Universiteit Leiden
The Netherlands

Post-reproductive survival in a polygamous society in rural Africa

Bodegom, D. van

Citation
Bodegom, D. van. (2011, November 2). *Post-reproductive survival in a polygamous society in rural Africa*. Retrieved from https://hdl.handle.net/1887/18014

Version:	Corrected Publisher's Version
License:	Licence agreement concerning inclusion of doctoral thesis in the Institutional Repository of the University of Leiden
Downloaded from:	https://hdl.handle.net/1887/18014

Note: To cite this publication please use the final published version (if applicable).

Nederlandse samenvatting

Post-reproductieve levensduur in een polygame samenleving in Afrika

Introductie

Met een levensverwachting van bijna 80 jaar behoren mensen tot de langst levende zoogdieren. Vanuit evolutionair perspectief is dit een vraagstuk, te meer omdat mensen na hun 50e nog maar zelden nakomelingen verwekken. In dit proefschrift onderzoeken we deze lange post-reproductieve levensduur.

Lange tijd is gedacht dat onze lange post-reproductieve levensduur een bijverschijnsel is van de recent toegenomen levensverwachting in een verbeterde leefomgeving. Dit is onjuist: de lage levensverwachting in vroeger tijden werd voornamelijk veroorzaakt door een hoge kindersterfte. Een groot deel van de mensen die de eerste jaren overleefden, maakte ook een post-reproductieve levensfase door. Waarnemingen in huidige jager-verzamelaar samenlevingen bevestigen dat: ook hier kennen een aanzienlijk aantal mensen een post-reproductieve levensfase[1]. De laatste decennia zijn er een aantal adaptieve theorien over onze post-reproductieve levensduur naar voren gebracht, die stellen dat de lange post-reproductieve levensduur een selectievoordeel met zich meebracht en zodoende het resultaat is van selectie.

Een eerste adaptieve theorie was de moeder-hypothese, die veronderstelde dat de post-reproductieve levensduur een voordeel bood omdat moeders zo langer voor hun nakomelingen konden zorgen. Vrouwen met een post-reproductieve levensduur zouden dan een groter reproductief succes hebben dan vrouwen zonder een post-reproductieve levensduur. Later werd deze theorie uitgebreid tot de grootmoeder-hypothese. Vrouwen met een post-reproductieve levensduur zouden niet alleen beter voor hun jonge kinderen kunnen zorgen, maar ook hun oudere kinderen kunnen helpen bij de zorg voor de kleinkinderen. Eerder onderzoek heeft aanwijzingen gevonden dat de aanwezigheid van post-reproductieve vrouwen hun kinderen in staat stelde eerder, vaker en succesvoller te reproduceren[2]. Deze studies zijn echter sterk contextafhankelijk en zijn bijna allemaal gebaseerd op waarnemingen in historische monogame populaties[3].

De beschikbare studies naar de (groot)moederhypothese hebben drie grote bezwaren. Ten eerste zijn de meeste studies gebaseerd op kerkregisters, afkomstig van monogame christelijke landbouwgemeenschappen. Veel van de boerenfamilies

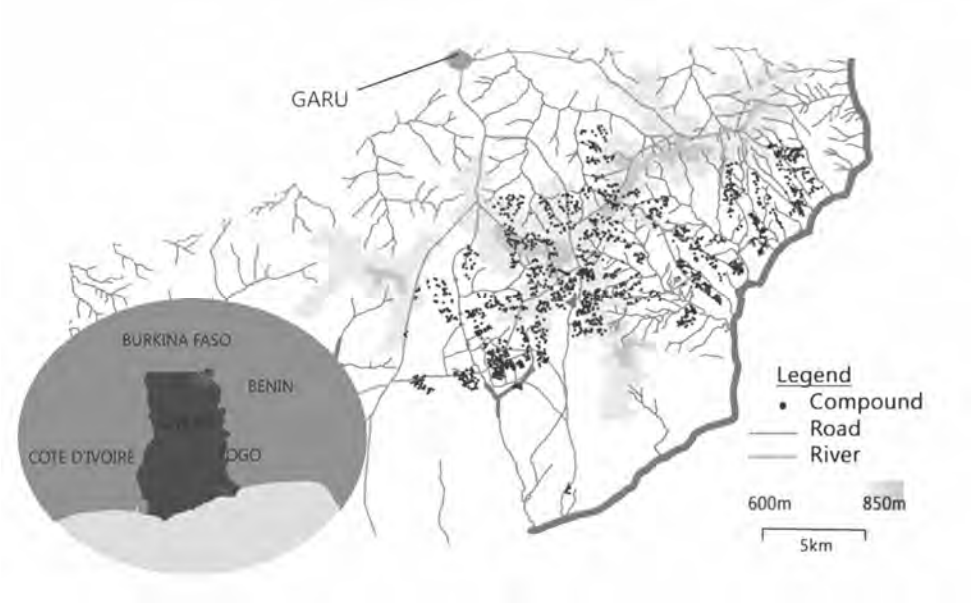
in deze gemeenschappen bestaan uit een kerngezin van drie generaties. Hierin zijn de kinderen afhankelijk van vader, moeder en grootouders. Deze situatie weerspiegelt waarschijnlijk niet de situatie waarin onze langlevendheid geëvolueerd is. Uit genetische en antropologische studies is bekend dat de mens gedurende een groot deel van zijn recente evolutionaire verleden in polygame samenlevingen woonde in grotere *extended families*. Eventuele selectievoordelen van post-reproductieve overleving zouden moeten worden onderzocht in de omgeving waarin deze post-reproductieve levensduur is geëvolueerd: een polygame samenleving met *extended families*. Een tweede bezwaar van de beschikbare studies is dat bijna alle studies alleen de bijdrage van post-reproductieve vrouwen bestuderen terwijl er recente onderzoeken zijn die suggereren dat mannen boven de vijftig een belangrijkere rol hebben gespeeld bij de evolutie van onze post-reproductieve levensduur. In polygame samenlevingen zijn mannen in staat tot op hoge leeftijd te reproduceren door te trouwen met jonge vruchtbare vrouwen. Dit effect van oudere mannen kan niet worden bestudeerd in de historische, monogame populaties. In de derde plaats is er in veel studies, in het bijzonder de historische, geen nauwkeurige meting van de sociaal-economische status. Dit is essentieel, omdat rijkere huishoudens zowel een beter reproductief succes kennen als een betere overleving van ouderen. Dit kan de valse suggestie wekken dat de aanwezigheid van ouderen zelf verantwoordelijk is voor het reproductief succes. Het is dus mogelijk dat sommige van de eerder gevonden effecten van de post-reproductieve vrouwen op latere generaties vertekend zijn door samenlevingsspecifieke kenmerken of de sociaal-economische status.

Doel van dit proefschrift

In dit proefschrift onderzoeken we het selectievoordeel van post-reproductieve overleving. Wij bestudeerden hiervoor gedurende acht jaar een polygame samenleving in het noorden van Ghana en onderzochten de hypothese dat de aanwezigheid van zowel mannen als vrouwen na de leeftijd van vijftig jaar effect had op de reproductie in hun huishouden en de overleving van de kinderen. We gebruikten hiervoor een familie-analyse en waren in staat om te corrigeren voor vertekenende variabelen als sociaal-economische status, drinkwater en stamverbanden.

De studie in Ghana

Alle studies beschreven in dit proefschrift werden uitgevoerd in het Garu-Tempane district, gelegen in de Upper East Region van Ghana. Het gebied heeft een Sahel-klimaat met een gemiddelde maximumtemperatuur van 32 °C gedurende het jaar en een regenseizoen van juni tot augustus. Het onderzoeksgebied meet ongeveer 375 km^2 met 28.994 deelnemers woonachtig in 40 dorpen. Figuur 1 is een kaart van het onderzoeksgebied, verkegen met behulp van GPS-waarnemingen geprojecteerd over bestaande hydrografische, hoogte- en wegenkaarten van het Centre for Remote Sensing en GIS (CERSGIS) van de Legon Universiteit in Accra, Ghana.



Figuur 1. Kaart van het onderzoeksgebied.in het Garu-Tempane district in the Upper East Region van Ghana. Kaart van dr. L. May

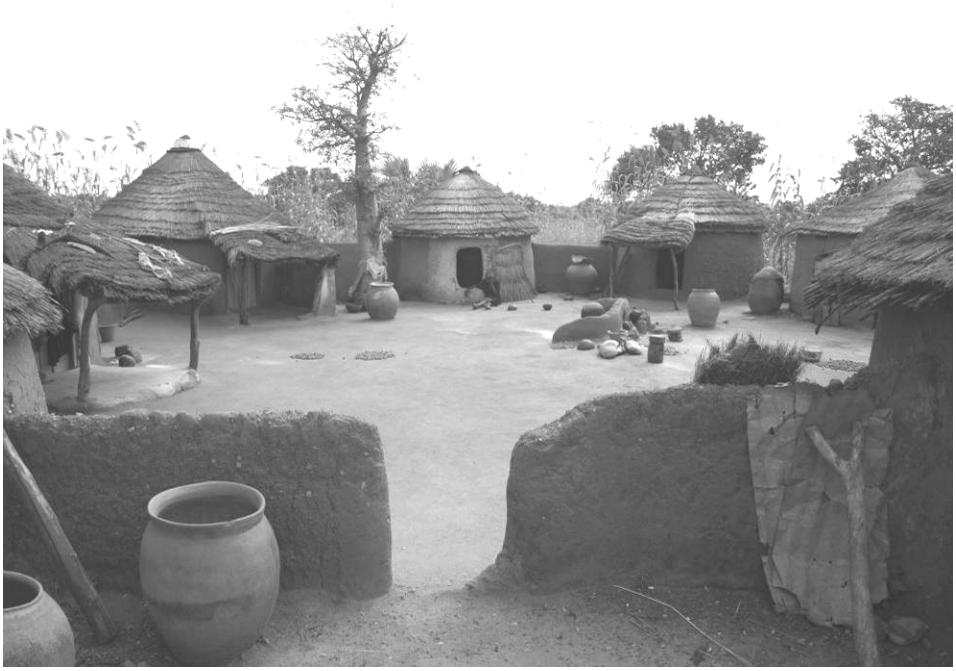
De deelnemers aan het onderzoeksgebied leven in grote *extended families* met gemiddeld twaalf personen per huishouden. De samenleving is patrilocaal, patrifocaal, patrilineair en polygaam. Het hoofd van de familie, de *landlord,* is getrouwd met ten hoogste vier vrouwen. Ongeveer de helft van de *landlords* heeft meer dan één vrouw. De gezinnen wonen samen in *compounds,* kringen van lemen hutjes met rieten daken die een binnenplaats omsluiten. Er zijn in totaal ruim 1700 *compounds* in het onderzoeksgebied. Een voorbeeld van een compound is te zien in figuur 2.

De mensen behoren tot verschillende stammen: Bimoba (65%), Kusasi (25%) en een aantal kleinere stammen zoals Mamprusi en Busanga. Een groep nomadische Fulani woont ook in het gebied. De overgrote meerderheid van de mensen zijn zelfvoorzienende landbouwers. De migratie is laag en bedraagt minder dan 1% per jaar, wel is er tijdelijke migratie van jonge mannen naar de grotere steden in Ghana om te werken in seizoensgebonden beroepen. Analfabetisme is wijdverbreid, bij volwassenen bijna compleet en bij kinderen is het nog steeds zeer hoog (>50%). In het onderzoeksgebied is geen formele schatting van het inkomen per hoofd uitgevoerd, maar het gebied als geheel is veel minder ontwikkeld dan de rest van Ghana. Het inkomen per hoofd van de bevolking in de Upper East Region is 304 US$per jaar[6].

De meeste mensen in het onderzoeksgebied zijn aangewezen op traditionele medische zorg. Er is geen arts werkzaam in het onderzoeksgebied en het dichtstbijzijnde ziekenhuis ligt op 40 kilometer afstand. Vaccinatie van kinderen werd in de vroege jaren '90 van de vorige eeuw ingevoerd. Geboortebeperking is slechts zeer beperkt aanwezig, de meeste vrouwen prefereren een groot aantal kinderen, omdat grote gezinnen in hoog aanzien staan. In de afgelopen decennia is schoon drinkwater uit *boreholes* geleidelijk ingevoerd in het gebied.

Overzicht van dit proefschrift

Hoofdstuk één is een algemene inleiding op het proefschrift. **Hoofdstuk twee** bevat een theoretische inleiding, waarin de beginselen van de *life history theory* uiteengezet worden. Volgens de *life history theory* zijn verschillende fysiologische en gedragskenmerken van de overleving en de voortplanting van een organisme met elkaar verbonden. Wijzigingen in een van deze kenmerken beïnvloedt de andere kenmerken en alleen bepaalde combinaties leiden tot een succesvolle evolutionaire strategie met een hoge fitness. Kortlevende en langlevende organismen hebben daardoor zeer uiteenlopende levenslopen. Langlevende dieren zijn over het algemeen groter, reproduceren pas op latere leeftijd, hebben een kleiner aantal nakomelingen per worp, een langere zoogtijd en langere intervallen tussen de geboortes.



Figuur 2. Voorbeeld van een *compound*. In deze kring van lemen hutten met daken van stro woont de *landlord* met zijn vrouwen en zijn *extended family*. In deze patrilocale, polygame samenleving heeft de helft van de *landlords* meer dan één vrouw.

Post-reproductieve levensduur wordt verondersteld om een selectievoordeel te bieden door middel van investeringen in het nageslacht die invloed hebben op verschillende kenmerken van de *life history theory* zoals geboorte-interval, totale vruchtbaarheid, groei en de overleving van nakomelingen. *Life history theory* is daarom belangrijk om onze levensverwachting op een evolutionaire manier te bestuderen en het selectievoordeel van onze post-reproductieve levensduur te bestuderen.

Hoofdstuk drie geeft een gedetailleerde beschrijving van het onderzoeksgebied en de Bimoba, de voornaamste stam in het gebied, in het bijzonder. Het beschrijft de geografische, sociale en antropologische achtergrond van het gebied en de deelnemers. Om te komen tot een begrip en interpretatie van de bevindingen van de studies beschreven in dit proefschrift is deze achtergrond van essentieel belang.

Hoofdstuk vier beschrijft de sociaal-economische studies die we in het onderzoeksgebied ondernomen hebben. De sociaal-economische status is een belangrijke determinant van de overleving van kinderen. Het is echter ook een belangrijke determinant van de overleving op hoge leeftijd. Hierdoor zou de sociaal-economische status de relatie tussen post-reproductieve levensduur en de overleving van kinderen kunnen vertekenen. In rijkere huishoudens hebben niet alleen kinderen een betere overlevingskans, maar ook post-reproductieve familieleden. Dat zou ten onrechte de indruk kunnen wekken dat de aanwezigheid van post-reproductieve familieleden de overleving van kinderen verbetert.

Traditioneel wordt sociaal-economische status gemeten als een samengestelde maat van opleidingsniveau, beroepsstatus, inkomen en spaartegoeden. In het onderzoeksgebied zijn alle deelnemers echter landbouwers, is het inkomen afhankelijk van de oogst waardoor het zowel per seizoen als per jaar verschilt, en zijn spaartegoeden zeldzaam. We moesten dus een andere methode ontwikkelen om de sociaal-economische status in het onderzoeksgebied in kaart te brengen.

Tijdens een eerste bezoek lijken alle deelnemers in het onderzoeksgebied arm. Bij nadere beschouwing zijn er echter grote verschillen in sociaal-economische status, groter zelfs dan in veel westerse landen. Op basis van antropologische methoden hebben we een nieuwe methode om de sociaal-economische status te meten ontwikkeld: een *rapid appraisal* methode, bestaande uit een zelf-ervaren rijkdomsstatus en een door de interviewer ervaren rijkdomsstatus. Bij deze methode vroegen wij de deelnemers of ze zich in vergelijking met de mensen die om hen heen woonden gemiddeld, bovengemiddeld of ondergemiddeld rijk vonden. We vergeleken deze methoden met een meer traditionele maat van sociaal-economische status, de *DHS (Demographic and Health Survey) wealth* index. Alle drie methoden bleken een sterke voorspeller van de sterfterisico's; mensen uit arme gezinnen hadden een veel hogere sterftekans. Een belangrijke bevinding was dat het met de *rapid appraisal* methode, waarbij maar één vraag hoeft te worden gesteld, hetzelfde werd bereikt als met de veel uitgebreidere vragenlijst. Deze bevinding kan grote implicaties hebben omdat zo op eenvoudige wijze een risicostratificatie kan worden gemaakt voor zowel gezondheidsinterventies als populatiestudies.

In **hoofdstuk vijf** testen we de voorspelling van de *Life history theory* dat er in het lichaam een balans bestaat tussen investeringen in herstel en investeringen in vruchtbaarheid. Bij veel zoogdieren is deze relatie al vaker gevonden, maar bij mensen was nog onduidelijk of een dergelijke balans ook bestond. We bestuderen de relatie tussen de overleving van kinderen, als gevolg van de investeringen in herstel, en het aantal broers en zussen, als afschatter van de investeringen in vruchtbaarheid. Wij maakten gebruik van de aanname van de *life history theory* dat deze investeringspatronen erfelijk zijn. Door het vergelijken van vrouwen in polygame huwelijken waren we in staat om maximaal te controleren voor verschillen in (micro)sociaal-economische status. Wij hebben vastgesteld dat het aantal nakomelingen een belangrijke determinant is van de overleving van nakomelingen. Hoe meer kinderen er in huishoudens waren, hoe lager de percentuele overleving in die huishoudens was. Omdat dit verband ook tussen vrouwen in hetzelfde huishouden bestond, kon dat niet alleen worden verklaard door een verdeling van de beschikbare voorzieningen over de kinderen. Dit maakt aannemelijk dat er inderdaad ook biologische mechanismen aan ten grondslag liggen, zoals voorspeld door de *life history theory* en zoals eerder aangetoond bij verschillende diersoorten.

Op zoek naar het mechanisme waardoor post-reproductieve familieleden de overleving van kinderen zouden kunnen beïnvloeden hebben we de vroege groeipatronen van de kinderen in kaart gebracht in **hoofdstuk zes.** De gewichten van de kinderen zijn echter niet alleen bepaald door omgevingsfactoren maar ook door genetische factoren. In hoofdstuk zes hebben we het CFTR-gen bestudeerd, dat in gemuteerde vorm taaislijmziekte veroorzaakt, de meest voorkomende recessief erfelijke ziekte. Er wordt verondersteld dat in ons recente evolutionaire verleden heterozygote dragers van CFTR-mutaties een overlevingsvoordeel hadden. We hebben genetische varianten van het CFTR-gen geïdentificeerd die verantwoordelijk zijn voor zowel lengte als gewicht van de kinderen.

Nadat we in voorgaande hoofdstukken alle afzonderlijke determinanten van kindersterfte in kaart hebben gebracht bespreken we in **hoofdstuk zeven** onze afsluitende analyse. Hier bestuderen we het effect van verschillende familieleden op het aantal nakomelingen en de overleving van de kinderen in een familieanalyse, gecorrigeerd voor de sociaal-economische status, stam en omgevingsdeterminanten. We identificeren hier voor het eerst in een prospectieve

studie de selectievoordelen van overleving na het 50e jaar bij zowel mannen als vrouwen. Post-reproductieve vrouwen hadden geen invloed op de overleving van de kleinkinderen, maar in huishoudens met een post-reproductieve vrouw werden wel 2,3% meer kinderen geboren. Mannen ouder dan 50 jaar hadden eveneens geen invloed op de overleving van kinderen, maar in deze polygame samenleving verwekten zij nog 18,4% van hun nakomelingen na hun 50e levensjaar. Evolutionair gezien biedt dit een selectievoordeel voor een levensduur langer dan 50 jaar, de leeftijd waarop bij vrouwen de post-reproductieve periode begint. Deze twee selectievoordelen, in een populatie die een afspiegeling zou kunnen zijn van ons recente evolutionaire verleden, zouden verantwoordelijk kunnen zijn voor de evolutie van onze post-reproductieve levensduur. Deze bevindingen suggereren dat onze lange levensduur primair is geëvolueerd door het selectievoordeel van mannen die op hoge leeftijd reproduceren, en in veel mindere mate door het selectievoordeel van het effect van post-reproductieve vrouwen op (klein)kinderen.

In **hoofdstuk acht** bespreken we het effect van de sociaal-economische status op de reproductie van mannen en vrouwen en de overleving van mannelijke en vrouwelijke nakomelingen.
In deze polygame samenleving moeten mannen een bruidsprijs van vier koeien betalen om te trouwen. Hierdoor kunnen rijke mannen zich meer vrouwen veroorloven en zo ook meer nageslacht verwekken. Voor vrouwen heeft de sociaal-economische status veel minder invloed op het aantal nakomelingen dat zij krijgen. Hierdoor hebben mannen in rijke huishoudens ruim twee keer zoveel nakomelingen als vrouwen in rijke huishoudens. In arme huishoudens is dat verschil veel kleiner. Evolutionair gezien zouden rijke huishoudens dus meer profiteren van zonen, omdat zij waarschijnlijk meer nageslacht zullen verwekken dan dochters. In overeenkomst hiermee vonden wij inderdaad dat mannenlijk nageslacht beter af was in rijke huishoudens. Niet alleen hadden zij hier een veel betere overleving, ook hadden ze hogere gewichten gedurende de eerste drie jaar. Deze observaties zouden verklaard kunnen worden door de kwetsbaarheid van mannen voor slechte omstandigheden. Ze zijn echter ook in overeenkomst met verschillen in investeringen van de ouders, zoals voorspeld door Trivers en Willard. Onafhankelijk van het achterliggende mechanisme, leiden de hier gevonden verschillen in overleving echter in elk geval tot een maximalisatie van het reproductief succes van het huishouden in deze polygame samenleving.

Hoofdstuk negen is een discussie over de grootmoederhypothese en de implicaties daarvan voor de studie van veroudering. De grootmoeder hypothese stelt dat de post-reproductieve levensfase is geëvolueerd omdat vrouwen het reproductieve succes van hun kinderen verhogen. In dit hoofdstuk geven we commentaar op eerdere studies en bespreken het belang van antropologische en omgevingsfactoren in de studie van het 'grootmoedereffect'. We geven ook commentaar op historische studies naar de grootmoederhypothese en studies bij hedendaagse populaties in een moderne omgeving. We zetten bovendien vraagtekens bij de extrapolatie van bevindingen naar andere samenlevingen en andere tijden.

In **hoofdstuk tien** vatten we de voornaamste conclusies samen en bespreken we de implicaties van het onderzoek beschreven in dit proefschrift.

Conclusie

In dit proefschrift hebben we het selectievoordeel van een post-reproductieve levensduur onderzocht in een polygame samenleving in Ghana. Wij hebben het effect bestudeerd van de aanwezigheid van mannen en vrouwen boven de vijftig in het huishouden op het aantal nakomelingen en de overleving van de nakomelingen.

De aanwezigheid van een vrouw boven de vijftig vermeerderde het aantal nakomelingen met 2,3% maar had geen invloed op de overleving van die nakomelingen. De aanwezigheid van een man boven de vijftig was evenmin van invloed op de overleving van de kinderen. In deze polygame samenleving konden mannen echter tot op hoge leeftijd kinderen verwekken en 18,4% van de kinderen werd verwekt door mannen ouder dan 50 jaar. Dit betekent dat mannen die tot 80 oud worden gemiddeld meer nakomelingen hebben dan mannen die tot 50 jaar oud worden. Er is dus een belangrijk selectievoordeel voor langlevendheid bij mannen.

Dit werpt een heel nieuw licht op de oorspong van onze lange (post-reproductieve) levensduur. Hoewel vaak gedacht is dat post-reproductieve levensduur vooral een voordeel bood bij vrouwen, vinden wij aanwijzingen dat het selectievoordeel van de reproductie tot op hoge leeftijd van mannen na hun 50^{e} groter is dan het selectievoordeel van post-reproductieve levensduur bij vrouwen. Het grote

selectievoordeel van langlevendheid bij mannen kan enkel worden gerealiseerd in samenlevingen waar mannen nog kinderen kunnen verwekken bij hun veel jongere echtgenoten. Dit is vaak het geval in polygame samenlevingen. De selectiedruk van oude mannen die kinderen verwekken in polygame samenlevingen kan alleen maar een rol gespeeld hebben in de evolutie van onze langlevendheid als mensen gedurende hun recente evolutionaire verleden in polygame samenlevingen woonden. Een eerste indicatie hiervoor komt uit antropologische inventarisaties, die laten zien dat de meerderheid van de samenlevingen die wij kennen inderdaad polygaam is[7]. Deze samenlevingen bestaan echter uit veel minder individuen dan de monogame samenlevingen die nu weidverspreid zijn, maar dit is het resultaat van relatief recente expansie. Naast deze antropologische observaties laat ook genetisch onderzoek zien dat wij in ons recente evolutionaire verleden in polygame samenlevingen woonden. Mannen krijgen het Y-chromosoom van hun vader, maar hun mitochondriaal DNA van hun moeder. Rekening houdend met verschillen in structuur en mutatiesnelheid, is de huidige variatie in het mitochondriaal DNA veel groter dan in het Y-chromosoom[8]. Dit geeft aan dat de huidige populatie mannen afkomstig is van een veel kleiner aantal vaders dan moeders en dat wij gedurende een groot deel van ons recente evolutioniare verleden voornamelijk in polygame samenlevingen woonden. Aangezien onze langlevendheid gedurende deze tijd is geëvolueerd zijn de bevindingen in deze studie een sterke indicatie dat wij onze langlevendheid meer te danken hebben aan de reproductie op hoge leeftijd van onze voorvaders dan van voordelen van de post-reproductieve levensduur van onze voormoeders.

Dit roept echter direct een andere vraag op. Als de lange post-reproductieve levensduur te danken is aan een selectievoordeel in mannen, waarom leven vrouwen nu dan zelfs langer dan mannen? De verschillen in levensduur tussen mannen en vrouwen waren vroeger anders dan nu, aangezien veel meer vrouwen in het kraambed stierven dan tegenwoordig. Aan de huidige verschillen in levensduur kunnen heel verschillende mechanismen ten grondslag liggen; biologische die verband houden met zwangerschap en bevalling evenals meer recente culturele en maatschappelijke verschillen.

De bevindingen zetten ook aan tot nadenken over de toekomst van onze levensverwachting. In de meeste westerse samenlevingen verwekken mannen na hun vijftigste weinig nakomelingen meer. Grootouders spelen echter wel in

toenemende mate een rol in de zorg voor kleinkinderen. Een studie in Amsterdam concludeerde bij voorbeeld dat ouders met een opa of oma die oppast eerder kinderen krijgen[9].

Mensen leven tegenwoordig langer en ook langer in goede gezondheid. Hierdoor is het mogelijk dat zij ook tot op hogere leeftijd actief blijven en een deel van de zorg van de kleinkinderen van de ouders overnemen. Als grootouders die voor de kleinkinderen zorgen meer kleinkinderen krijgen dan zij die dat niet doen is er dus selectie voor die individuen die zowel lang leven als gezond genoeg blijven om voor de kinderen te zorgen. Aangezien beide kenmerken deels genetisch bepaald zijn zullen zij dus in de genenpool van de volgende generatie verrijken. In de toekomst zullen daardoor meer en meer mensen langer en gezonder leven.

Bovenstaande selectie zal blijven bestaan zolang mensen tot op hoge leeftijd gezond en maatschappelijk actief blijven. Hiervoor zijn twee dingen noodzakelijk. In de eerste plaats moeten ouderen zelf actief blijven en in de tweede plaats moet de maatschappij ze ook die plek gunnen. *Ageism,* leeftijdsdiscriminatie, is echter uitgebreid gedocumenteerd: Ouderen worden uit de arbeidsmarkt verstoten en de mogelijkheid om zich te ontplooien wordt hun ontzegd.

Vanuit een *life history* perspectief zijn er conflicterende belangen voor jongere en oudere individuen. Uiteindelijk maakt iedereen echter beide levensfasen door en het is daarom in het belang van iedereen dat we een maatschappij ontwikkelen waarin mensen in alle levensfasen een zinvol en plezierig leven kunnen leiden.

Referenties

1. Blurton Jones, N.G., Hawkes, K., O'Connell, J.F. Antiquity of postreproductive life: are there modern impacts on hunter-gatherer postreproductive life spans? *Am J Hum Biol.* **14** 184-205 (2002).

2. Lahdenperä, M. et al. Fitness benefits of prolonged post-reproductive lifespan in women. *Nature.* **428** 178-181 (2004).

3. Sear, R., Mace, R. Who keeps children alive? A review of the effects of kin on child survival. *Evolution & Human Behavior.* **29** 1-18 (2008).

4. Tuljapurkar, S.D., Puleston, C.O., Gurven, M.D. Why Men Matter: Mating Patterns Drive Evolution of Human Lifespan. *PLoS One.* **2** e785 (2007).

5. Ziem, J.B. et al. Oesophagostomum bifurcum-induced nodular pathology in a highly endemic area of Northern Ghana. *Trans R Soc Trop Med Hyg.* **99** 417-422 (2005).

6. IFAD Upper East Region Land Conservation and Smallholder Rehabilitation Report. 1757-GH: **17** (2006).

7. Murdock, G.P. Ethnographic Atlas: A Summary. Pittsburgh: The University of Pittsburgh Press (1967).

8. Dupanloup, I. et al. A recent shift from polygyny to monogamy in humans is suggested by the analysis of worldwide Y-chromosome diversity. *J Mol Evol.* **57** 85-97 (2003).

9. Kaptijn, R. et al. How grandparents matter: Support for the cooperative breeding hypothesis in a contemporary Dutch population. *Human Nature.* **21** 393-405 (2010).