiding: geografisch geïsoleerde populaties kunnen geen genen meer met elkaar uitwisselen, en bewandelen hierdoor ieder hun eigen evolutionaire weg. Na verloop van tijd kunnen ze van elkaar verschillen. Wanneer ze weer met elkaar in contact komen zullen ze niet meer met elkaar mengen omdat ze elkaar bijvoorbeeld niet meer als soortgenoten herkennen. Op dat moment zijn er twee nieuwe soorten ontstaan (allopatrische soortvorming).

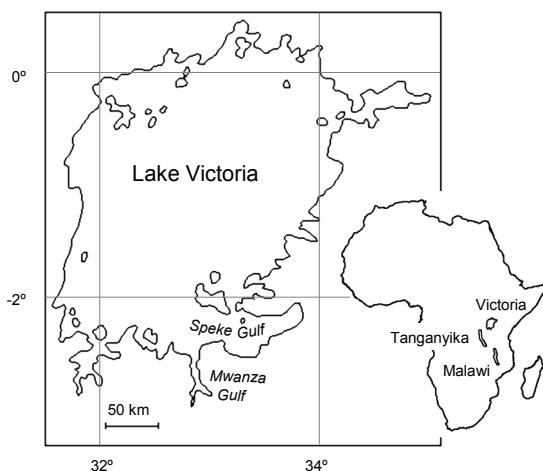
Geleidelijk heeft het idee aan kracht gewonnen dat soorten ook zonder die geografische barrières (zoals een bergketen of rivier), en dus met mogelijkheden voor uitwisseling van genen, kunnen ontstaan. We noemen dit sympatrische soortvorming. In deze situatie is soortvorming een veel ingewikkelder proces. Hoe is het mogelijk dat populaties uit elkaar evolueren als ze elkaar voortdurend tegen het lijf lopen en genen kunnen uitwisselen? Het sympatrische soortvormingmodel is dan ook decennialang controversieel geweest (Schilthuizen 2001). De laatste jaren is er echter een redelijk consensus ontstaan over de mogelijkheid dat sympatrische soortvorming mogelijk is wanneer het gedreven wordt door ecologische selectie. Stel een populatie voor waarbij een aantal dieren zich gaat specialiseren op kleine prooidieren, en anderen op grote prooidieren. Er kan hierdoor een klein verschil of divergentie ontstaan in lichaamsgrootte. Deze subpopulaties kunnen van elkaar reproductief gescheiden raken als er een vrouwelijk voorkeur ontstaan voor het kenmerk wat gekoppeld is aan de ecologische specialisatie, in dit geval lichaamsgrootte. Bij dit proces is ecologische selectie de drijvende kracht achter de soortvorming, en speelt de seksuele voorkeur van vrouwtjes, of seksuele selectie, een secundaire rol.

Sympatrische soortvorming: Het ontstaan van dochtersoorten uit een vooroudersoort, zonder dat er een geografische barrière, zoals een rivier, bergketen of zee, tussen de toekomstige dochtersoorten zit. Het tegenovergestelde is 'allopatrische soortvorming' waarbij die barrière er wel is en de toekomstige dochtersoorten dus op een eenvoudige en duidelijke manier gescheiden zijn.

Seksuele selectie: een proces waarbij bepaalde eigenschappen van een dier het makkelijker maken dat deze een partner krijgt, waardoor deze meer nakomelingen krijgt.

Ecologische selectie: een proces waarbij organismen die beter zijn aangepast aan de ecologische omstandigheden meer nakomelingen krijgen dan minder aangepaste organismen.

Omdat soortvorming doorgaans erg lang duurt is het een moeilijk te bestuderen proces. We hebben een groep dieren nodig die extreem snel evolueren, zodat we het soortvormingsproces in verschillende stadia onder de loep kunnen nemen. Een excellent modelsysteem zijn de spectaculaire soortenzwermen van snelevoluerende haplochromide cichlide vissen uit de Oost-Afrikaanse meren.



Figuur 1 De drie Grote Meren van Oost-Afrika

Soortvorming binnen haplochromine cichliden

Cichliden zijn de meest soortenrijke familie van gewervelde dieren. Ze komen voor in Azië, Amerika en Afrika. Het leeuwendeel van de soorten komen voor in de drie Grote Meren van Oost-Afrika: Tanganyika-, Malawi- en Victoriameer (figuur 1). Vooral in de laatste twee meren zijn in een korte tijd een enorme hoeveelheid aan prachtig gekleurde cichlidensoorten ontstaan. Het zijn ook populaire aquariumvissen (zie bijvoorbeeld www.nvcweb.nl, www.cichlids.com).

Een grote hoeveelheid haplochromine soorten in het Victoriameer zijn in de afgelopen decennia uitgeroeid door de geïntroduceerde Nijlbaars (Goldschmidt 1994). Gelukkig zijn de gevolgen van de Nijlbaars minder rampzalig voor de kleurrijke rotscichlidengemeenschap in het Victoriameer. Mijn proefschrift richt zich op deze cichliden.

De cichliden uit het Victoriameer broeden de eieren uit in de bek. Normaal gesproken zijn alleen de mannetjes felgekleurd. Mannetjes strijden driftig om de schaarse territoria en proberen met zoveel mogelijk vrouwtjes te paren. Na de

bevruchting draait alleen de vrouw op voor de broedzorg. Deze oneerlijke verdeling van zorgtaken maakt vrouwtjes kieskeurig bij het uitzoeken van een mannetje; waarschijnlijk wil ze paren met het mannetje met de juiste genetisch bagage voor het nageslacht. Die kieskeurigheid, oftewel seksuele selectie op de kwaliteit van de mannetjes, heeft gevolgen voor het ontstaan en voortbestaan van soorten. De vrouwelijke voorkeur voor specifieke mannen zou het uiterlijk van mannen kunnen veranderen, en daarmee nieuwe soorten doen ontstaan.

De rol van intraseksuele selectie bij soortvorming

Het vermoeden bestaat dat veel cichliden zijn ontstaan zonder geografische barrières. In de voorgaande paragraaf heb ik al uiteengezet dat in het orthodoxe sympatrische soortvormingmodel ecologische selectie een sleutelrol speelt, en dat seksuele selectie van ondergeschikt belang is. Bij de haplochromine cichliden is echter iets interessants aan de hand: veel kleurvarianten en zustersoorten verschillen dramatische in de kleur van het mannelijke broedkleed, en nagenoeg niet in morfologische aanpassingen voor bijvoorbeeld specifiek eetgedrag. Is het wellicht mogelijk dat sympatrische soortvorming in de haplochromine cichliden gedreven wordt primair door seksuele selectie? Kan variatie in vrouwelijk voorkeur voor specifieke mannen de evolutie van verschillende kleurvarianten- en soorten bewerkstelligen? Zou de vrouwelijke kieskeurigheid de rol van een geografische barrière kunnen overnemen, en ervoor kunnen zorgen dat subpopulaties minder genen gaan uitwisselen en op den duur uit elkaar evolueren?

Deze theorie is nog steeds erg controversieel. Allereerst is het lastig voor een nieuwe kleurvariant om een populatie binnen te dringen. De meeste vrouwtjes hebben immers een voorkeur voor de reeds bestaande kleurvariant, en de nieuwe kleurvariant heeft daarom een extra duw in de rug nodig om een poot aan de grond te krijgen. Het tweede probleem is het stabiel voorkomen van twee kleurvarianten: als deze kleurvarianten zich niet ecologisch gaan onderscheiden wordt de concurrentie om ruimte en voedsel normaliter een van beiden fataal. Met andere woorden: hoe kan kleurvariatie in een populatie ontstaan en worden gehandhaafd? We denken dat deze problemen verholpen kunnen worden als afwijkende kleurvarianten een voordeel hebben bij agressieve interacties met andere mannetjes doordat ze bijvoorbeeld niet herkend worden als rivaal. Als zeldzame mannen een hogere kans hebben een mooi territorium te bemachtigen zouden ze wellicht een vrouwtje kunnen verleiden, ook al zien ze er afwijkend uit. Zo'n voordeel bij man-man competitie, ofwel intraseksuele selectie, noemen we het 'zeldzame mannetjes' effect. De term 'zeldzaam' geeft al aan dat dit voordeel minder wordt als de nieuwe kleurvariant in frequentie toeneemt, en dus minder zeldzaam wordt. Met andere woorden, we denken dat de strijd tussen de mannen negatief frequentie-afhankelijke selectie op het broedkleed kan opleveren. Frequentie-afhankelijk selectie zorgt ervoor dat twee kleurvarianten alleen een voordeel hebben als ze zeldzaam. Hierdoor kunnen kleurvarianten stabiel samen voorkomen, waaruit vervolgens door vrouwelijke kieskeurigheid verschillende

soorten kunnen evolueren. Voor de uiteindelijk soortvorming blijft seksuele selectie door vrouwelijk voorkeur op mannelijke kleurpatronen nog steeds erg belangrijk is. Kleur en de corresponderende vrouwelijke voorkeur moeten gekoppeld raken, waardoor restrictie in genenuitwisseling tussen subpopulaties kan ontstaan.

De studie van seksuele selectie en soortvorming richt zich traditioneel hoofdzakelijk op de vrouwelijke voorkeur voor mannelijke kleurpatronen (interseksuele selectie). De effecten van competitie tussen mannetjes op de evolutie van kleurpatronen en vrouwelijke voorkeuren (intraseksuele selectie) is pas recent onder de aandacht gekomen. Theoretisch werk van Sander van Doorn (2004) laat zien dat juist een combinatie van inter- and intraseksuele selectie essentieel is voor sympatrische soortvorming.

Hoe kan man-man competitie een voordeel opleveren voor zeldzame mannetjes? Zeldzame mannen hebben een voordeel als ze bijvoorbeeld minder agressie ontvangen of een verhoogde kans hebben conflicten te winnen. Dit kan op verschillende manieren bewerkstelligd worden.

(1) Agressievoorkeur voor de eigen kleur

Als mannetjes agressiever zijn naar rivalen met hun eigen kleur dan een andere kleur, hebben afwijkend gekleurde mannetjes automatisch een voordeel: ze worden dan door de meute niet herkend als rivaal. Hierdoor hebben ze minder last van aanvallen, maar krijgen het moeilijker als hun eigen kleurvariant in frequentie toeneemt omdat ze dan steeds meer aanvallen te verduren krijgen van kleurgenoten.

(2) Dominantie door kleureffecten

Kleuren als rood of oranje kunnen door hun intimiderende uitstraling de kans vergroten dat de drager een conflict wint. Als de nieuwe zeldzame kleurvariant zo'n kleur heeft zou hem dat een voordeel kunnen opleveren in de competitie voor territoria.

(3) Dominantie door een hoger agressieniveau

Als de nieuwe zeldzame kleur gekoppeld is aan een hoger agressieniveau zou dat een voordeel kunnen opleveren in conflictsituaties.

De laatste twee mechanismen vergen een extra aanname voor frequentie-afhankelijkheid, namelijk dat de dominante kleurvariant aan vechtkracht inboet zodra deze in relatieve frequentie toeneemt, doordat ze bijvoorbeeld elkaar in onderlinge gevechten meer uitputten dan de andere kleurvariant.

Mijn proefschrift beschrijft een reeks aan experimenten waarin assumpties en voorspellingen van de 'zeldzame man' hypothese zijn getest.

De resultaten

De hoofdrolspelers in mijn proefschrift zijn *Pundamilia pundamilia* (blauw) en *Pundamilia nyererei* (rood), twee nauw verwante soorten die voornamelijk in mannelijk broedkleed van elkaar verschillen. Deze twee soorten vertegenwoordigen een zeer algemeen voorkomende kleurvariatie tussen zustersoorten in het Victoriameer. Omdat rood altijd gemengd voorkomt met blauw terwijl blauw wel ongemengd voorkomt, denken we dat blauw de voorouderlijke soort is, en dat rood herhaaldelijk blauwe populatie is binnengedrongen.

Agressievoorkeuren

We hebben drie type populaties onderzocht: (1) een populatie waarin alleen blauw voorkomt (blauwe populatie), (2) twee populaties waar rood al is binnen gedrongen maar waar rood en blauw nog steeds genen uitwisselen (hybridiserende populaties), en (3) drie populaties waarbij rood en blauw echte soorten zijn, dus met totaal geen uitwisseling van genen (gescheiden populaties). Deze drie populatietypen zou men als een gradiënt van soortvorming kunnen beschouwen: van een maagdelijke populatie, naar de vestiging van een nieuwe kleurvariant, tot het ontstaan van twee reproductief gescheiden, dus 'echte' soorten.

In onze zogenaamde agressiekeuzetest boden wij een territoriale man twee verschillend gekleurde rivalen aan in doorzichtige buizen, zowel in aquaria als in het veld (Tanzania). We maten dan de agressie van een mannetje richting de twee rivalen en konden zo zijn voorkeur voor een beide gekleurde rivalen bepalen. Hoofdstuk 2 en 3 laat zien dat mannetjes uit het wild inderdaad meer agressie richten naar rivalen van hun eigen kleur. Echter, dit is alleen het geval bij blauwe populaties en gescheiden populaties; in hybridiserende populaties richten blauwe mannen meer agressie naar rood. Dit duidt erop dat agressie voorkeuren de invasie van rood zouden kunnen begunstigen, alsmede het stabiel samen voorkomen van reproductief gescheiden zustersoorten. Dat komt doordat in de eerste situatie rood niet als rivaal herkend. In de laatste situatie ontvangen zowel rood als blauw minder agressie als ze zeldzaam zijn. Echter, als het soortvormingsproces nog in gang is, zoals dat het geval is in de hybridiserende populatie, dan zijn agressievoorkeuren niet voldoende om het proces te stabiliseren omdat rood dan altijd meer agressie ontvangt. De conclusie moet dan ook zijn dat agressievoorkeuren op zichzelf soortvorming niet kunnen stabiliseren. Echter, ik denk dat agressievoorkeuren in combinatie met andere elementen van man-man competitie, zoals dominantieoordelen door kleur, wel de vereiste frequentie-afhankelijkheid kan genereren. Zo laat ik in hoofdstuk 4 zien dat rood dominant is over blauw (zie volgende sectie). Het is wellicht mogelijk dat een combinatie van agressievoorkeuren en dominantie van rood soortvorming in hybridiserende populatie kan stabiliseren. Tenslotte laat ik in hoofdstuk 2 zien dat

agressievoorkeuren gebaseerd zijn op de kleuren van het broedkleed: is het onderscheid van beide kleuren niet goed zichtbaar (dit kan gecreëerd worden met groen licht), dan maken de vissen ook geen onderscheid tussen verschillend gekleurde rivalen.

Hoe ontwikkelen mannetjes hun agressievoorkeuren? Is het voornamelijk genetische aanleg, of komt er ook nog leren aan te pas? Het is bijvoorbeeld mogelijk dat mannetjes van alle populatietypen een voorkeur vertonen om de eigen kleurvariant aan te vallen, maar dat blauwe mannen in de hybridiserende populatie hebben geleerd meer aandacht aan rode mannen te schenken omdat ze gevaarlijke, agressieve rivalen zijn. In hoofdstuk 5 testen we de hypothese dat ervaring met alleen maar blauw leidt tot een voorkeur voor blauw, en dat ervaring met zowel rood als blauw leidt tot een voorkeur voor rood. In deze studie gebruikten we labkweek van blauwe mannetjes uit de blauwe populatie en twee hybridiserende populaties. De resultaten gingen tegen onze verwachting in. Mannetjes met uitsluitend ervaring met blauw hadden geen agressievoorkeur, terwijl mannetjes met ervaring met beide kleurvarianten een voorkeur hadden om blauw aan te vallen. Ook al kunnen we deze resultaten moeilijk interpreteren, ze laten in ieder geval zien dat agressievoorkeuren niet alleen genetische zijn geprogrammeerd, maar ook gevormd worden door leereffecten.

Dominantie

Hoofdstuk 4 en 6 richten zich op labkweek van blauwe en rode mannen uit een hybridiserende populatie.

In hoofdstuk 4 heb ik rode en blauwe mannen één-op-één tegen elkaar laten vechten. We zagen dat rode mannen veel meer conflicten winnen dan blauwe, maar dit voordeel verdwijnt als het kleurverschil tussen de vechtersbazen wordt gemaskeerd met groen licht. Blijkbaar heeft rood een intimiderend effect op blauwe rivalen en kan dit kleureffect wellicht de invasie van rode kleurvarianten in een blauwe populatie vergemakkelijken.

In hoofdstuk 6 worden eerdere bevindingen onder meer natuurlijk omstandigheden gevalideerd. Groepjes van alleen rode of alleen blauwe mannetjes (pure groepen), alsmede groepjes met dezelfde aantallen van beide kleurvarianten (gemengde groepen) werden bestudeerd in grote aquaria. Ik stelde de volgende vragen: (1) Meten we in deze groepjes dezelfde agressievoorkeur als in een agressiekeuze experiment?; (2) Rood is in een één-op-één conflict dominant over blauw, maar in het veld zien we nooit dat rood blauw verdringt, er bestaan immers geen pure rode populaties. Is de dominantie van rood gelijk aan die van blauw in een gemengde situatie, in tegenstelling tot de één-op-één situatie? En tenslotte (3): de 'zeldzame man' hypothese voorspelt dat het agressieniveau in pure groepen hoger is dan in gemengde groepen. Dat komt omdat in een gemengde situatie mannetjes andersgekleurde rivalen kunnen ontmoeten die minder agressie opwekken dan rivalen van de eigen kleur. Is het dan zo dat qua agressieniveau en de kosten van territoriale verdediging een gemengde groep voordeliger en stabiel

is voor beide kleurvarianten? Vragen (1) en (2) worden positief beantwoord: in een groepssituatie hebben zien we dezelfde agressievoorkeuren als in hoofdstuk (5) en andere experimenten. Rood en blauw deden het net zo goed in termen van sociale dominantie, wat in schril contrast staat met hoofdstuk 4 waarin rood een duidelijk dominantie voordeel had over blauw. Dit illustreert het belang om bevinden van geïsoleerde testsituaties in een groepscontext te valideren. Ik denk dat rood en blauw in een gemengde situatie het net zo goed doen omdat rode mannen in een groepssituatie hinder van elkaar ondervinden, in tegenstelling tot in een één-op-één gevecht. Tenslotte vraag (3): deze hypothese werd gedeeltelijk bevestigd: puur rode groepen zijn agressiever dan puur blauwe groepen. De kosten van agressie worden alleen gereduceerd in een gemengde groep voor rode mannen. Met andere woorden, het loont voor rode mannen om sympatrisch voor te komen met blauw, maar andersom niet. Dit is consistent met de geografische verspreiding van rode en blauwe *Pundamilia* vormen in het Victoriameer: rood komt altijd samen voor met blauw, maar blauw komt op meerdere locaties alleen voor.

Territoriumkwaliteit en partnerkeuze

Een voorwaarde voor het 'zeldzame man' effect is dat voordelen in man-man competitie zich vertalen in een verhoogd reproductief succes. Mannetjes concurreren driftig om territoria die variëren in grote en structurele complexiteit. Stel je voor dat zeldzame mannen een hogere kans hebben een mooi territorium te bemachtigen. Zou territoriumkwaliteit er dan voor kunnen zorgen dat zo'n afwijkend gekleurd mannetje toch aan de vrouw komt? In hoofdstuk 7 laat ik zien dat mannetjes bij voorkeur een grote tube als centrum van hun territorium bezetten. Vervolgens hebben we een rood vrouwtje laten kiezen tussen een blauwe en een rode partner. Zoals verwacht bleken rode vrouwtjes een seksuele voorkeur te hebben voor een rode man. Echter, zodra we de blauwe man een grote tube gaven en de rode de minder aantrekkelijke kleine tube vertoonde de vrouwtjes geen voorkeur meer voor één van de twee mannetjes. Blijkbaar kan territoriumkwaliteit de voorkeur voor de eigengekleurde man teniet doen. Als zeldzame mannen een grotere kans hebben een hoogwaardig territorium te bezetten, dan zouden vrouwtjes wellicht met een dilemma geconfronteerd worden tussen voorkeur voor de eigen kleur en voorkeur voor mannetjes met een mooi territorium. Dit effect zou de vestiging van een nieuwe kleurvariant kunnen faciliteren.

Kleuren en kwaliteit

In veel diersoorten vertonen mannen veel variatie in de intensiteit van het broedkleed. Dat is ook sterk het geval in onze rode cichlide, *P. nyererei*. Werk van Martine Maan uit Leiden aan dezelfde soort heeft laten zien dat vrouwtjes een voorkeur hebben voor felgekleurde kerels (Maan 2006). Misschien is het voordeel van kieskeurigheid erfelijk: een felgekleurde man kan voor felgekleurd nageslacht zorgen die dan ook weer goed in de markt ligt. De vraag is nu: gaan vrouwtjes puur

vanwege esthetisch redenen af op felgekleurde mannetjes ('sexy sons' hypothese), of verschaft de kleurintensiteit informatie over de genetisch kwaliteit van de drager die de overleving van het nageslacht kan vergroten, bijvoorbeeld resistentie tegen parasieten ('good genes' hypothese) ? Een belangrijke assumptie in de theorie over sympatrische soortvorming is dat seksuele selectie via het 'sexy sons' mechanisme verloopt, omdat dan de evolutie van de kleur van het broedkleed veel willekeuriger is dan onder 'good genes' seksuele selectie. Hierdoor kan soortvorming makkelijker plaatsvinden. Echter, in de literatuur over seksuele selectie persé wordt veelal juist uitgegaan van de 'good genes' hypothese.

Als de intensiteit van het broedkleed iets zegt over de genetische kwaliteit van de drager ('good genes') dan zou kleurexpressie kostbaar voor het mannetje moeten zijn. Dit voorkomt dat mannetjes oneerlijke informatie kunnen geven door via kleur te bluffen over hun kwaliteit. Kleurexpressie zou bijvoorbeeld ten koste kunnen gaan van het functioneren van het afweersysteem, waardoor alleen individuen met een van nature heel goed afweersysteem zich felle kleuren kunnen veroorloven. Wij testten dit in de soort *P. nyererei* (hoofdstuk 8). Allereerst bleek dat sociale stimulatie met een rivaal leidde tot felle kleurexpressie. Vervolgens werden de mannen blootgesteld aan een lichaamsvreemd eiwit waartegen ze antilichamen gaan maken. Het bleek dat extreem rode mannen een lagere antibodyproductie hadden dan minder roodgekleurde mannen. Dit duidt erop dat kleurexpressie ten koste gaat van het functioneren van het afweersysteem, en ondersteunt de hypothese dat de rode kleur in *P. nyererei* een signaal is over de kwaliteit van de drager. Zoals we al weten heeft de kleur van het mannelijk broedkleed een belangrijke rol gespeeld bij de explosieve soortvorming van Victoriacichliden. De discrepantie tussen 'good genes' sexuele selectie en de verminderde kans op soortvorming noopt om een frisse, herziene blik op het soortvormingsproces bij haplochromide cichliden. In de conclusie kom ik hier nog op terug.

Zeldzame vrouw effect

Niet alleen mannetjes zijn territoriaal, maar bij sommigen soorten ook de vrouwtjes. Het is heel goed mogelijk dat er ook een 'zeldzame vrouw' effect bestaat doordat vrouwtjes bijvoorbeeld bij voorkeur vrouwelijke rivalen van de eigen kleurvariant aanvallen. Binnen de soort *Neochromis omnicaeruleus* vinden we drie vrouwelijke kleurvarianten. Agressiekeuzetesten toonden aan dat alle kleurvarianten bij voorkeur de eigen kleurmorf aanvallen (hoofdstuk 9). Dat betekent dat een kleurvariant minder agressie ontvangt als deze lokaal het minst frequent voorkomt. Hierdoor zouden zeldzame vrouwtjes een voordeel hebben, wat dus de co-existentie van de kleurvarianten binnen *Neochromis omnicaeruleus* zou kunnen ondersteunen.

Conclusies

In mijn laatste hoofdstuk, de synthese, vat ik de resultaten van mijn proefschrift samen, en bespreek deze in hun onderlinge samenhang. Ik laat zien dat kleur belangrijk is bij de competitie tussen mannen (hoofdstuk 2, 4 & 6). Behalve dus dat kleur onderhevig is aan seksuele selectie door vrouwelijke voorkeuren, staat het ook onder intraseksuele selectiedruk. Dat competitie tussen mannetjes erg belangrijk is bij seksuele selectie wordt ook ondersteund door hoofdstuk 7 waarin beschreven wordt dat territoriumkwaliteit erg belangrijk zou kunnen zijn bij partnerkeuze.

In de introductie beschreef ik al dat frequentie-afhankelijke selectie op verschillende manieren bewerkstelligd kan worden. Mijn proefschrift geeft aan dat intraseksuele selectie inderdaad is opgebouwd uit verschillende elementen, zoals agressievoorkeuren, kleur effecten op dominantie en asymmetrie in agressieniveau tussen kleurvarianten of zustersoorten. Hoe dit wel, dan niet frequentieafhankelijke intraseksuele selectie kan opleveren zou bestudeerd kunnen worden zoals in hoofdstuk 6. Men zou groepen van blauwe en rode mannen kunnen bestuderen met verschillende proporties van beide kleuren, en dan kunnen kijken naar frequentie-afhankelijke dominantie: als rood zeldzaam is heeft deze meer kans om dominant te worden, en vice versa.

Een belangrijke conclusie van mijn proefschrift is dat man-man, en ook vrouw-vrouw competitie een belangrijke kracht is bij het ontstaan en gehandhaafd blijven van nieuwe kleurvarianten en soorten. Mijn proefschrift laat zien dat intraseksuele selectie de vereiste frequentie-afhankelijkheid zou kunnen opleveren die infiltratie van nieuwe kleurvarianten, alsmede het stabiel voorkomen van meerdere kleurvarianten zou kunnen stabiliseren.

Ik maak aannemelijk dat de kleur informatie zou kunnen verschaffen over de genetische kwaliteit van het mannetje. In theorie maakt dit de ontwikkeling van kleur minder willekeurig, waardoor soortvorming door seksuele selectie minder makkelijk kan optreden. Edoch, in de laatste paragraaf schets ik een genuanceerder beeld van soortvorming gedreven door seksuele selectie alleen. Ik benadruk dat seksuele en ecologische selectie hand in hand kunnen gaan. Allereerst is er variatie in habitat type (bijvoorbeeld rots versus zand; diep versus ondiep) dat effect heeft op de evolutie van kleurvormen: kleuren kunnen per habitat verschillen waar ze maximaal tot hun recht komen in termen van opvallendheid of felheid. Dit kan komen door contrast tussen broedkleed en habitat, of door kleurfiltering in de waterkolom (Maan 2006). Recent is er meer aandacht ontstaan voor sympatrische soortvorming door habitat-afhankelijke 'good genes' seksuele selectie (zie ook Van Doorn 2004; Maan 2006).

Mijn proefschrift laat zien dat bij het ontstaan en behoud van haplochromine soorten in het Victoriameer kleur niet alleen belangrijk is voor seksuele selectie door vrouwtjes, maar ook voor de concurrentie van mannetjes onderling. De zichtbaarheid van deze kleurpatronen, en dus de helderheid van het

water zijn van cruciaal belang voor het behoud van de haplochromine cichliden uit het Victoriameer. In dit opzicht onderstreept het proefschrift de boodschap van natuurbeschermers: om de kleuren- en soortenrijkdom van de haplochromine cichliden te behouden mag het meer niet troebeler en smeriger worden.

