

University of Groningen

## Sex allocation in a life history context

Pen, Ido Rolf

**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:*

2000

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

*Citation for published version (APA):*

Pen, I. R. (2000). *Sex allocation in a life history context*. 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).

The publication may also be distributed here under the terms of Article 25fa of the Dutch Copyright Act, indicated by the "Taverne" license. More information can be found on the University of Groningen website: <https://www.rug.nl/library/open-access/self-archiving-pure/taverne-amendment>.

### 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 probleemstelling

Voortplanting vereist investering van tijd en energie in nakomelingen, al is het maar de minimale leverantie van materie in de vorm van een geslachtscel. In organismen met sexuele voortplanting kan een eenheid van ouderlijke investering twee routes volgen: een mannelijke en een vrouwelijke. Bij gonochoristische soorten, waarbij elke nakomeling slechts één van beide geslachten vertegenwoordigt, kan geïnvesteerd worden in zonen of dochters. Bij hermafrodiete soorten, waarbij een individu de rol van beide geslachten kan aannemen, kan geïnvesteerd worden in de produktie van sperma of in de produktie van eieren (pollen of ova bij planten). De opsplitsing van ouderlijke investering in mannelijk en vrouwelijk wordt *sexallocatie* genoemd.

In de praktijk is sexallocatie vaak synoniem met de geslachtverhouding of *sexratio*, de numerieke verhouding van het aantal zonen en dochters. Deze maat alleen is echter niet noodzakelijkerwijs erg informatief over de relatieve investering in zonen en dochters, want een individuele zoon kan een grotere of kleinere investering vertegenwoordigen dan een individuele dochter.

Biologen die sexallocatie bestuderen stellen twee soorten vragen: (1) Welke genetische en fysiologische mechanismen veroorzaken op korte termijn variatie in sexallocatie tussen en binnen soorten? Dit is vragen naar de *proximate* veroorzaking van variatie. (2) Welke evolutionaire mechanismen veroorzaken op lange termijn variatie in sexallocatie tussen en binnen soorten? Of specifieker: in hoeverre kan waargenomen variatie in sexallocatie begrepen worden als een aanpassing aan de omgeving, door natuurlijke selectie veroorzaakt. Dit is vragen naar de *ultimate* veroorzaking van variatie. In dit proefschrift wordt voornamelijk het tweede type vraag gesteld, maar het zal blijken dat het beantwoorden van het tweede type vraag vaak onmogelijk is zonder kennis van het antwoord op het eerste type vraag.

Beantwoording van evolutionaire vragen begint vaak met het formuleren en analyseren van een theoretisch model, verbaal of wiskundig. De modellen voorspellen een bepaald verband tussen sexallocatie en andere eigenschappen van een soort en haar omgeving. De voorspellingen kunnen vervolgens worden vergeleken met empirische gegevens en de theorie wordt al dan niet verworpen. Althans, zo gaat het in een ideale wereld. Veel theorieën blijven helaas steken in het stadium van achteraf-verklaren.

Een populaire wijze van evolutionair modelleren, die ook in dit proefschrift veel ge-

bruikt wordt, is de zogenaamde fenotypische methode. Deze methode is gebaseerd op de aanname dat natuurlijke selectie ervoor zorgt dat op den duur alleen die eigenschappen (fenotypes) overblijven die in zekere zin het reproductief succes maximaliseren van de drager van de eigenschap, ongeacht de genetische basis voor de eigenschap. Het nadeel van deze methode is dat het aantoonbaar onjuist is dat elk genetisch mechanisme verenigbaar is met de aanname van maximalisatie. Daar staat tegenover dat van gedrag zoals sexallocatie bijna nooit de genetische basis bekend is, en dat de fenotypische methode vaak de enige haalbare manier is om natuurlijke selectie van relatief complex gedrag te kunnen analyseren. De fenotypische methode ontleent veel van haar technieken aan de speltheorie, een wiskundige theorie die oorspronkelijk is ontwikkeld om (micro) economische problemen te analyseren. Het is geen toeval dat de jargons van evolutionaire en economische theorie veel overeenkomsten vertonen.

Vergeleken met andere evolutionaire theorieën is sexallocatie theorie redelijk succesvol gebleken. Vooral sexratio variatie bleek vaak met behulp van eenvoudige wiskundige modellen goed te verklaren of te voorspellen, soms met grote kwantitatieve nauwkeurigheid. Zie hoofdstuk X voor een informele uitleg van de belangrijkste ideeën die ten grondslag liggen aan de huidige sexallocatie theorie. De reden voor het relatieve succes van sexallocatie theorie is waarschijnlijk dat sexratios vergeleken met ander gedrag vaak erg eenvoudig te meten zijn; men telt gewoon het aantal mannetjes en vrouwtjes. Bovendien is het relatief eenvoudig om een verband te leggen tussen de sexratio en reproductief succes, zodat het formuleren van fenotypische modellen vrij gemakkelijk is.

Toch is het succes van de sexallocatie theorie grotendeels beperkt gebleven tot bepaalde groepen organismen, vooral insecten, in het bijzonder de vliesvleugelige insecten waaronder de wespen, bijen en mieren. Toegepast op vogels en zoogdieren had de theorie veel minder succes. Een aantal redenen kan daarvoor gegeven worden, zowel praktische als theoretische. Een praktische reden is dat bij insecten sexratios vaak eenvoudiger zijn vast te stellen dan bij zoogdieren en vogels. Grote steekproeven en dus nauwkeurige schattingen zijn vaak moeilijker te verkrijgen bij zoogdieren en vogels, terwijl juist bij zoogdieren en vogels minder vaak en minder extreme afwijkingen van 50:50 in de sexratio worden gevonden waardoor juist grotere steekproeven noodzakelijk zijn om statistisch significante sex-ratio variatie te vinden. Een ander praktisch probleem is dat het vaak lastig is om in een vroeg stadium sexratios vast te stellen bij zoogdieren en vogels omdat òf het geslacht moeilijk te zien is òf reeds voor de geboorte sex-specifieke sterfte kan zijn opgetreden.

Een mogelijke theoretische reden waarom sexallocatie theorie niet erg succesvol is gebleken bij vogels en zoogdieren is dat de laatsten minder vaak dan de genoemde insecten voldoen aan de aannames van de gebruikte theoretische modellen. De standaardmodellen veronderstellen bijvoorbeeld dat de sexratio van de nakomelingen onder perfecte en kostenloze controle is van de moeder. Voor vliesvleugelige insecten is dat geen problematische aanname omdat het mechanisme van gelachtsbepaling bij deze groep van organismen maternale controle van de sexratio erg aannemelijk maakt: vrouwtjes zijn diploide, dat wil zeggen dat ze twee homologe exemplaren hebben van elk gen, terwijl manne-

tjes haploide zijn, komen dus voort uit één kromosoom komen. Een vrouwtje heeft dus twee kromosomen. Een vrouwtje kan haar eieren ze laat twee kromosomen mannetjes als vrouwtjes of één kromosoom als mannetjes. Het mannetje beweert dat dit systeem evenwichtig maakt. Toch is er grote variatie bij vogels en insecten vaststellen van het

Het centrale uitgangspunt bij vogels en zoogdieren is de gelachtsbepaling, maar dat is vaak niet vanzelfsprekend. Het is belangrijk om te weten hoe de sexratio wordt gehouden met behulp van de theorie voor vogels en insecten. Het is belangrijk om te weten hoe de sexratio wordt gehouden met behulp van de theorie voor vogels en insecten.

Naast theoretische modellen is er een combinatie van theoretische modellen en gedrag in vogels.

## Deel I: Inleiding

Hoofdstuk 2 legt de basis voor de theorie. In het eerste hoofdstuk wordt het bewijs voor de theorie gegeven. Het gevolg is van hun gedrag zelf ook tekort schiet. Het is belangrijk om te weten hoe de sexratio wordt gehouden met behulp van de theorie voor vogels en insecten. Het belang hiervan is dat de investering splitsen per seizoen (de sexratio) is een belangrijke beslissing en kunnen worden gezien als een aantal nakomelingen. (2) Bij vogels en insecten is het belangrijk om te weten hoe de sexratio wordt gehouden met behulp van de theorie voor vogels en insecten. Het belang hiervan is dat de investering splitsen per seizoen (de sexratio) is een belangrijke beslissing en kunnen worden gezien als een aantal nakomelingen. (2) Bij vogels en insecten is het belangrijk om te weten hoe de sexratio wordt gehouden met behulp van de theorie voor vogels en insecten. Het belang hiervan is dat de investering splitsen per seizoen (de sexratio) is een belangrijke beslissing en kunnen worden gezien als een aantal nakomelingen.

tjes haploide zijn, beschikkend over slechts een enkel exemplaar van elk gen. Vrouwtjes komen dus voort uit bevruchte eieren, terwijl mannetjes uit onbevruchte eieren ter wereld komen. Een vrouwtje kan derhalve de sexratio bepalen door te "beslissen" hoeveel van haar eieren ze laat bevruchten of niet. Bij vogels en zoogdieren daarentegen zijn zowel mannetjes als vrouwtjes diploide en komen voort uit bevruchte eicellen. Er wordt vaak beweerd dat dit systeem van geslachtsbepaling adaptieve sexratio variatie vrijwel onmogelijk maakt. Toch worden de laatste tijd steeds meer voorbeelden gevonden van sexratio variatie bij vogels en zoogdieren, mede dankzij nieuwe moleculaire technieken die het vaststellen van het geslacht in een vroeg stadium van ontwikkeling mogelijk maakt.

Het centrale uitgangspunt van dit proefschrift is dat adaptieve sexratio variatie bij vogels en zoogdieren niet onmogelijk wordt gemaakt door het mechanisme van geslachtsbepaling, maar dat wellicht de huidige theoretische modellen in onvoldoende mate rekening houden met de complexiteiten van de biologie van deze dieren. In het proefschrift wordt getracht een stap te zetten in de richting van een succesvolle sexallocatie theorie voor vogels en zoogdieren door het ontwikkelen van "mechanistische" modellen die rekening houden met de "life history" van vogels en zoogdieren.

Naast theoretische onderzoek is een deel van het proefschrift gewijd aan empirisch of een combinatie van empirisch en theoretisch onderzoek van sexallocatie en aanverwant gedrag in vogels.

## Deel I: Inleiding

Hoofdstuk 2 legt de basis voor de daarop volgende hoofdstukken. Het bestaat uit drie delen. In het eerste deel wordt verbaal beargumenteerd dat het ogenschijnlijk gebrek aan bewijs voor adaptieve variatie in sexallocatie bij vogels en zoogdieren niet (alleen) een gevolg is van hun chromosomale mechanisme van geslachtsbepaling, maar dat de theorie zelf ook tekort schiet door het systematisch negeren van de complexiteiten van de biologie van deze organismen. Biologische factoren die aan de orde komen zijn onder andere: (1) *Iteropariteit*, het uitsmeren van de reproductie over meerdere voorplantingsseizoenen. Het belang hiervan is dat organismen niet alleen moeten beslissen hoe ze hun ouderlijke investering splitsen tussen zonen en dochters, maar ook hoeveel ze in totaal investeren per seizoen (de *reproductieve inspanning*), er van uitgaande dat een hogere reproductieve inspanning de kans verkleint om te overleven naar een volgend seizoen. Beide beslissingen kunnen meestal niet onafhankelijk van elkaar bestudeerd worden, maar moeten gezien worden als de resultante van een aantal "allocatie-componenten" zoals het aantal nakomelingen, de sexratio, de investering per zoon en de investering per dochter. (2) Bij vogels en zoogdieren komt het vaak voor dat beide ouders een vrij grote investering doen in het grootbrengen van de jongen, maar asymmetrieën in de taakverdeling tussen de ouders leiden ertoe dat natuurlijke selectie verschillende beslissingen bevoordeelt, hetgeen een "conflict" tussen de ouders veroorzaakt. Er wordt beargumenteerd dat de uitkomst van het conflict sterk kan afhangen van welke ouder welke allocatie-component onder controle heeft, en van de informatie die de ouders over elkaars beslissingen hebben.

In het tweede deel van het hoofdstuk wordt een overzicht gegeven van theoretische technieken die gebruikt kunnen worden om problemen te analyseren zoals besproken in het eerste deel. In het laatste deel van het hoofdstuk worden de technieken geïllustreerd door zowel een aantal klassieke problemen te analyseren, als een aantal van de eerder opgeworpen problemen.

## Deel II: Sexallocatie en reproductieve inspanning

In **hoofdstuk 3** worden modellen ontwikkeld om verder te analyseren hoe natuurlijke selectie gelijktijdig de sexallocatie en reproductieve inspanning beïnvloedt bij organismen die zich meerdere malen kunnen voortplanten. Klassieke sexallocatie modellen gaan er vanuit dat de totale reproductieve investering van een individu constant is. Echter, als een individu zich vaker dan eens kan voortplanten, dan is de vraag hoe natuurlijke selectie de grootte van de totale investering per seizoen, de reproductieve inspanning, beïnvloedt. Dit is een centrale vraag in wat *life history theorie* wordt genoemd. Life history theory gaat er op haar beurt vanuit dat organismen ofwel asexueel zijn, ofwel een sexratio van 50:50 hebben en evenveel per zoon als per dochter investeren. In dit hoofdstuk worden evolutie van sexallocatie en reproductieve inspanning gezamenlijk bestudeerd door beide te beschouwen als de uitkomst van natuurlijke selectie op meerdere allocatie-componenten, namelijk het aantal nakomelingen, de sexratio, de investering per zoon en de investering per dochter. Er wordt aangetoond onder welke voorwaarden een aantal klassieke resultaten uit de sexallocatie theorie en life history theorie nog steeds opgaan als natuurlijke selectie gelijktijdig op sexallocatie en reproductieve inspanning aangrijpt. Bijvoorbeeld, Fisher's principe van *equal allocation*, een evengrote investering in zonen als dochters, blijkt alleen op te gaan als natuurlijke selectie niet alleen de sex ratio beïnvloedt maar ook het aantal nakomelingen.

In **hoofdstuk 4** wordt bestudeerd hoe natuurlijke selectie de evolutie van reproductieve inspanning bepaalt als de ruimtelijke structuur van populaties en de beweging van individuen tussen verschillende delen van de populatie in aanmerking wordt genomen. Uit de sexallocatie literatuur is allang bekend dat ruimtelijke structuur en beweging een grote invloed kan hebben op de evolutie van sexratios, omdat het de kans bepaalt dat competitie om ruimte of hulpbronnen plaatsvindt tussen verwante individuen (zie hoofdstuk 17 voor nadere uitleg). Volgens de door Hamilton ontwikkelde "kin selection theory", zal natuurlijke selectie het gedrag zodanig bepalen dat competitie tussen verwanten zoveel mogelijk wordt vermeden omdat dit de kans vergroot dat een gen het niet "verzielt" voor een identiek gen. Soortgelijke argumenten worden gebruikt in dit hoofdstuk om onder redelijke algemene aannames aan te tonen dat een lagere reproductieve inspanning zal evolueren als nakomelingen een grotere neiging hebben om zich ver weg van hun ouders voort te planten.

## Deel III: Sexallo

In dit deel worden de evolutie van sextra-sexuele selectie, ge-slacht, meestal voorbeeld is de evolutie van mannelijke herten. het ene geslacht op bepaalde eigenschappen pauw die geëvolueerde lange kleurige staarden tot de evolutie maar verder de ove

**Hoofdstuk 5** gaat over de verhouding tussen het aantal spermatozoa en één of meer individuen met spermatozoa nalen en zeeslakke competitie vindt onder spermatozoa naar buiten van gifstoffen locatie, de opsplitsing van de relaties tussen ander sperma en a levende nakomelingen (Charnov, 1996), berusten op een a voorspelde sexallocatie en het succes van in eieren op te s investering per ei, v investering per ei sexallocatie.

In **hoofdstuk 6** wordt de bewering dat meer zonen krijgen evolueert gezamenlijk voor die eigenschappen zin dat het afha aanpassen aan de *Fisher's runaway*



### Deel III: Sexallocatie en sexuele selectie

In dit deel worden de consequenties van verschillende vormen van sexuele selectie voor de evolutie van sexallocatie bestudeerd. Er zijn twee vormen van sexuele selectie: *intra*-sexuele selectie is het resultaat van competitie tussen individuen van hetzelfde geslacht, meestal het mannelijke, voor toegang tot het andere geslacht. Een bekend voorbeeld is de evolutie van steeds grotere geweiën als gevolg van gevechten tussen mannelijke herten. *Inter*-sexuele selectie is het gevolg van de neiging van leden van het ene geslacht om bij voorkeur te paren met leden van het andere geslacht die zeer bepaalde eigenschappen hebben. Het standaardvoorbeeld is de staart van de mannetjespauw die geëvolueerd zou zijn als gevolg van vrouwelijke voorkeur voor mannetjes met lange kleurige staarten. Beide vormen van sexuele selectie worden in staat geacht te leiden tot de evolutie van eigenschappen die welliswaar gunstig zijn voor het paringssucces maar verder de overleving nadelig beïnvloeden.

**Hoofdstuk 5** gaat over spermacompetitie en sexallocatie bij hermafrodieten die tegelijkertijd sperma en eieren produceren. Spermacompetitie vindt plaats tussen sperma van één of meer individuen om de eieren van een ander individu te bevruchten. Hermafrodieten met spermacompetitie worden vooral gevonden onder mariene organismen zoals garnalen en zeeslakken. Deze slaan ontvangen sperma op in speciale organen. Spermacompetitie vindt onder andere plaats doordat nieuw binnenkomend sperma reeds aanwezig sperma naar buiten duwt, maar subtielere vormen van competitie, zoals het uitscheiden van gifstoffen, vinden ook plaats. Dit hoofdstuk bestudeert hoe selectie op sexallocatie, de opsplitsing van totale investering in sperma en eieren, wordt bepaald door de relaties tussen enerzijds de investering in sperma en het succes in de competitie met ander sperma en anderzijds de relatie tussen de investering in eieren en het aantal overlevende nakomelingen die daaruit ontstaan. De voorspelling van eerder theoretisch werk (Charnov, 1996), dat altijd meer in eieren dan in sperma wordt geïnvesteerd blijkt te berusten op een aantal onrealistische aannames. Ook de conclusie uit eerder werk dat de voorspelde sexallocatie onafhankelijk is van de relatie tussen de investering in sperma en het succes van sperma wordt genuanceerd. Door zoals in hoofdstuk 3 de investering in eieren op te splitsen in twee componenten, namelijk in het aantal eieren en de investering per ei, wordt aangetoond dat onder bepaalde voorwaarden de relatie tussen de investering per ei en de overlevingskans van een ei geen invloed heeft op de voorspelde sexallocatie.

In **hoofdstuk 6** worden modellen ontwikkeld om na te gaan in hoeverre de veel gehoorde bewering dat natuurlijke selectie ertoe leidt dat vrouwen met aantrekkelijke mannen meer zonen krijgen een logische basis heeft. Hiertoe wordt geanalyseerd hoe de *sexratio* evolueert gezamenlijk met een bepaalde mannelijke eigenschap en vrouwelijke voorkeur voor die eigenschap. Het blijkt dat de populaire hypothese nuancering behoeft, in die zin dat het afhangt van het mechanisme van seksuele selectie of de *sexratio* zich zal aanpassen aan de aantrekkelijkheid van de man. Seksuele selectie via het zogenaamde *Fisher's runaway process*, waarbij een toename in vrouwelijke voorkeur co-evolueert met

steeds extremere mannelijke eigenschappen louter en alleen omdat zonen van dergelijke mannen ook aantrekkelijk zijn, leidt niet tot sexratio aanpassing. Sexuele selectie via een mechanisme, genaamd *good genes process*, waarbij vrouwen de voorkeur geven aan mannen met bepaalde eigenschappen die positief gecorreleerd zijn met hun overleving, kan wel leiden tot sexratio aanpassing. Echter, de verwachting is eerder dat onaantrekkelijke mannen meer dochters krijgen dan dat aantrekkelijke mannen meer zonen krijgen.

#### Deel IV: Sexallocatie, samenwerking en territoriumkeuze

Bij sommige diersoorten helpt een deel van de nakomelingen zijn ouders bij het grootbrengen van nog meer nakomelingen. Vaak zijn deze helpers òf alleen dochters òf alleen zonen. In **hoofdstuk 7** worden modellen ontwikkeld om te kijken hoe geslachtsspecifiek helpgedrag de evolutie van sexratios beïnvloedt. In het verleden zijn eerder dergelijke modellen bestudeerd en deze leidden steevast tot de conclusie dat de sexratio zal verschuiven naar een meerderheid van het helpende geslacht, maar dat de precieze sexratio afhangt van allerlei moeilijk te meten factoren. Recent empirisch onderzoek wees echter uit dat de gemiddelde sexratio in de populatie niet altijd afwijkt van 50:50 en soms zelfs afwijkt naar een meerderheid van het niet-helpende geslacht. In dit hoofdstuk worden twee modellen gepresenteerd. In het eerste model wordt aangenomen dat alle ouders dezelfde sexratio produceren, in het tweede model dat ouders de sexratio kunnen laten afhangen van de effectiviteit van helpers. Het is namelijk zo dat helpers niet altijd even gunstig zijn voor het voortplantingssucces van degenen die ze helpen. Het eerste model leidt net als eerdere theorieën tot de conclusie dat de sexratio verschuift in de richting van het helpende geslacht, maar de voorspelde sexratio hangt op eenvoudige wijze af van het aantal helpers en de effectiviteit van helpers, ongeacht allerlei biologische details. Die biologische details zijn "geabsorbeerd" in een berekening van het gemiddelde aantal helpers per ouder, een berekening die in eerdere modellen achterwege is gelaten. In het tweede model blijkt dat wanneer ouders hun individuele sexratio laten afhangen van de te verwachten effectiviteit van helpers, de *gemiddelde* sexratio kan afwijken in de richting van het niet-helpende geslacht. Dit zal altijd het geval zijn als helpers niet het aantal jongen van hun ouders beïnvloeden, maar slechts hun overleving. Als helpers wel van invloed zijn op het aantal jongen, dan hangt de gemiddelde sexratio af van allerlei biologische details. De resultaten van de weinige studies die er zijn stemmen overeen met deze voorspellingen.

In **hoofdstuk 8** wordt onderzocht welke factoren verantwoordelijk kunnen zijn voor de evolutie van helpgedrag, dat in hoofdstuk 7 als een gegeven werd beschouwd. De drie meest populaire hypothesen worden samengebracht in een enkel model om het nettore-sultaat van een aantal factoren te bestuderen. Volgens de analyse is het onwaarschijnlijk dat beperkte beschikbaarheid van territoria interspecifieke variatie in de frekwentie van helpen kan verklaren. Het erven van territoria door helpers en lage mortaliteit van individuen die zelf reproduceren bevorderen helpgedrag. In tegenstelling tot eerdere analyses wordt geconcludeerd dat lage mortaliteit helpen niet bevordert vanwege de re-

sulterende lagere be-effect heeft op het bracht. Interspecificgen van het model. ten in de factoren in dichtheids-regu hun beurt verklaar

**Hoofdstuk 9** ga wordt met een leeg het dier kan wacht zeker risico lopen nog acceptabel is, u worden op het terr tegelijkertijd om k En tenslotte, wat zi individuen? Gecon curreerd wordt pe hierarchie, des te l torium, des te min satie van de fracti eerder werk (Kokk

#### Deel V: Gesla

Er bestaat grote v wordt bepaald tijc een individu man beeld het XY syst over twee verschi bij vogels). Er zi bepalen, bijvoorbe tot man of juist te ge-slachtsbepalin temen lijken evol over geheel versc Looze (1993) ges hetzelfde mechan een cruciale rol s of dit mechanism en reproductief klaren. Inderdaa te zijn, gedreven

sulterende lagere beschikbaarheid van territoria, maar omdat lage mortaliteit een positief effect heeft op het aantal verwante nakomelingen dat door helpers kan worden grootgebracht. Interspecifieke analyses van helpgedrag bij vogels ondersteunen de voorspellingen van het model. De hypothese wordt gelanceerd dat verschillen tussen vogels en insecten in de factoren die helpgedrag bevorderen verklaard kunnen worden door verschillen in dichtheids-regulatie tussen vogel- en insectenpopulaties. Deze verschillen kunnen op hun beurt verklaard worden door natuurlijke selectie op territoriumkeuze.

**Hoofdstuk 9** gaat over de evolutie van territoriumkeuze. Als een dier geconfronteerd wordt met een leeg territorium kan het territorium geaccepteerd worden, voor altijd, of het dier kan wachten totdat een territorium van hogere kwaliteit beschikbaar komt, een zeker risico lopend om voordien te sterven. De vraag is, wat is de laagste kwaliteit die nog acceptabel is, uitgedrukt in het verwachte aantal nakomelingen dat grootgebracht kan worden op het territorium? Hoe hangt dit af van (1) het aantal territoria waar een individu tegelijkertijd om kan concurreren, en (2) de hiërarchie onder concurrerende individuen? En tenslotte, wat zijn de gevolgen op populatieniveau voor de fractie niet-reproducerende individuen? Geconcludeerd wordt dat (1) Hoe groter het aantal territoria waarom gecorreerd wordt per individu, des te minder kieskeurig het zal zijn. (2) Hoe strikter de hiërarchie, des te kieskeuriger. (3) Hoe hoger de mortaliteit van individuen zonder territorium, des te minder kieskeurig. (4) Selectie op territoriumkeuze leidt niet tot maximalisatie van de fractie niet-reproducerende individuen in de populatie, in tegenstelling tot eerder werk (Kokko & Sutherland, 1998).

## Deel V: Geslachtsbepaling

Er bestaat grote variatie tussen soorten in de wijze waarop het geslacht van een individu wordt bepaald tijdens de ontwikkeling. Er zijn zogenaamde genetische systemen, waarbij een individu man wordt als het twee verschillende geslachtschromosomen heeft (bijvoorbeeld het XY systeem bij zoogdieren), of waarbij een individu juist vrouw wordt als het over twee verschillende geslachtschromosomen beschikt (bijvoorbeeld het ZW systeem bij vogels). Er zijn ook soorten waar omgevingsfactoren het geslacht van een individu bepalen, bijvoorbeeld waar boven een bepaalde omgevingstemperatuur een individu zich tot man of juist tot vrouw ontwikkelt, zoals in krokodillen. Tenslotte zijn er systemen van geslachtsbepaling die zowel van genetische als omgevingsfactoren afhangen. Deze systemen lijken evolutionair gezien niet erg stabiel gezien het feit dat nauwverwante soorten over geheel verschillende systemen kunnen beschikken. Recentelijk is door Kraak en de Looze (1993) gesuggereerd dat alle bekende systemen van geslachtsbepaling berusten op hetzelfde mechanisme waarbij de groeisnelheid van een embryo tijdens de ontwikkeling een cruciale rol speelt. In **hoofdstuk 10** wordt een model ontwikkeld om te onderzoeken of dit mechanisme in combinatie met geslachts-specifieke relaties tussen lichaamsgroote en reproductief succes wellicht de instabiliteit van geslachtsbepalingsystemen kan verklaren. Inderdaad blijken erg snelle evolutionaire overgangen tussen systemen mogelijk te zijn, gedreven door sexratio selectie, maar dat deze slechts ten dele voorspelbaar zijn.



## Deel VI: Sexallocatie in vogels

In **hoofdstuk 11** wordt getracht een verklaring te vinden voor een systematisch verband tussen sexratio bij uitvliegen en het aantal jongen dat uitvliegt, zoals dat is waargenomen bij een aantal vogelsoorten met seksuele dimorfie in lichaamsgewicht. De fractie jongen van het kleine geslacht volgt steeds een soort U-curve in relatie tot het aantal jongen dat uitvliegt per nest. Dit verband kan verklaard worden met behulp van een model waarin wordt aangenomen dat mortaliteit in het nest toeneemt met de gemiddelde lichaamsgrootte in het nest, hetgeen afhangt van de sexratio in de nest. Er wordt niet aangenomen, zoals vaak gedaan wordt, dat het geslacht van een individu rechtstreeks de mortaliteit van een individu bepaalt. Gegevens uit onderzoek aan de bruine kiekendief (*Circus aeruginosus*) laten zien dat het model in staat is vrij nauwkeurig de sexratio van deze soort te voorspellen, althans bij nesten met relatief veel jongen.

In een nederlandse populatie torenvalken (*Falco tinnunculus*) is waargenomen dat vroegbroedende vogels een overschot zonen produceren terwijl laat-broedende vogels meer dochters produceren. Er zijn aanwijzingen dat dit adaptief is omdat zonen die vroeg in het seizoen zijn geboren op jongere leeftijd beginnen met de voortplanting dan laat-geboren zonen. Voor dochters is geen verband gevonden tussen geboortedatum en de leeftijd waarop reproductie aanvangt. In **hoofdstuk 12** worden evolutionaire modellen ontwikkeld die geparametriseerd worden met veldgegevens van de torenvalk om te onderzoeken in hoeverre deze hypothese in staat is kwantitatief het gevonden verband tussen geboortedatum en sexratio te verklaren. Aangezien weinig bekend is over het mechanisme waarmee torenvalken de sexratio van hun jongen sturen, worden de gevolgen van een aantal hypothetische mechanismen doorberekend. Sommige modellen ondersteunen de genoemde hypothese waarom de sexratio trend in de torenvalk adaptief is, andere laten zien dat dit alleen het geval kan zijn als de kosten die gepaard gaan met ouderlijke controle van de sexratio erg klein zijn. Er wordt berekend hoe de sexratio trend zou veranderen als bepaalde parameters van het model veranderen. Dit leidt tot de *a priori* voorspelling dat op hogere breedtegraden minder steile sexratio trends te verwachten zijn. Recentelijk werd deze voorspelling bevestigd in een studie aan Amerikaanse torenvalken waarbij een populatie in Canada geen sexratio trend vertoonde, maar een populatie in Florida wel (Smallwood & Smallwood, 1998).

**Hoofdstuk 13** beschrijft een onderzoek naar het metabolisme van mannelijke en vrouwelijke torenvalkkuikens, uitgevoerd in populaties op verschillende breedtegraden (Spanje, Nederland, Finland). Sex-specifieke verschillen in metabolisme zouden van belang kunnen zijn voor sexratio variatie, zowel in proximate als ultimate zin. Er wordt significante variatie in metabolisme tussen de geslachten en tussen de populaties gevonden. Deze laten zich allen herleiden tot variatie in lichaamsgewicht tussen de geslachten (seksuele dimorfie) en tussen populaties.

In **hoofdstuk 14** wordt een overzicht gegeven van van de voor- en nadelen van verschillende methodes om interspecifieke gegevens te analyseren, met de nadruk op de analyse van sexratio gegevens. Dit soort analyses maakt gebruik van informatie over de

evolutionaire "stamb

**Hoofdstuk 15** be  
hoofdstuk, waarbij c  
dimorfie in lichaams  
klaren, en wel zodar  
geslacht. Dit wordt l  
den verband is zwak  
feit dat dimorfie in  
vert. Een veel betere  
gecorrigeerd voor li  
nest, hoe groter de  
gemiddeld een iets l  
tijd afneemt. Een r  
terogamete geslacht  
waardoor schadelijk  
dat twee homologe

In **hoofdstuk 16**  
Uit eerder onderzoek  
pootringen de aantr  
bleek dat aantrekk  
ke mannetjes (groer  
lijk als gevolg van  
niet kunnen aanpas  
ke experiment. Dit  
en groengeringde n  
twee legsels produ  
eerste mannetje we  
experiment werd o  
Een mogelijke verk  
hebben op meedere  
maar of dit echt zo

pizza's van de on  
voor het organen  
mijn prozonte te  
... Professoors nu  
ary. Many think  
Populatievont  
kening. Mijn den  
leerwandel v  
buitengroen  
breedheid van be  
"niche" in het and

evolutionaire "stamboom" van de soorten waarvoor gegevens beschikbaar zijn.

**Hoofdstuk 15** beschrijft een toepassing van methoden besproken in het voorgaande hoofdstuk, waarbij de sexratios bij uitvliegen van vogels worden geanalyseerd. Sexuele dimorfie in lichaamsgewicht blijkt een deel van de variatie tussen soorten te kunnen verklaren, en wel zodanig dat sexratios gemiddeld afwijken in de richting van het kleinste geslacht. Dit wordt kwalitatief voorspeld door Fisher's sexratio theorie, maar het gevonden verband is zwakker dan kwantitatief voorspeld, zelfs als wordt gecorrigeerd voor het feit dat dimorfie in gewicht een overschatting van de dimorfie in voedselopname oplevert. Een veel betere voorspeller van de sexratio blijkt de leeftijd van uitvliegen te zijn, gecorrigeerd voor lichaamsgewicht en dimorfie in lichaamsgewicht. Hoe langer in het nest, hoe groter de fractie zonen in het nest. Dit zou kunnen betekenen dat vrouwtjes gemiddeld een iets hogere mortaliteit hebben, waardoor hun aandeel in de loop van de tijd afneemt. Een mogelijke verklaring hiervoor luidt dat bij vogels vrouwtjes het heterogamete geslacht zijn, beschikkend over twee verschillende geslachtschromosomen, waardoor schadelijke mutaties eerder tot expressie komen vergeleken met het geslacht dat twee homologe geslachtschromosomen bezit.

In **hoofdstuk 16** wordt een experiment met zebra's ( *Poephila guttata* ) beschreven. Uit eerder onderzoek van Nancy Burley (1981) is gebleken dat bij deze soort de kleur van pootringen de aantrekkelijkheid van mannetjes voor vrouwtjes mede bepaalt. Bovendien bleek dat aantrekkelijke mannetjes (rode ringen) meer zonen kregen dan onaantrekkelijke mannetjes (groene ringen). Destijds werd dit onderzoek sterk bekritiseerd waarschijnlijk als gevolg van de allomheersende opvatting dat vogels de sexratio van hun jongen niet kunnen aanpassen. Dit hoofdstuk beschrijft een uitbreiding van het oorspronkelijke experiment. Ditmaal werd elk vrouwtje achtereenvolgens gepaard met roodgeringde en groengeringde mannetjes of andersom. Met het eerste mannetje mochten vrouwtjes twee legsels produceren, met het tweede één legsel. Slechts in het eerste legsel met het eerste mannetje werd een effect op de sexratio gevonden: evenals in het oorspronkelijke experiment werd ook nu gevonden dat roodgeringde mannetjes meer zonen produceren. Een mogelijke verklaring voor dit resultaat is dat vrouwtjes naarmate ze meer ervaring hebben op meerdere kenmerken van mannetjes gaan letten bij het bepalen van de sexratio, maar of dit echt zo is zal nader onderzoek moeten uitwijzen.