



Universiteit
Leiden
The Netherlands

Sexual selection and speciation: mechanisms in Lake Victoria cichlid fish

Maan, M.E.

Citation

Maan, M. E. (2006, May 11). *Sexual selection and speciation: mechanisms in Lake Victoria cichlid fish*. Retrieved from <https://hdl.handle.net/1887/4382>

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/1887/4382>

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

Voor de leesbaarheid heb ik de literatuurverwijzingen uit dit hoofdstuk weggelaten. Ze zijn te vinden in de hoofdstukken 1 en 9, die de basis vormen van deze samenvatting.

Soortsvorming

Soortsvorming (speciatie) is het ontstaan van nieuwe soorten: het splitsen van één soort in tweeën. Soortsvormingsprocessen nemen meestal duizenden of zelfs miljoenen jaren in beslag, veel te lang om binnen de spanne van een biologencarrière te kunnen volgen. Daarom is het onderzoek naar soortsvorming lang het domein geweest van taxonomen en systematici. Zij beschrijven de kenmerken en verwantschappen van (nieuwe) soorten, maar bestuderen niet het proces van soortsvorming zelf.

Evolutionair biologen onderzoeken de processen die soortsvorming veroorzaken. Deze processen vallen grofweg in twee categorieën: i) onwillekeurige, ongerichte processen, en ii) divergente¹ selectie. Klassieke studies van soortsvorming benadrukten de eerste: geografisch geïsoleerde populaties evolueren onafhankelijk van elkaar en wanneer ze elkaar na verloop van tijd opnieuw tegenkomen, zullen ze zich niet meer vermengen. Hun paringssystemen passen niet meer bij elkaar doordat toevallige veranderingen in fysiologie of gedrag zich hebben opgehoopt. Dan paren individuen van beide populaties niet meer met elkaar, of ze produceren onvruchtbare of niet levensvatbare nakomelingen. Zo blijven de populaties gescheiden, en zijn er dus twee nieuwe soorten ontstaan.

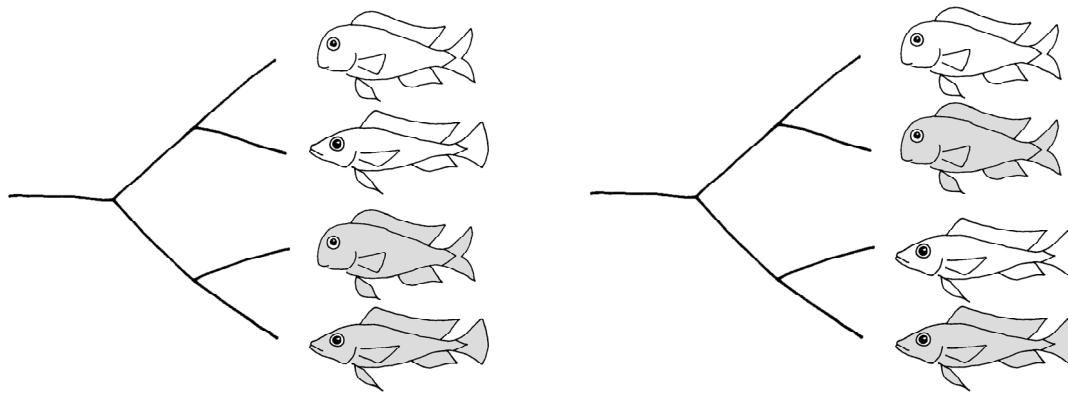
Soortsvorming kan ook het gevolg zijn van divergente selectie. In een heterogene omgeving kan, met of zonder geografische barrières, selectie ontstaan voor ecologische specialisatie en assortatieve partnerkeuze². De uitwisseling van genetisch materiaal tussen subpopulaties ('gene flow'³) wordt dan zo gering, dat genetische verschillen behouden blijven en zelfs groter worden. Dit proces verklaart verschillende gevallen van 'adaptieve radiatie': de snelle evolutie van soorten diversiteit na kolonisatie van een nieuwe habitat, zoals een afgelegen eiland of een nieuw gevormd meer⁴. Bekende voorbeelden daarvan zijn de Oost-Afrikaanse cichlide vissen, fruitvliegen op Hawaï en de beroemde Darwinvinken van de Galápagos-eilanden.

1 Divergent: in twee richtingen uiteenwijkend. Divergente selectie is selectie in twee richtingen.

2 Assortatief paren: paren met individuen die behoren tot dezelfde groep (populatie, soort, type).

3 Gene flow: het stromen van genetisch materiaal van de ene groep (populatie, soort, type) naar de andere door middel van voortplanting.

4 Adaptief: van het Latijnse *adaptare*, aanpassen.



Figuur 10.1 Verschillen tussen soorten kunnen worden gebruikt om af te leiden welke processen soortsvorming hebben veroorzaakt. Links: de meest nauwverwante soorten verschillen in morfologie, maar niet in secundaire geslachts kenmerken (kleur). Dat zou kunnen betekenen dat divergente seksuele selectie op kleur eerder heeft plaatsgevonden dan divergente natuurlijke selectie op morfologie en ecologie. Rechts lijkt soortsvorming anders te zijn verlopen: eerst divergente selectie op morfologie, daarna op kleur.

Divergente natuurlijke selectie

De theorie van ecologische soortsvorming door divergente natuurlijke selectie voorspelt dat jonge soorten vooral van elkaar verschillen in ecologische kenmerken zoals habitatgebruik, dieet en morfologie van het voedselopname-apparaat. De theorie voorspelt verder dat er in de niches van de beide nieuwe soorten selectie is tegen hybriden⁵ met intermediaire fenotypen⁶. Als ecologische selectie de twee soorten uit elkaar heeft gedreven, zal elk van beide soorten goed zijn aangepast aan zijn eigen niche, en niet aan de niche van de andere soort. Hybriden tussen beide soorten zullen het in beide niches minder goed doen dan de 'pure' soorten en daardoor verdwijnen ze uiteindelijk uit de populatie. Beide voorspellingen komen uit voor de Darwin-vinken, een aanwijzing dat adaptieve radiatie in deze groep het gevolg is van divergente ecologische selectie.

In andere groepen daarentegen zijn ecologische verschillen tussen soorten helemaal niet zo groot, maar verschillen ze juist in secundaire geslachtskenmerken (Figuur 10.1). Dit zijn kenmerken die verschillen tussen de seksen, maar geen rechtstreekse functie hebben bij de voortplanting. Voorbeelden zijn de 'versieringen' of 'wapens' die bij veel soorten in mannetjes voorkomen, zoals de staart van de pauw of het gewei van herten. Deze kenmerken spelen een rol bij het verleiden van vrouwtjes en het imponeren van tegenstanders.

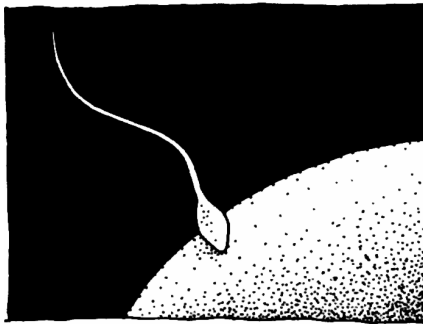
⁵ Hybride: nakomeling van een paring tussen individuen van twee verschillende soorten.

⁶ Fenotype: de verzameling uiterlijke kenmerken van een organisme (zoals vorm, kleur, gedrag).

Vgl. 'genotype': de verzameling genetische (erfelijke) kenmerken van een organisme.

Divergente seksuele selectie

Kieskeurigheid bij het uitzoeken van een geschikte partner is een wijdverbreid fenomeen in het dierenrijk. Meestal zijn vrouwtjes selectiever dan mannetjes. Dat komt omdat vrouwtjes maar een beperkt aantal eitjes hebben, terwijl mannetjes enorme hoeveelheden zaadcellen kunnen produceren. Bovendien investeren vrouwtjes vaak meer tijd en energie in de nakomelingschap dan mannetjes: eieren zijn veel groter en kostbaarder dan sperma en vrouwtjes zorgen vaak langer of uitgebreider dan mannetjes voor de jongen (bij zoogdieren bijvoorbeeld in de vorm van zwangerschap en zogen). Deze veel voorkomende rolverdeling is soms aan het uiterlijk van de geslachten af te lezen: vrouwtjes zijn vaak onopvallend (om energie te sparen en geen roofdieren aan te trekken) maar de mannetjes zijn mooi versierd met felle kleuren, kuiven en waaiersstaarten.



Figuur 10.2 Anisogamie: vrouwelijke geslachtscellen zijn veel groter dan mannelijke.

Wanneer nauwverwante soorten sterk verschillen in de kenmerken die betrokken zijn bij seksuele selectie, kan dat een aanwijzing zijn dat seksuele selectie een rol heeft gespeeld bij het proces van soortsvorming. Voorbeelden zijn Haïiaanse fruitvliegen, waarbij zustersoorten verschillen in chemische, akoestische en gedragsmatige aspecten van de balts, en de cichliden uit het Victoria- en Malawimeer, die grote diversiteit in kleur vertonen. Ook in andere taxa bestaan voorbeelden van subpopulaties of jonge soorten die verschillen in secundaire geslachtskenmerken en verder vrijwel identiek zijn. Deze observaties vormen de basis voor de hypothese dat soorten kunnen ontstaan door divergente seksuele selectie.

In theorie kan variatie in paringsvoorkeuren heel snel leiden tot soortsvorming. Daar staat tegenover dat theoretische modellen soms aannames maken die soortsvorming vergemakkelijken, maar die niet realistisch zijn. Ze veronderstellen bijvoorbeeld dat populaties veel genetische variatie bevatten voor partnervoorkeuren, terwijl het empirisch bewijs daarvoor mager is. Bovendien wordt vaak aangenomen dat kieskeurige vrouwtjes net zo veel nakomelingen krijgen als vrouwtjes die minder kieskeurig zijn of die een andere voorkeur hebben. Soms worden de kosten van kieskeurigheid meegewogen: een voorkeur voor een zeldzaam kenmerk kan leiden tot een lange en kostbare zoektocht. Maar er zijn maar weinig modellen die rekening houden met de voordelen van kieskeurigheid, terwijl daar talloze voorbeelden van zijn. Vaak kiezen vrouwtjes voor mannetjes die een veilig territorium, broedzorg, of genetische kwaliteit bieden. Het gevolg is dat variatie in voorkeur minder makkelijk ontstaan, zodat soortsvorming onwaarschijnlijk lijkt. Om vast te stellen of seksuele selectie tot soortsvorming kan leiden en hoe dat gebeurt, moet je daarom begrijpen hoe partnervoorkeuren tot stand komen en welke evolutionaire processen daaraan ten grondslag liggen.

Om deze vraag te beantwoorden, bestudeer ik in dit proefschrift de partnervoorkeuren, en de kenmerken waarop deze voorkeuren betrekking hebben, in de cichliden van het Victoriameer.

Oost-Afrikaanse cichliden

Met meer dan 2000 soorten zijn de Cichliden (Teleostei, Perciformes) de meest soortenrijke familie van gewervelde dieren. Ze komen voor in rivieren en meren in Afrika en Zuid- en Centraal-Amerika, met enkele soorten in Madagaskar en Azië. Meer dan driekwart van alle soorten cichliden leeft in de drie Grote Meren van Oost-Afrika: Tanganyika, Malawi en Victoria (Tabel 10.1, Figuur 10.3). In deze meren zijn in relatief korte tijd enkele honderden soorten ontstaan. Daarom zijn de cichliden een belangrijk modelsysteem voor het onderzoek naar adaptieve radiatie en explosieve soortsvorming.

Afgezien van enkele Tilapia-achtigen, behoren alle cichliden in het Malawi- en Victoriameer tot de ‘haplochrominen’, een monophyletische⁷ groep van polygame, muilbroedende cichliden die wijd verspreid is over de rivieren en meren van Afrika. Net als het Tanganyikameer is het Malawimeer een diepe, smalle kloof met zeer helder water. Het Victoriameer daarentegen is veel minder helder en zeer ondiep. Het is ongeveer een half miljoen jaar geleden gevormd, maar verschillende malen opgedroogd, voor het laatst waarschijnlijk minder dan 15.000 jaar geleden. Toch leven in het meer minimaal 500 endemische⁸ soorten haplochrominen.

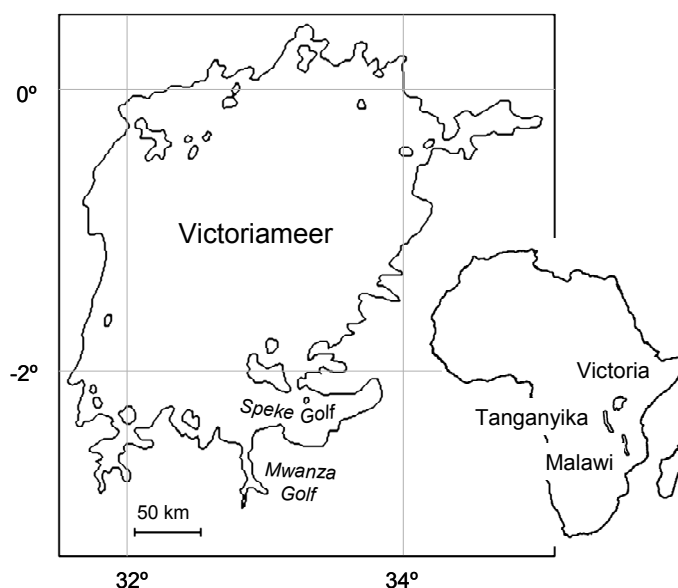
Tabel 10.1 Fysische en biologische kenmerken van de drie Grote Meren van Oost-Afrika.

	Tanganyika	Malawi	Victoria
ontstaan (in miljoenen jaren geleden)	9-12	4-5	0.25-0.75
maximum diepte (m)	1470	704	93
oppervlakte (km ²)	32.600	30.800	68.600
max. transparantie (Secchi schijf, m)*	22	17	8.2
min. en max. schattingen van het aantal soorten endemische ⁸ cichliden	162-250	451-1000	447-1000

*Een Secchi schijf is een zwart-wit beschilderde schijf die men vanaf het wateroppervlak in het water laat zakken, totdat de schijf niet meer te zien is. Deze diepte is een maat voor de helderheid van het water. Maximum transparantie in mijn studiegebied (in 2000-2003): Mwanza Golf 1.6 m; Speke Golf 4.0 m.

7 Monophyletisch: afstammend van één gemeenschappelijke voorouder. Endemische soorten komen uitsluitend in het betreffende gebied voor.

8 Endemische soorten komen uitsluitend in het betreffende gebied voor.



Figuur 10.3 De drie grote meren van Oost-Afrika.

Haplochromine soortsvorming

De evolutionaire geschiedenis van de Victoriacichliden is het onderwerp van voortdurende revisie en discussie. Er is wel overeenstemming over de uitzonderlijke snelheid van haplochromine soortsvorming in de Oost-Afrikaanse meren. De veranderlijke anatomie van cichliden, in het bijzonder hun voedselopname-apparaat, heeft waarschijnlijk bijgedragen aan hun evolutionaire succes: functionele flexibiliteit vergemakkelijkt snelle aanpassing aan verschillende ecologische niches. Maar zoals eerder genoemd verschillen nauwverwante haplochrominen vaak maar weinig in ecologie en morfologie. In plaats daarvan verschillen zuster-soorten vaak in kleur.

De broedzorg bij haplochromine cichliden is zeer ongelijk verdeeld over beide geslachten: vrouwtjes nemen de volledige broedzorg op zich. Haplochromine mannetjes verdedigen een territorium en proberen vrouwtjes te lokken met baltsgedrag. Vrouwtjes beantwoorden deze balts door het mannetje te volgen naar het hart van zijn territorium en uiteindelijk met hem te paren. Vervolgens verlaat het vrouwtje het territorium met de eieren in de bek ('muilbroeden'). De investering van het vrouwtje in de jongen is aanzienlijk: allereerst de kostbare productie van de eieren zelf, die net als bij andere muilbroeders relatief groot en voedselrijk zijn. Vervolgens houdt ze de eieren twee tot drie weken in de bek. In deze periode kan ze niet eten; ze moet dus in goede conditie zijn om dat vol te houden. Tenslotte volgt een periode waarin ze de jongen bewaakt en zelfs weer terug in de bek neemt bij dreigend gevaar. Daardoor kunnen vrouwtjes tijdens hun leven maar een beperkt aantal nestjes produceren. Mannetjes investeren helemaal niets in de broedzorg. Hun enige bijdrage aan de jongen is hun genetisch materiaal. Deze asymmetrie leidt tot sterke seksuele selectie: vrouwtjes zijn kieskeurig bij het uitzoeken van een mannetje.

De combinatie van deze beide kenmerken van haplochrominen - sterke seksuele selectie en grote diversiteit aan kleuren - vormen de basis voor de hypothese dat seksuele selectie op kleurpatronen een rol speelt bij haplochromine soortsvorming.

De kleuren van haplochromine cichliden

Er zijn twee typen kleurvariatie die veel voorkomen in haplochromine cichliden, in zowel het Malawi- als het Victoriameer. Het meest algemeen in beide meren zijn blauw-rode of blauw-gele varianten. Voorbeelden zijn *Pundamilia pundamilia* (blauw) en *Pundamilia nyererei* (rood) in het Victoriameer (Figuur 5.1, pagina 81) en soorten in de genera *Pseudotropheus* en *Aulonocara* in het Malawimeer. Daarnaast komt in beide meren in verschillende soorten het zogeheten ‘blotch polymorfisme’ voor. Blotched individuen hebben zwarte vlekken op een witte of oranje achtergrond; homozygote⁹ vissen zijn helemaal wit, zwart of oranje. In het soortsvormings-onderzoek zijn vooral de blotch polymorfismen van *Neochromis omnicaeruleus* (Victoriameer; Figuur 8.4, pagina 128) en *Maylandia zebra* (Malawimeer) als modelsysteem gebruikt.

Experimenteel onderzoek heeft aangetoond dat beide vormen van kleurvariatie een rol spelen in partnerkeuze, zowel binnen als tussen soorten. Dat bevestigt een belangrijke aanname van de hypothese dat divergente seksuele selectie op kleurpatronen bijdraagt aan soortsvorming in deze vissen, namelijk dat verschillen in kleur en kleurvoorkeur ervoor zorgen dat soorten niet met elkaar paren, zelfs wanneer ze in hetzelfde gebied voorkomen en in principe levensvatbare en vruchtbare hybriden zouden kunnen produceren. Bovendien lijken de kleurvariaties *binnen* soorten op de kleurvariaties die *tussen* soorten bestaan: een aanwijzing dat de laatste uit de eerste zijn ontstaan. In dit proefschrift heb ik deze hypothese verder onderzocht. Als vertegenwoordigers van de typische haplochromine kleurvariaties heb ik de drie eerder genoemde soorten uit het Victoriameer gekozen als modelsysteem: *Pundamilia nyererei*, *Pundamilia pundamilia* en *Neochromis omnicaeruleus*. In deze soorten heb ik de evolutionaire mechanismen onderzocht die verantwoordelijk zijn voor het ontstaan van (variatie in) kleurvoorkeuren.

Seksuele selectie in haplochromine cichliden

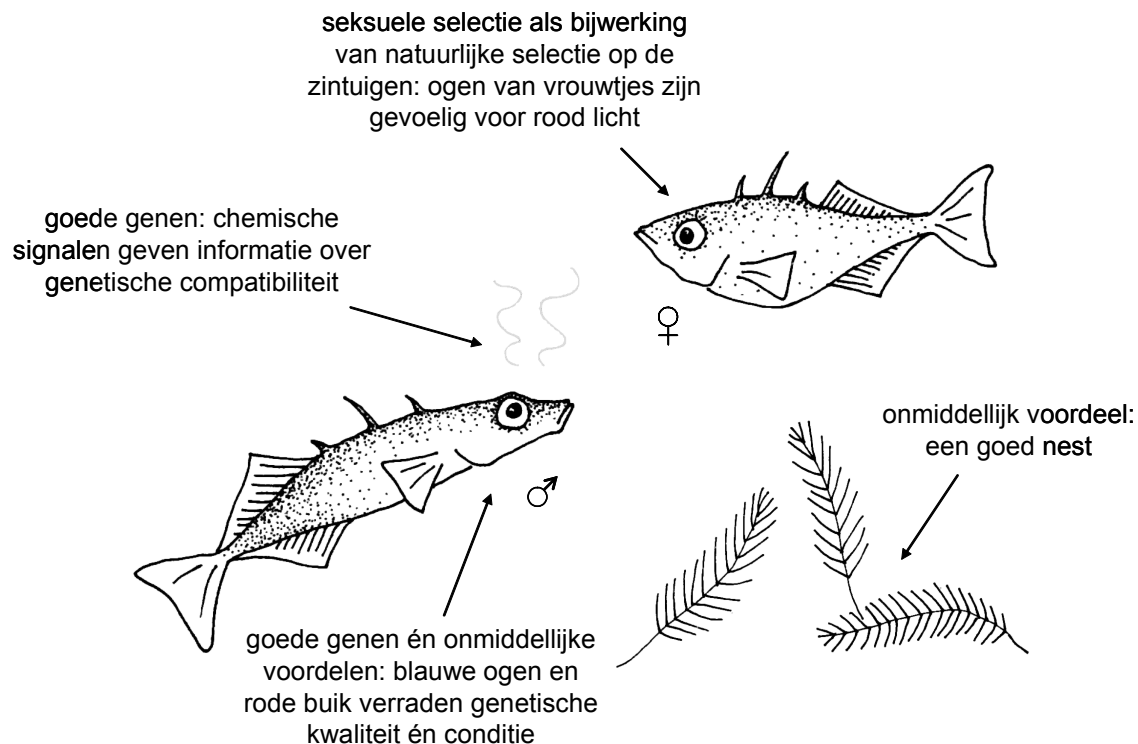
Er zijn talloze biologische theorieën die een verklaring bieden voor het ontstaan van partnervoorkeuren voor bepaalde eigenschappen. Kieskeurigheid hangt samen met datgene wat de partner te bieden heeft: een stevig nest, trouwe broedzorg, of ‘goede genen’. De evolutionaire mechanismen die partnerkeuze bepalen, verschillen onderling sterk in de mate waarin ze variatie in voorkeur bevorderen of juist beperken. Daarom is het in de context van soortsvorming belangrijk om vast te stellen welk mechanisme actief is. Hieronder volgt een korte opsomming van de belangrijkste hypothesen, en hun relevantie voor haplochromine cichliden.

⁹ Homozygoot: met van beide ouders dezelfde versie van een gen. Vgl. heterozygoot: met twee verschillende versies.

1. Seksuele selectie voor onmiddellijke voordelen: het gekozen geslacht verstrekt broedzorg, voedsel, nestgelegenheid of andere voordelen. Een voorbeeld is de driedoornige stekelbaars, waarbij mannetjes een nest bouwen en de jongen van verschillende vrouwtjes grootbrengen. Vrouwtjes beoordelen de vaderlijke kwaliteiten van mannetjes door op hun felrode buik en blauwe ogen te letten. In verschillende soorten vogels (meeuwen, sterns) en insecten (krekels, vlinders) bieden mannetjes voedsel aan als onderdeel van het baltsritueel. In haplochromine cichliden zijn dergelijke onmiddellijke voordelen waarschijnlijk niet zo belangrijk, omdat mannetjes geen rechtstreekse bijdrage leveren aan de broedzorg of aan de conditie van het vrouwtje (en vrouwtjes zijn meestal het kieskeurige geslacht).
2. Seksuele selectie voor genetische kwaliteit: het gekozen geslacht levert ‘goede genen’ die de overleving of het voortplantingssucces (samen *fitness* genoemd) van de jongen vergroten. Zo ontstaat bijvoorbeeld een voorkeur voor oudere partners, omdat deze kennelijk goede ‘overlevingsgenen’ hebben. Een speciale vorm is ‘handicap selectie’. Volgens dit mechanisme worden bepaalde kenmerken geprefereerd, juist omdat ze de overleving van de drager bedreigen – doordat ze kostbaar zijn om te produceren, opvallend zijn voor predatoren, of onhandig om mee te slepen. Vanwege deze kosten kunnen alleen individuen van uitzonderlijke kwaliteit zich dergelijke kenmerken veroorloven en dat is de reden dat er voorkeur bestaat voor deze kenmerken. Een bekend voorbeeld is de staart van de pauw, maar ook de felle rode kleur van de stekelbaars. ‘Goede genen’ kunnen ook ten goede komen aan het voortplantingssucces van de nakomelingen: als aantrekkelijke kenmerken erfelijk zijn, zullen de nakomelingen van een individu met deze kenmerken, zelf ook aantrekkelijk zijn. Dit soort selectie voor ‘sexy sons’ kan leiden tot een evolutionair sneeuwbaaleffect, waarbij steeds grotere of spectaculairdere versieringen ontstaan – totdat natuurlijke selectie ingrijpt en de overlevingskansen van superaantrekkelijke individuen zo laag wordt dat het kenmerk weer verdwijnt of de soort zelfs uitsterft. Ten slotte kunnen kieskeurige individuen een voorkeur hebben voor genetische kenmerken die goed passen bij hun eigen genetische achtergrond. Een bekend voorbeeld hiervan is selectie voor genen die belangrijk zijn voor het afweersysteem. In verschillende soorten zoogdieren en vissen kiezen vrouwtjes voor mannetjes die een zodanige verzameling van die genen hebben, dat ze samen met die van het vrouwtje de ideale combinatie voor de nakomelingen opleveren. Een belangrijk kenmerk van deze vorm van seksuele selectie is dat de ‘ideale partner’ voor iedereen anders is. Verder draagt selectie voor compatibiliteit vaak bij aan het verminderen van inteelt.

In haplochromine cichliden zou selectie voor ‘goede genen’ een belangrijke rol kunnen spelen bij het ontstaan van kieskeurigheid. Daarom komt dit mechanisme expliciet aan de orde in dit proefschrift (Hoofdstukken 3,4, en 8).

3. Seksuele selectie als bijwerking van natuurlijke selectie op de zintuigen. Door natuurlijke selectie zijn zintuigen zodanig geëvolueerd dat ze een organisme in staat stellen om efficiënt de omgeving waar te nemen, voedsel te zoeken en predatoren op te merken. Dergelijke selectie leidt ertoe dat een organisme voor sommige signalen ontvankelijker is dan voor andere. Die gevoeligheden kunnen partnerkeuze beïnvloeden ('sensory drive'), en de gekozen sekse kan die gevoeligheid uitbuiten ('sensory exploitation'). Het meest beroemde voorbeeld van dit mechanisme zijn kikkermannetjes die kwaken op precies die toonhoogte waarvoor vrouwtjes het meest gevoelig zijn. In Hoofdstuk 5 van dit proefschrift onderzoek ik dit mechanisme voor de rode en blauwe *Pundamilia*'s.



Figuur 10.4 De driedoornige stekelbaars is een belangrijk modelsysteem in de gedragsbiologie en seksuele selectie is in deze soort uitgebreid onderzocht. Verschillende mechanismen zijn tegelijk actief.

Dit proefschrift: de hoofdstukken

Steeds meer studies ondersteunen het verband tussen kleurendiversiteit, seksuele selectie en soortenrijkdom van haplochromine cichliden. Toch is grotendeels onduidelijk hoe variatie in kleur en kleurvoorkeur eigenlijk ontstaat, en welke mechanismen van seksuele selectie dat proces hebben beïnvloed. Met dit proefschrift heb ik geprobeerd om op die vraag het begin van een antwoord te vinden.

Hoofdstukken 2 tot en met 6: blauw en rood. Divergentie van *Pundamilia pundamilia* en *Pundamilia nyererei*

Pundamilia pundamilia en *Pundamilia nyererei*¹⁰ zijn twee nauw verwante haplochrominen die voornamelijk verschillen in de kleur van de mannetjes: grijsblauw respectievelijk fel geel met rood (zie Figuur 5.1 op pagina 81). De vrouwtjes van beide soorten zijn onopvallend bruingrijs en daardoor moeilijk van elkaar te onderscheiden. De geografische verspreiding van *P. nyererei* valt geheel binnen die van *P. pundamilia*, maar *P. nyererei* leeft en broedt in dieper water. De soorten hybridiseren in troebel water, maar niet in helder water. Vrouwtjes hebben een voorkeur voor de mannetjes van hun eigen soort, en de kleur van de mannetjes geeft daarbij de doorslag. Ik onderzoek de hypothese dat seksuele selectie voor verschillende kleuren de beide soorten uit elkaar gedreven heeft. Deze hypothese voorspelt dat de kenmerken die bepalend zijn voor reproductieve isolatie¹¹ tussen soorten, ook belangrijk zijn voor partnerkeuze binnen soorten. Met andere woorden: als de kieskeurigheid van vrouwtjes, voor blauwe of juist rode mannetjes, de soorten uit elkaar gedreven heeft, zullen vrouwtjes ook bij het kiezen tussen soorteigen mannetjes, dit kenmerk (kleur) gebruiken om het beste mannetje te selecteren. In **Hoofdstuk 2** heb ik deze voorspelling getoetst voor de soort met de rode mannetjes, *P. nyererei*. Ik heb de kieskeurigheid van vrouwtjes op drie verschillende manieren onderzocht: in een partnerkeuze-experiment in het aquarium, tijdens onderwater-observaties van territoriale mannetjes in het veld, en in vijvers waarin de vissen daadwerkelijk konden paren. Ik heb gevonden dat de rode kleur van de mannetjes ook voor de partnerkeuze binnen de soort het belangrijkste criterium is: vrouwtjes hadden een voorkeur voor de meest felrode mannetjes. Verder vonden vrouwtjes mannetjes met grote territoria aantrekkelijk. Ten slotte wezen de resultaten van het vijver-experiment erop dat mannetjes zonder territorium helemaal niet paren, en dat vrouwtjes de eieren van één nestje laten bevruchten door meerdere vaders.

10 *Punda milia* betekent ‘gestreept paard’, ofwel zebra, in het KiSwahili. *P. nyererei* is genoemd naar de eerste president van het onafhankelijke Tanzania, Julius Nyerere. Zie Witte-Maas & Witte (1985) en Seehausen et al. (1998a).

11 Reproductieve isolatie beschrijft de mate waarin groepen (soorten, populaties, varianten) met elkaar paren en levensvatbare, vruchtbare nakomelingen produceren. Wanneer paringen tussen groepen niet (meer) voorkomen, of geen vruchtbare nakomelingen opleveren, is reproductieve isolatie compleet.

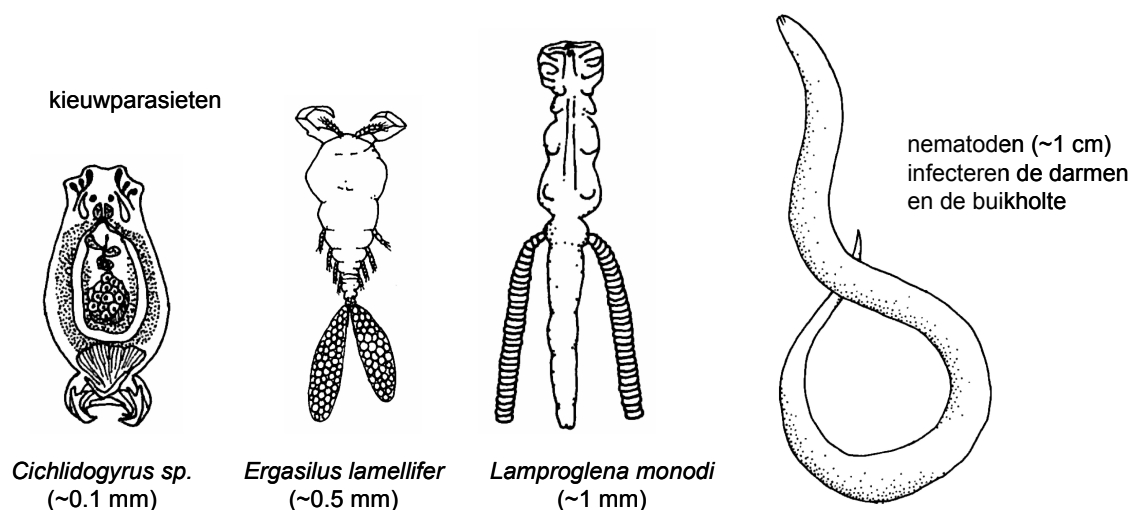
In de Hoofdstukken 3, 4 en 5 heb ik onderzocht *waarom* vrouwtjes de kleur van een mannetje zo belangrijk vinden, en hoe het mechanisme dat kleurvoorkeur veroorzaakt zich verhoudt tot het splitsen van de *Pundamilia*'s in een blauwe en een rode variant. Eerst (**Hoofdstuk 3**) heb ik onderzocht of de rode kleur van de *P. nyererei* mannetjes een betrouwbare indicatie geeft van de kwaliteit van een mannetje.

Mijn waarnemingen, in dezelfde populatie als die uit Hoofdstuk 2, laten zien dat felrode mannetjes niet noodzakelijkerwijs dominant zijn over andere mannetjes: ze waren niet groter en hadden ook niet de grootste of best gelegen territoria. Vervolgens heb ik in een grote groep mannetjes het aantal parasieten geteld (Figuur 10.5), als maat voor de kwaliteit van het afweersysteem. Felrode mannetjes, en mannetjes met grote territoria, hadden minder parasieten dan andere mannetjes. Dit resultaat zou kunnen betekenen dat de voorkeur van vrouwtjes erop gericht is om vaders te selecteren die hun jongen 'goede genen' meegeven voor de afweer tegen parasieten. Het verband tussen kleur en immunologische afweer wordt misschien veroorzaakt door de beperkte beschikbaarheid van carotenoïden¹². Carotenoïden spelen een rol bij de productie van gele, oranje en rode kleuren. Daarnaast vervullen ze belangrijke functies in het immuunsysteem. Een individu moet zijn beperkte voorraad carotenoïden daarom efficiënt verdelen over beide functies¹³. Het gevolg is dat alleen de *P. nyererei* mannetjes die hun immuunsysteem op orde hebben, zich kunnen veroorloven om carotenoïden te gebruiken om felle kleuren te maken. Dat verklaart het verband tussen kleur en parasieten.

Als vrouwtjes aan de rode kleur van een mannetje kunnen aflezen hoe goed zijn afweer tegen parasieten is, zou je verwachten dat alle vrouwtjes een voorkeur voor felrode mannetjes ontwikkelen. De voorkeur van *P. pundamilia*-vrouwtjes voor blauwe mannetjes is daarom moeilijk te begrijpen, tenzij ook de blauwe kleur van een mannetje informatie geeft over zijn kwaliteit. In **Hoofdstuk 4** heb ik daarom gekeken naar de parasieten van *P. pundamilia*. Ik heb gevonden dat ook in deze soort het aantal parasieten in een mannetje verband houdt met zijn kleur: felblauwe mannetjes waren het minst geïnfecteerd. Daarnaast bleek dat de twee soorten sterk verschillen in de besmettingsgraad van verschillende parasieten: *P. nyererei* had vooral veel parasitaire copepoden (roeipootkreeftjes) in de kieuwen, en *P. pundamilia* had veel nematoden (rondwormen) in de darmen. Deze verschillen hangen samen met de ecologische verschillen tussen de soorten: nematoden besmetten vissen via de uitwerpselen van vogels, die vooral in het ondiepe water vlakbij de rotsen terecht komen – de habitat van *P. pundamilia*. Copepoden daarentegen bereiken de kieuwen van hun gastheer rechtstreeks via het water. Hoe groter de waterstroom door de kieuwen, des te groter de besmettingskans.

¹² Carotenoïden zijn in vet oplosbare verbindingen, die voorkomen in allerlei soorten groenten en fruit die oranje, geel, rood en groen van kleur zijn. Ze zijn genoemd naar wortels (carrots). Dieren kunnen zelf geen carotenoïden maken en moeten deze uit planten halen.

¹³ Een dergelijk dilemma noemen biologen een 'trade-off'.



Figuur 10.5 De vier meest voorkomende parasieten in *P. pundamilia* en *P. nyererei*.

Terwijl *P. pundamilia* vooral insecten eet, filtert *P. nyererei* zoöplankton uit het water en daarbij passeert voortdurend water de kieuwen.

Felle kleuren zijn dus in zowel *P. pundamilia* als *P. nyererei* betrouwbare indicators voor individuele kwaliteit, en de soorten verschillen in parasietenlading. Vrouwtjes van beide soorten doen er dus goed aan om de mooiste mannetjes van hun eigen soort te kiezen. Seksuele selectie voor goede genen (voor afweer tegen parasieten) versterkt zo de reproductieve isolatie tussen de soorten.

Toch lijkt het onwaarschijnlijk dat alléén seksuele selectie voor immunologische kwaliteit de splitsing van *P. pundamilia* en *P. nyererei* heeft veroorzaakt. Immers, individuen die intermediaire kenmerken hebben (wat betreft kleur, habitat, dieet enzovoort) zouden zich kunnen aanpassen aan besmettingsgraden van parasieten die tussen beide soorten in liggen. Dat betekent dat in plaats van twee gescheiden soorten, er één soort zou ontstaan die alle variatie van *P. pundamilia* en *P. nyererei* omvat, inclusief alle intermediaire fenotypen. In **Hoofdstuk 5** onderzoek ik daarom een ander mechanisme dat de reproductieve isolatie tussen *P. pundamilia* en *P. nyererei* wél zou kunnen veroorzaken: divergente seksuele selectie als bijproduct van natuurlijke selectie op de zintuigen.

Om op te vallen voor vrouwtjes, moeten haplochromine mannetjes zorgen dat hun kleuren contrasteren met de achtergrond. Het water van het Victoria-meer is vrij troebel en groenig van kleur. Lange golflengtes (geel en rood licht) dringen verder door dan korte golflengtes (blauw licht). Daardoor zijn de lichtomstandigheden in diep water heel anders dan in ondiep water. Ik heb het licht in de habitats van *P. pundamilia* en *P. nyererei* gemeten en daaruit blijkt dat in de diepere habitat van *P. nyererei* nauwelijks blauw licht doordringt, maar wel geel en rood licht. Om op te vallen tegen de groenige achtergrond van het water, kunnen mannetjes in dieper water dus alleen maar gebruik maken van gele en rode kleuren – blauwe kleuren vallen hier niet op. Natuurlijke selectie zorgt ervoor dat visenogen goed zijn aangepast aan hun omgeving. Als *Pundamilia* vrouwtjes ook zo zijn aangepast, zou dat betekenen dat de verschillende lichtomstandigheden op

verschillende dieptes hebben geleid tot verschillende aanpassingen van het visuele systeem. Deze verschillen kunnen de partnerkeuze beïnvloeden: gevoeligheid voor rood licht betekent dat rode voorwerpen als opvallend worden ervaren. In Hoofdstuk 2 had ik al gevonden dat *P. nyererei* vrouwtjes een voorkeur hebben voor opvallende, felrode mannetjes. Misschien is deze voorkeur het gevolg van verhoogde gevoeligheid voor rood licht. Om deze hypothese te toetsen heb ik de kleurgevoeligheid van *Pundamilia* vrouwtjes onderzocht. Daarvoor heb ik een 'op-tomotor'-experiment toegepast, dat gebruik maakt van de neiging van vissen om bewegende lichtstimuli te volgen. Door zowel blauw als rood licht van verschillende sterkte te presenteren, kon ik vaststellen dat de soorten inderdaad verschillen in kleurgevoeligheid: *P. pundamilia* vrouwtjes waren gevoeliger voor blauw licht, en *P. nyererei* vrouwtjes waren gevoeliger voor rood licht. Deze resultaten suggereren dat de variatie in lichtomstandigheden op verschillende dieptes in het Victoriameer heeft geleid tot divergente selectie voor kleurgevoeligheid. Verschillen in kleurgevoeligheid oefenen op hun beurt divergente selectie uit op de kleuren van mannetjes. Dit mechanisme zou het ontstaan van *P. pundamilia* en *P. nyererei* kunnen verklaren, omdat de lichtomstandigheden in het meer ervoor zorgen dat intermediair gekleurde mannetjes niet opvallen, daardoor onaantrekkelijk zijn voor vrouwtjes en dus weinig nakomelingen produceren. Zo blijven alleen de extreem gekleurde mannetjes over.

Het Victoriameer wordt door eutrofiëring¹⁴ steeds troebeler. Dat heeft gevolgen voor de diversiteit van haplochromine cichliden, omdat hybridisatie tussen soorten toeneemt in troebel water. Dat geldt ook voor *P. pundamilia* en *P. nyererei*. In **Hoofdstuk 6** heb ik onderzocht hoe het verband tussen transparantie en hybridisatie ontstaat. Waarschijnlijk kan partnerkeuze op grond van visuele kenmerken in troebel water niet goed plaatsvinden. Maar dat kan op twee verschillende manieren werken: i) partnervoorkeuren variëren met de troebelheid van het water; of ii) partnervoorkeuren zijn hetzelfde in troebel of helder water, maar in troebel water kunnen vrouwtjes de verschillen tussen mannetjes gewoon niet goed zien. Daardoor paren ze, ondanks hun voorkeur voor felgekleurde mannetjes van hun eigen soort, toch met mannetjes met de verkeerde kleur. Om deze alternatieven te onderscheiden, heb ik het partnerkeuze-gedrag van twee verschillende populaties van *P. nyererei* met elkaar vergeleken. Ik heb een tweede serie partnerkeuze-experimenten uitgevoerd, zoals eerder beschreven in Hoofdstuk 2, maar nu met een *P. nyererei* populatie uit troebel water. Vrouwtjes uit deze populatie bleken minder belang te hechten aan de rode kleur van de mannetjes; daarentegen hadden ze een voorkeur voor felgele en voor grote mannetjes. De kenmerken van de mannetjes uit troebel water passen daarbij: deze zijn minder rood en meer oranje, en groter, dan in helder water. Deze resultaten geven aan dat het

14 Eutrofiëring: het toenemen van de hoeveelheid voedingsstoffen in een bepaald milieu. Vaak wordt eutrofiëring door menselijke activiteiten veroorzaakt (bemesting van grasland, lozen van afvalwater) en in natuurlijke systemen is dat niet altijd wenselijk. In het Victoriameer bijvoorbeeld leidt eutrofiëring tot algenbloei en neemt de helderheid van het water af.

verband tussen de helderheid van het water en de mate van hybridisatie niet louter het gevolg is van omgevingsvariatie, maar dat het partnerkeuzegedrag van vrouwtjes zich aan de plaatselijke omstandigheden heeft aangepast. Naast dit effect op partnerkeuze, heeft afnemende transparantie ook gevolgen voor de ecologische verschillen tussen soorten: *P. nyererei* leeft in dieper water als het water helder is. Die verschuiving is een aanwijzing dat de ‘ecologische ruimte’ in troebel water kleiner wordt, met mogelijke gevolgen voor het aantal soorten dat naast elkaar kan voorkomen. Deze resultaten onderstrepen het belang van maatregelen tegen de verdere eutrofiëring van het Victoriameer.

Hoofdstukken 7 en 8: de kleuren van *Neochromis omnicaeruleus*

Soortsvorming door divergente seksuele selectie begint met variatie in kleur en kleurvoorkeur *binnen* soorten. Als model voor dergelijke intraspecifieke¹⁵ kleurvariatie heb ik *Neochromis omnicaeruleus* onderzocht, een van de meest polymorfe haplochrominen. Naast het blotch polymorfisme, onderwerp van Hoofdstuk 8, vertoont het niet-geblokte fenotype aanzienlijke kleurvariatie: van bruingrijs tot zonnegeel in vrouwtjes, en van metallic blauw, via groen, tot geel met rood in mannetjes (Figuur 7.1, pagina 113).

Deze intraspecifieke variatie lijkt op de kleurverschillen die tussen verschillende soorten haplochrominen bestaan, en zou daarom misschien het startpunt voor divergente selectie kunnen zijn, die uiteindelijk tot soortsvorming leidt. In **Hoofdstuk 7** heb ik daarom de kleurvariatie van *N. omnicaeruleus* onderzocht. Ik heb gevonden dat gele mannetjes gemiddeld kleiner waren dan blauwe of groene mannetjes, en in meerderheid niet geslachtsrijp. In vrouwtjes bestonden dergelijke verschillen tussen kleurtypen niet. Vervolgens heb ik kruisingsexperimenten gedaan in het aquarium, die lieten zien dat kleur genetisch bepaald is: gele ouders kregen meer gele jongen dan blauwe ouders. Tenslotte bleek uit aquariumobservaties dat gele mannetjes blauw werden wanneer ze geslachtsrijp waren, en dat deze verandering vaak samenging met het bereiken van een dominante positie. Het feit dat kleurexpressie in *N. omnicaeruleus* een genetische achtergrond heeft, betekent dat de blauw/geel variatie zou kunnen reageren op selectie. Aan de andere kant maakt de schaarste aan geslachtsrijpe gele mannetjes in het veld het onwaarschijnlijk dat vrouwtjes een voorkeur voor deze mannetjes ontwikkelen. Daarom concludeer ik dat in de huidige situatie, divergente seksuele selectie op kleurvariatie niet snel zal leiden tot reproductieve isolatie tussen blauwe en gele *N. omnicaeruleus*.

Naast de blauwe en gele fenotypen, komen in *N. omnicaeruleus* twee ‘blotch’ typen voor: ‘orange-blotched’ en ‘white-blotched’ (Figuur 8.4, pagina 128). Vergelijkbare blotch polymorfismen bestaan in verschillende andere haplochromine cichliden. In de meeste gevallen zijn blotched vrouwtjes veel talrijker dan blotched mannetjes. In *N. omnicaeruleus* kan die scheve verdeling deels verklaard worden door een genetische correlatie tussen het blotch fenotype en geslachtsbepalende

15 Binnen soorten: *intra* specifiek; tussen soorten: *inter* specifiek.

genen: blotched individuen dragen een dominante genetische factor die blotched mannetjes in vrouwtjes verandert. Kruisingen in het laboratorium gaven echter aan dat, ondanks dit genetische effect, blotched mannetjes veel talrijker zouden moeten zijn dan we in de natuur zien. Omdat het blotched kleurpatroon heel opvallend is, en omdat mannetjes zich vaak opvallender gedragen dan vrouwtjes, heb ik in **Hoofdstuk 8** de hypothese onderzocht dat blotched mannetjes uit het meer verdwijnen door een verhoogd predatierisico. Ik heb een experiment uitgevoerd met ijsvogels, waaruit bleek dat blotched vissen inderdaad als eerste werden gevangen. Verder heb ik in onderwater-observaties vastgesteld dat mannetjes opvallender gedrag vertoonden dan vrouwtjes. Deze resultaten ondersteunen het idee dat blotched mannetjes, in vergelijking met andere mannetjes en met vrouwtjes, een hoger risico op predatie lopen.

Als vogels inderdaad vooral veel blotched mannetjes uit de populatie halen, moet je het effect daarvan in de populatiestructuur kunnen zien: redelijke aantallen blotched mannetjes bij de kleintjes, maar geleidelijk afnemende aantallen naarmate de vissen groter worden. Deze voorspelling kon ik niet bevestigen: blotched mannetjes waren in alle grootteklassen zeer schaars. Mijn resultaten zijn dus enigszins tegenstrijdig. Het lijkt onwaarschijnlijk dat verschillen in predatie ervoor zorgen dat blotched mannetjes al op jonge leeftijd uit de populatie verdwijnen, want gedragsverschillen tussen mannetjes en vrouwtjes ontstaan pas als de vissen geslachtsrijp zijn. Misschien worden blotched mannetjes slechts in lage aantallen geproduceerd, en is de genetische achtergrond van het blotch polymorfisme ingewikkelder dan we dachten. Mijn onderzoek lost het mysterie van de blotched mannetjes dus niet op. Wel geef ik het eerste bewijs dat opvallende kleurpatronen in cichliden het risico op predatie kunnen verhogen. Daarmee suggereren mijn resultaten dat natuurlijke selectie belangrijke gevolgen zou kunnen hebben voor het ontstaan en voortbestaan van kleurvariatie in deze vissen.

Hoofdstuk 9: Synthese

Het laatste hoofdstuk geeft een samenvatting van de belangrijkste resultaten van mijn werk en hun betekenis voor het onderzoek naar haplochromine soortsvorming. Ik concludeer dat de evolutie van haplochromine kleurpatronen door verschillende factoren wordt beïnvloed. Kleuren zijn kostbaar, omdat ze het risico op predatie vergroten en omdat ze energie vergen die anders geïnvesteerd zou worden in belangrijke fysiologische processen, zoals afweer tegen parasieten. Omdat alleen individuen van hoge kwaliteit zich dergelijke kosten kunnen veroorloven, zijn felle kleuren eerlijke signalen van individuele kwaliteit. Haplochromine kleuren kunnen daardoor onderhevig zijn aan seksuele selectie voor ‘goede genen’. Variatie in omgevingsfactoren, zoals lichtomstandigheden en blootstelling aan parasieten, zorgt ervoor dat niet alle vrouwtjes dezelfde voorkeur hebben. Dat betekent dat seksuele selectie voor genetische kwaliteit aan soortsvorming kan bijdragen. Daar staan twee mechanismen tegenover die kleurendiversiteit juist beperken. Hoge predatiedruk kan het ontstaan en voortbestaan van opvallende kleurpatronen in de weg staan, zodat nieuwe kleurtypen niet talrijk genoeg worden om

tot soorten uit te groeien. Bovendien wordt diversiteit bedreigd door de eutrofiëring van het Victoriameer. Afnemende helderheid van het water kan het partnerkeuzegedrag van vrouwtjes zodanig beïnvloeden dat ook minder felgekleurde mannetjes zich voortplanten. Dat heeft nadelige gevolgen voor het behoud van kleurverschillen tussen soorten en kan uiteindelijk leiden tot een toename van het aantal paringen tussen verschillende soorten, waardoor ze kunnen samensmelten en de diversiteit afneemt. Tenslotte wordt de ecologische ruimte in troebel water kleiner, zodat er minder soorten naast elkaar kunnen blijven bestaan.

Natuurbehoud vergt inzicht in de biologische processen die biodiversiteit bepalen. Hoewel mijn proefschrift vooral fundamentele vragen beantwoordt over haplochromine soortsvorming in het Victoriameer, hoop ik dat mijn resultaten uiteindelijk zullen bijdragen aan het behoud van dit bijzondere ecosysteem.